

## Seaweed diversity associated with a Brazilian tropical rhodolith bed

### Diversidad de macroalgas asociada con un manto de rodolitos tropical de Brasil

GM Amado-Filho<sup>1\*</sup>, GW Maneveldt<sup>2</sup>, GH Pereira-Filho<sup>1,3</sup>, RCC Manso<sup>1</sup>, RG. Bahia<sup>1</sup>, MB Barros-Barreto<sup>3</sup>, SMPB Guimarães<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Diretoria de Pesquisa Científica, Rua Pacheco Leão 915, 22460-030, Rio de Janeiro, RJ, Brazil. \*E-mail: gfilho@jbrj.gov.br

<sup>2</sup> Department of Biodiversity and Conservation Biology, University of the Western Cape, P. Bag X17, Bellville 7535, South Africa.

<sup>3</sup> Departamento de Botânica, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rodovia Rio São Paulo Km 47, 23851-970, Seropédica, RJ, Brazil.

<sup>4</sup> Instituto de Botânica, Av. Miguel Estefano 3687, 04301-902, São Paulo, SP, Brazil.

**ABSTRACT.** This study describes the predominantly tropical, subtidal seaweed populations growing on rhodoliths between 4 and 18 m depth in the southern part of Espírito Santo State (Brazil). Qualitative and quantitative sampling revealed species-rich algal communities, comprising 167 species. Three species of rhodophytes represent new records for the Brazilian marine flora (*Lithothamnion muelleri*, *Scinaia aborealis*, and *Mesophyllum engelhartii*). Marked seasonal differences in fleshy algal species composition and abundance were related to seasonal instabilities caused by winter-storm disturbance over the rhodolith beds. In relation to depth, rhodolith density appears to be an important factor for the variation in the abundance of fleshy algae. The rhodolith community is composed of at least seven nongeniculate crustose coralline algal species. Rhodolith beds in southern Espírito Santo State, in an area of 150 km<sup>2</sup>, provide an important habitat for epibenthic communities, supporting 25% of the known macroalgal species richness along the Brazilian coast.

**Key words:** rhodoliths, marine algae of Brazil, benthic algal community, Espírito Santo State, crustose coralline algae.

**RESUMEN.** Se describen las poblaciones de las macroalgas submareales predominantemente tropicales que crecen sobre rodolitos entre 4 y 18 m de profundidad en la parte sur del estado de Espírito Santo (Brasil). Muestreos cualitativos y cuantitativos revelaron comunidades ricas en especies de algas, incluyendo 167 especies. Tres especies de rodofitas son nuevas adiciones a la flora marina de Brasil (*Lithothamnion muelleri*, *Scinaia aborealis* y *Mesophyllum engelhartii*). Las marcadas diferencias estacionales en la composición y abundancia de especies de algas carnosas se relacionaron con la inestabilidad causada por el disturbio de tormentas invernales sobre los mantos de rodolitos. En cuanto a la profundidad, la densidad de rodolitos parece ser un factor importante para la variación en la abundancia de algas carnosas. La comunidad de rodolitos está formada por al menos siete especies de algas coralinas no geniculadas. Se demostró que los mantos de rodolitos, en un área de 150 km<sup>2</sup>, proporcionan un hábitat importante para las comunidades bentónicas, manteniendo 25% de la riqueza de especies de macroalgas conocidas para la costa brasileña.

**Palabras clave:** rodolitos, algas marinas de Brasil, comunidad algal bentónica, estado de Espírito Santo, algas coralinas incrustantes.

## INTRODUCTION

Marine algae, especially large, long-lived species with complex morphologies, can provide much of the diversity of habitats of benthic communities, acting as foundation species (Foster *et al.* 2007). The large thallus of *Laminaria* and the branched axes of geniculate coralline algae are widely recognized examples of habitat-forming species (e.g., Norderhaug *et al.* 2002; Christie *et al.* 2003, 2007; Kelaher 2002; Kelaher *et al.* 2004; Liuzzi and Gappa 2008). Crain and Bertness (2006) suggested that foundation species are “dominant engineers” and the functions of such species are similar to those of “ecosystem engineers”. Consequently, foundation species have to be considered important elements in the processes of diversity conservation (Boogert *et al.* 2006, Foster *et al.* 2007).

## INTRODUCCIÓN

Las algas marinas, especialmente las especies grandes, longevas y de morfología compleja, pueden proporcionar mucha de la diversidad de hábitats de comunidades bénticas, actuando como especies fundamentales (Foster *et al.* 2007). Se reconoce que el talo grande de *Laminaria* y los ejes ramificados de las algas coralinas geniculadas son ejemplos de especies formadoras de hábitats (e.g., Norderhaug *et al.* 2002; Christie *et al.* 2003, 2007; Kelaher 2002; Kelaher *et al.* 2004; Liuzzi y Gappa 2008). Crain y Bertness (2006) sugirieron que las especies fundamentales son “ingenieros dominantes” y las funciones de tales especies son similares a las de los “ingenieros de ecosistemas”. Consecuentemente, las especies fundamentales deben considerarse elementos importantes en los procesos de conservación de la diversidad (Boogert *et al.* 2006, Foster *et al.* 2007).

Rhodoliths, the free-living forms of a number of nongeniculate coralline algal genera, have also been recognized as foundation species (Amado-Filho *et al.* 2007, Foster *et al.* 2007, Steller *et al.* 2007). The diversity of organisms living on rhodoliths results from the provision of hard attachment surfaces (Foster *et al.* 2007). It has been found that the diversity of organisms associated with rhodoliths is related to thallus size, complexity, and hardness in branched forms of rhodoliths. Some environmental factors such as water motion, light availability, sedimentation, and depth affect rhodolith size, morphology, stability, and distribution (Steller and Foster 1995, Harris *et al.* 1996, Basso 1998). The diversity in the rhodolith surrounding sediments appears to be related to the structural complexity provided by the dense aggregations of the rhodoliths and their fragments (Kamenos *et al.* 2003, Steller *et al.* 2003, Foster *et al.* 2007).

Rhodolith beds do not develop if water movement is too high to promote breaking and unsustainable loss rates of thalli, or if water movement is slight resulting in beds covered by sediment (Foster 2001). The water movement, however, must be sufficient to keep periodic rotations needed to provide light to all sides and prevent biofouling (Steneck 1986). Rhodolith turnover represents a potential disturbance event to seaweeds associated with the rhodoliths since they could be pulled out, broken or buried by the movement (Hinojosa-Arango *et al.* 2009). The occurrence of disturbance is, therefore, a key factor (van der Maarel 1993) for rhodolith beds and their associated communities. The importance of disturbance for diversity has often been claimed and proven (van der Maarel 1993). The well-known intermediate disturbance hypothesis states the maintenance of high levels of diversity for both terrestrial and aquatic habitats (Poff 1992, Giller 1996, Lake 2000).

According to Fujii *et al.* (2008), 774 infrageneric taxa of macroalgae occur in Brazilian marine ecosystems, with known records mostly restricted to the intertidal and immediate shallow subtidal zones. Studies focusing on benthic communities deeper than 5 m are scarce (Guimarães 2003), though rhodolith beds have been recognized as one of the most promising subtidal habitats for Brazilian marine diversity surveys (Horta *et al.* 2001).

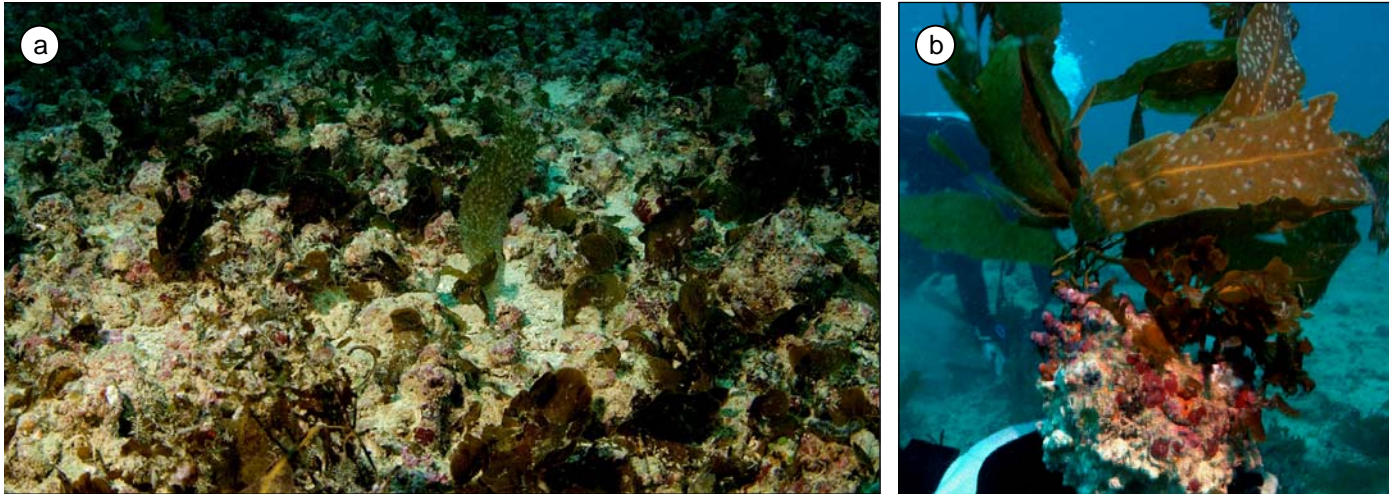
The region that comprises Espírito Santo State (18.35° to 21.30° S) is understood to be the transition between the tropical and subtropical Brazilian coast. Possessing high marine macroalgal diversity, the region is considered the richest in Brazil (Guimarães 2003, 2006). Its high diversity has been associated, in part, with the presence of extensive rhodolith beds (fig. 1a) extending from the intertidal zone down to 100 m depth (Horta *et al.* 2001, Guimarães 2006, Amado-Filho *et al.* 2007). In a recent study, Amado-Filho *et al.* (2007) showed that individual rhodoliths (fig. 1b) occurring from 4 to 55 m depth along the southern coast of Espírito Santo increased in size and their density decreased from the shallow to the deeper zones; however, studies are required to determine how this rhodolith distribution

Los rodolitos, las formas de vida libre de varios géneros de algas coralinas no geniculadas, también han sido reconocidos como especies fundamentales (Amado-Filho *et al.* 2007, Foster *et al.* 2007, Steller *et al.* 2007). La diversidad de los organismos que viven sobre los rodolitos probablemente sea resultado de que proporcionan superficies duras para la fijación (Foster *et al.* 2007). Se ha encontrado que la diversidad de los organismos asociados con los rodolitos se relaciona con el tamaño y la complejidad del talo, así como su dureza en las formas ramificadas. Algunos factores ambientales, tales como el movimiento del agua, la disponibilidad de luz, la sedimentación y la profundidad, afectan el tamaño, la morfología, la estabilidad y la distribución de los rodolitos (Steller y Foster 1995, Harris *et al.* 1996, Basso 1998). La diversidad en los sedimentos circundantes probablemente esté relacionada con la complejidad estructural proporcionada por las densas agregaciones de los rodolitos y sus fragmentos (Kamenos *et al.* 2003, Steller *et al.* 2003, Foster *et al.* 2007).

Los mantos de rodolitos no se desarrollan si el movimiento del agua es tan fuerte que causa la fragmentación y tasas insostenibles de pérdida de talos, o si el movimiento del agua es tan leve que los mantos quedan cubiertos de sedimento (Foster 2001). El movimiento del agua más bien tiene que ser lo suficiente para permitir las rotaciones periódicas necesarias para recibir luz en todos los lados y evitar la bioincrustación (Steneck 1986). La rotación de los rodolitos representa un evento de perturbación potencial para las algas asociadas a ellos ya que pueden ser arrancadas, rotas o sepultadas por el movimiento (Hinojosa-Arango *et al.* 2009). Por lo tanto, la ocurrencia de disturbios es importante (van der Maarel 1993) para los mantos de rodolitos y sus comunidades asociadas, y su importancia para la diversidad ha sido afirmada y comprobada frecuentemente (van der Maarel 1993). La bien conocida hipótesis del disturbio intermedio predice el mantenimiento de niveles altos de diversidad para hábitats tanto terrestres como acuáticos (Poff 1992, Giller 1996, Lake 2000).

Según Fujii *et al.* (2008), en los ecosistemas marinos brasileños se han encontrado 774 taxones infragénicos de macroalgas, restringiéndose los registros conocidos a las zonas intermareales y submareales someras. Son pocos los estudios que se han enfocado en las comunidades bentónicas por debajo de los 5 m de profundidad (Guimarães 2003), a pesar de que los mantos de rodolitos se consideran uno de los hábitats submareales más favorables para realizar muestreos de la diversidad marina de Brasil (Horta *et al.* 2001).

La región que comprende el estado de Espírito Santo (18.35° a 21.30° S) se conoce como una zona transicional entre la costa brasileña tropical y subtropical. Con una gran diversidad de macroalgas marinas, la región es considerada la más rica de Brasil (Guimarães 2003, 2006). Su gran diversidad ha sido asociada, en parte, con la presencia de mantos de rodolitos (fig. 1a) que se extienden de la zona intermareal hasta los 100 m de profundidad (Horta *et al.* 2001, Guimarães



**Figure 1.** (a) General aspect of the rhodolith beds at 18 m depth off Espírito Santo State, Brazil. (b) Typical individual rhodolith found at 18 m depth on the continental shelf of Espírito Santo State, with a characteristic associated seaweed, *Dictyopterus jolyana*.

**Figura 1.** (a) Aspecto general de los mantos de rodolitos a 18 m de profundidad frente al estado de Espírito Santo, Brasil. (b) Rodolito individual típico encontrado a 18 m de profundidad sobre la plataforma continental del estado de Espírito Santo con una alga característica asociada, *Dictyopterus jolyana*.

affects the associated seaweed communities. Generally, the degradation rate of natural systems is higher than that for conservation initiatives (Crowder *et al.* 2000, Brodie *et al.* 2009). In order to implement appropriate management and conservation initiatives in marine ecosystems, it is necessary to know and understand the structure and dynamics of marine communities (temporal and spatial) and populations. This study aimed to test the hypothesis that rhodolith beds from Espírito Santo State are among the most diverse beds recorded, supporting the assumption that they contribute to the high diversity of marine algae in the state (Guimarães 2003, 2006).

## MATERIAL AND METHODS

The study area comprised the southern part of Espírito Santo State, Brazil (20°55'27" S, 40°45'22" W; 21°01'57" S, 40°40'54" W), from 2 to 20 km offshore (fig. 2). This area is found in an intertropical region that characteristically has two main seasons: a rainy summer and a dry winter. The southeastern coast of Brazil is exposed to the Brazil Current Tropical Water with temperatures around 20°C and salinity higher than 36. However, between October and March, upwelled South Atlantic Central Water (SACW) can reach the study area. The SACW has typical temperatures between 6°C and 20°C, and salinity between 34.6 and 36 (Silveira *et al.* 2000). Two very distinct abiotic conditions are observed: (1) a rainy summer, with winds blowing from the NE and E (Nierner 1977, Vera *et al.* 2002) and the arrival of cold upwelled SACW; and (2) a dry winter, when frequent storms from the S and SE (Nierner 1977, Vera *et al.* 2002) reach the region and the sea surface waters reach temperatures higher than during the summer.

2006, Amado-Filho *et al.* 2007). En un estudio reciente, Amado-Filho *et al.* (2007) observaron un aumento en la talla de rodolitos individuales (fig. 1b) entre 4 y 55 m de profundidad en la costa sur de Espírito Santo, así como una reducción en su densidad de las zonas más someras a las más profundas; sin embargo, se requieren estudios para determinar como esta distribución de rodolitos afecta las comunidades algales asociadas. En general, la tasa de degradación de los sistemas naturales es mayor que la de las iniciativas de conservación (Crowder *et al.* 2000, Brodie *et al.* 2009). Para poder implementar las estrategias de manejo e iniciativas de conservación adecuadas en los sistemas marinos, es necesario conocer y entender la estructura y la dinámica de las comunidades (temporales y espaciales) y poblaciones marinas. El objetivo del presente trabajo fue probar la hipótesis de que los mantos de rodolitos del estado de Espírito Santo son de los mantos más diversos registrados, respaldando la suposición de que contribuyen a la alta diversidad de algas marinas del estado (Guimarães 2003, 2006).

## MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio se localiza en la parte sur del estado de Espírito Santo, Brasil (20°55'27" S, 40°45'22" W; 21°01'57" S, 40°40'54" W), a una distancia de 2 a 20 km de la costa (fig. 2). Se encuentra en una región intertropical que típicamente presenta dos estaciones: un verano lluvioso y un invierno seco. La costa sudoriental de Brasil está expuesta a Agua Tropical de la Corriente de Brasil, con temperaturas alrededor de 20°C y salinidad >36; sin embargo, entre octubre y marzo, Agua Central del Atlántico Sur (ACAS), sujeta a procesos de surgencia, puede alcanzar el área de estudio. La ACAS presenta temperaturas típicas de 6°C a 20°C y

Samples were obtained by scuba diving at four sites at depths of 4, 6, 10, and 18 m (fig. 2). The sites were chosen to represent, as much as possible, the different general physiognomic characteristics of the area. Qualitative sampling was performed in March 2004 (summer), August 2004 (winter), November 2004 (spring), and April 2005 (autumn), with specimens of algal material collected to obtain the maximum number of species for the area. Two transect lines, 20 m in length, running parallel and separated by a distance of approximately 1500 m from each other, were positioned along the substratum at each depth during March and August 2004. The sample unit was a 0.0625-m<sup>2</sup> quadrat (Amado-Filho *et al.* 2006, 2007; Peña and Bárbara 2008). Along each transect line, four quadrats were haphazardly positioned ( $n = 8$  for each depth), and all the contents (surface to 15 cm) from each quadrat, including the rhodoliths, were transferred to collection bags. In the laboratory, all samples were fixed in 4% formalin seawater. Seaweeds were sorted and identified under a stereo microscope and an optical microscope. The samples were oven-dried at 60°C for 48 h, and then weighed on an analytical balance to determine their dry mass. Rhodolith densities were determined by individual counts of rhodoliths in the quadrats and results were expressed as rhodolith individuals per square meter.

All the rhodoliths collected at each depth were numbered. Fifty individuals were randomly drawn and their dimensions (widest, intermediate, and narrowest diameters) were measured.

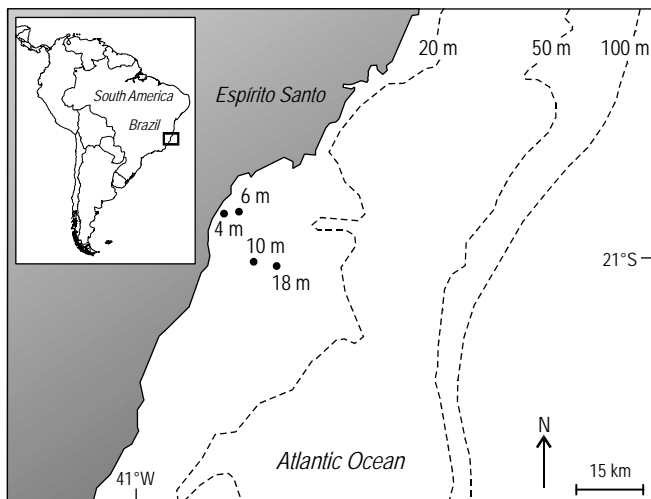
Identification of coralline species that composed the rhodoliths was done using Woelkerling and Harvey (1993),

salinidades entre 34.6 y 36 (Silveira *et al.* 2000). Se observan dos condiciones abióticas muy distintas: (1) un verano lluvioso, con vientos del NE y E (Niemer 1977, Vera *et al.* 2002) y el arribo de aguas frías de surgencia; y (2) un invierno seco, cuando las tormentas frecuentes del S y SE (Niemer 1977, Vera *et al.* 2002) llegan a la región y la temperatura del agua superficial del mar puede ser mayor que durante el verano.

Las muestras se obtuvieron mediante buceo autónomo en cuatro sitios localizados a profundidades de 4, 6, 10 y 18 m (fig. 2). Los sitios se escogieron para representar, lo más posible, las diferentes características fisionómicas generales del área. Se realizaron muestreos cualitativos en marzo de 2004 (verano), agosto de 2004 (invierno), noviembre de 2004 (primavera) y abril de 2005 (otoño), recolectando especímenes de material algal para obtener el máximo número de especies en el área. En cada sitio, durante marzo y agosto de 2004, se establecieron dos líneas de transecto de 20 m de largo en el sustrato, posicionadas en forma paralela y a una distancia de aproximadamente 1500 m entre sí. La unidad de muestreo fue un cuadrante de 0.0625 m<sup>2</sup> (Amado-Filho *et al.* 2006, 2007; Peña y Bárbara 2008). A lo largo de cada línea, se colocaron aleatoriamente cuatro cuadrantes ( $n = 8$  para cada profundidad). Todo el material (superficie a 15 cm) recolectado en cada cuadrante, incluyendo los rodolitos, fue colocado en bolsas. En el laboratorio, todas las muestras se fijaron con formol al 4% en agua de mar. Las macroalgas se separaron y se identificaron bajo un microscopio estereoscópico y un microscopio óptico. Las muestras se secaron en un horno a 60°C durante 48 h y posteriormente se pesaron en una balanza analítica para determinar el peso seco. La densidad de rodolitos se determinó mediante el conteo individual de rodolitos en los cuadrantes, expresándose los resultados como individuos de rodolitos por metro cuadrado.

Todos los rodolitos recolectados en cada profundidad fueron numerados. Se escogieron aleatoriamente 50 individuos y se midieron sus dimensiones (diámetros más ancho, intermedio y más angosto).

La identificación de las especies coralinas que forman los rodolitos se realizó de acuerdo con Woelkerling y Harvey (1993), Wilks y Woelkerling (1995), Harvey *et al.* (2003, 2006), Harvey y Woelkerling (2007) y Villas-Boas *et al.* (2009). Los especímenes conservados en formol fueron descalcificados en ácido nítrico al 10% y luego sumergidos sucesivamente en soluciones de etanol al 70%, 90% y 100% durante un mínimo de 30 min en cada una. Posteriormente se sumergieron en medio de filtración Leica Historesin (Leica Microsystems, Wetzlar, Alemania) y una vez completamente infiltrados, se agregó una solución endurecedora (Leica Historesin Hardner). Todos los especímenes se seccionaron (12–15  $\mu\text{m}$  de espesor) con un microtomo Bright 5030 (Bright Instrument Co. Ltd., Inglaterra). Cada sección se retiró de la cuchilla del microtomo usando un cepillo de pelo de sable fino, se transfirió a un portaobjetos cubierto con agua destilada y se colocó sobre un plato caliente hasta



**Figure 2.** Map of the study area in the southern region of Espírito Santo State, Brazil. The black dots indicate the sampling depth sites. The dashed lines delimitate the 20-, 50-, and 100-m isobaths.

**Figura 2.** Mapa del área de estudio en la parte sur del estado de Espírito Santo, Brasil. Los puntos negros indican las profundidades de muestreo. Las líneas discontinuas indican las isóbatas de 20, 50 y 100 m.

Wilks and Woelkerling (1995), Harvey *et al.* (2003, 2006), Harvey and Woelkerling (2007), and Villas-Boas *et al.* (2009). Formalin-preserved specimens were first decalcified in 10% nitric acid, and later immersed sequentially in 70%, 90%, and 100% ethanol solutions for a minimum of 30 min each. Specimens were next immersed in Leica Historesin filtration medium (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany) and once completely infiltrated, a hardening solution (Leica Historesin Hardner) was added. All specimens were sectioned (12–15  $\mu\text{m}$  thickness) using a Bright 5030 microtome (Bright Instrument Co. Ltd., UK). Each individual section was removed from the microtome blade using a fine sable-hair brush, transferred to a microscope slide covered with distilled water, and placed on a hot plate until dry. Slides were then stained with 1% toluidine blue.

For the other algal species, slides were made by mounting hand-cut sections using single-edge razor blades or selected fragments for the gelatinous species. These preparations were stained with a solution of 1% aniline blue plus 1N HCl. Voucher specimens for all algae are deposited in the Herbarium of the Botanical Institute of São Paulo (SP) and in the Herbarium of the Botanical Garden of Rio de Janeiro (RB), Brazil. Macroalgal name classification follows Wynne (2005) and Schneider and Wynne (2007). The qualitative aspects of the flora associated with the rhodolith bed were determined by the richness and Sørensen indices among depths and among seasons. The rhodolith densities and dimensions among depths and seasons (after homogeneity of variance assessment, Cochran test) were compared by a two-way ANOVA, and the Tukey *post-hoc* test was performed when necessary (Zar 1999).

In order to determine the quantitative aspects of the algae associated with rhodolith beds, a two-way ANOVA was used to evaluate biomass variations among depths and between seasons. The dry weight was converted to  $\arcsin\sqrt{X}$ . The Tukey *post-hoc* test was carried out for multiple comparisons of means (Zar 1999). Multidimensional scaling (MDS) ordination was used to summarize similarities (Bray-Curtis) among depths and seasons, and a two-way analysis of similarities (ANOSIM) was performed to evaluate the significant differences among them (Clarke and Warwick 1994). The univariate statistical analyses were performed using Statistica (version 6.0), while the multivariate statistical analyses were carried out using Primer (version 6.0).

## RESULTS

A total of 167 species, including some infraspecific taxa and rhodolith-forming coralline algal species, were found (see appendix). Of these, 126 belong to the Rhodophyta, 21 to the Phaeophyceae, and 20 to the Chlorophyta. Three species of red algae were new additions to the Brazilian marine flora (*Lithothamnion muelleri*, *Mesophyllum engelhartii*, and *Scinaia aborealis*). Taxonomic descriptions and comments on these new records follow.

secarse. Los portaobjetos se tiñieron con azul de toluidina al 1%.

Para las otras especies de algas, los portaobjetos se prepararon montando secciones cortadas a mano con hojas de afeitar de un solo filo o, en el caso de las especies gelatinosas, fragmentos seleccionados. Estas preparaciones fueron teñidas con una solución de anilina azul al 1% más HCl 1N. Se depositaron especímenes de referencia de todas las algas en los herbarios del Instituto Botánico de São Paulo (SP) y del Jardín Botánico de Río de Janeiro (RB), Brasil. La clasificación de los nombres de las macroalgas sigue a Wynne (2005) y Schneider y Wynne (2007). Los aspectos cualitativos de la flora asociada con el manto rodolítico se determinaron mediante los índices de riqueza y Sørensen entre las profundidades y entre las estaciones del año. Se compararon las densidades y las dimensiones de los rodolitos entre profundidades y estaciones (después de evaluar la homogeneidad de varianzas, prueba de Cochran) mediante un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías, realizándose la prueba *post hoc* de Tukey cuando era necesario (Zar 1999).

Para determinar los aspectos cuantitativos de las algas asociadas a los mantos de rodolitos, se utilizó un ANOVA de dos vías para evaluar las variaciones de biomasa entre profundidades y entre estaciones. El peso seco se transformó en  $\arcsen\sqrt{X}$ . Se realizó una prueba *post hoc* de Tukey para comparaciones múltiples de medias (Zar 1999). La técnica de escalamiento multidimensional (MDS) se utilizó para resumir las similitudes (Bray-Curtis) entre profundidades y estaciones, realizándose un análisis de similitud (ANOSIM) de dos vías para evaluar las diferencias significativas entre ellas (Clarke y Warwick 1994). El análisis estadístico univariado se llevó a cabo usando la paquetería Statistica (versión 6.0), mientras que para el análisis estadístico multivariado se utilizó la paquetería Primer (versión 6.0).

## RESULTADOS

Se encontraron un total de 167 especies, incluyendo algunos taxones infraespecíficos y especies de algas coralinas formadoras de rodolitos (ver apéndice). De éstas, 126 pertenecen a la división Rhodophyta, 21 a Phaeophyceae y 20 a Chlorophyta. Tres especies de algas rojas resultaron ser nuevas adiciones a la flora marina de Brasil (*Lithothamnion muelleri*, *Mesophyllum engelhartii* y *Scinaia aborealis*). A continuación se presentan las descripciones taxonómicas y unos comentarios sobre estos nuevos registros.

### *Lithothamnion muelleri* Lenormand ex Rosanoff

Planta de vida libre (fig. 3a) con forma de crecimiento incrustante, grumoso a fruticoso. Construcción interna monómera, filamentos adyacentes conectados por fusiones celulares, células epitaliales en forma de taza, células iniciales subepitaliales igual o más largas que la célula inmediatamente subyacente (fig. 3b, c). Conceptáculos



***Lithothamnion muelleri* Lenormand ex Rosanoff**

Free living plants (fig. 3a) with encrusting to lumpy to fruticose growth form. Monomerous internal construction, adjacent filaments joined by cell fusions, flared epithallial cells, subepithallial initials as long or longer than the cell immediately below them (fig. 3b, c). Multiporate tetrasporangial conceptacles, raised in relation to the surrounding vegetative thallus surface; chambers 150–190 µm high and 350–500 µm in diameter (fig. 3d). Roofs of tetrasporangial conceptacles composed of 5–6 layers of cells. Filaments bordering pore canals of tetrasporangial conceptacle composed of cells that do not differ in size and shape from cells in other roof filaments (fig. 3e). Tetrasporangial conceptacle pore, 13–14 µm in diameter, surrounded by 6–7 cells (fig. 3f). Gametangial samples were not seen.

The vegetative and reproductive characters of the material from Espírito Santo agree with *L. muelleri* described by Wilks and Woelkerling (1995), except that the latter has been normally found attached, not free living in Australia, while the Espírito Santo specimens were found free living (rhodolith). This trait, however, agrees with that observed by Foster *et al.* (2007), who also found *L. muelleri* as rhodolith form.

Material examined: Espírito Santo (*GM Amado Filho*, iii.2004, RB 502220; *GM Amado Filho*, viii.2004, RB 502221).

***Mesophyllum engelhartii* (Foslie) Adey**

Free living plants (fig. 4a) with encrusting to warty growth form. Monomerous internal construction, adjacent filaments joined by cell fusions, epithallial cells rounded or flattened but not flared, subepithallial initials as long or longer than the cell immediately below them (fig. 4b). Tetrasporangial conceptacles multiporate, raised in relation to the surrounding vegetative thallus surface; chambers 130–200 µm high and 250–400 µm in diameter; roofs mound-like or flat composed of 5–7 layers of cells (fig. 4c, d). Tetrasporangial conceptacle pore canals lined by cells that are similar in size and shape to other roof cells (fig. 4d). Gametangial material not found.

The features observed for the material from Espírito Santo correspond to *M. engelhartii* described by Woelkerling and Harvey (1993).

Material examined: Espírito Santo (*GM Amado Filho*, iii.2004, RB 502255).

***Scinaia aborealis* Huisman**

Plants up to 18 cm high, thalli five to ten times dichotomously branched, with regular to irregular constrictions at the bases of the branches (fig. 5). Segments elongated, 8–10 mm in length and 1–2 mm wide. Cortex composed almost entirely of distally flattened utricles of relatively uniform size, 25–30 µm long and 15–20 µm in

tetrasporangiales multiporados, elevados en relación con la superficie del talo vegetativo circundante; cámaras de 150–190 µm de alto y 350–500 µm de diámetro (fig. 3d). Los techos de los conceptáculos formados por 5–6 capas de células. Los filamentos bordeando los conductos de los poros del conceptáculo tetrasporangial compuestos de células que no difieren en tamaño y forma de las células en otros filamentos del techo (fig. 3e). El poro del conceptáculo tetrasporangial, 13–14 µm de diámetro, rodeado de 6–7 células (fig. 3f). No se observaron muestras gametangiales.

Los caracteres vegetativos y reproductivos del material de Espírito Santo concuerdan con las descritas para *L. muelleri* por Wilks y Woelkerling (1995), excepto que en este último caso, en Australia la especie generalmente se encuentra fija y no en vida libre, mientras que los especímenes de Espírito Santo se encontraron en vida libre (rodolito). Esta característica, sin embargo, concuerda con lo observado por Foster *et al.* (2007), quienes también encontraron *L. muelleri* en forma rodolítica.

Material examinado: Espírito Santo (*GM Amado Filho*, iii.2004, RB 502220; *GM Amado Filho*, viii.2004, RB 502221).

***Mesophyllum engelhartii* (Foslie) Adey**

Plantas de vida libre (fig. 4a) con forma de crecimiento incrustante a verrucoso. Construcción interna monómera, filamentos adyacentes conectados por fusiones celulares, células epitaliales redondeadas o aplanadas pero no en forma de taza, células iniciales subepitaliales igual o más largas que la célula inmediatamente subyacente (fig. 4b). Conceptáculos tetrasporangiales multiporados, elevados en relación con la superficie del talo vegetativo circundante; cámaras de 130–200 µm de alto y 250–400 µm de diámetro; techos monticulados o aplanados formados por 5–7 capas de células (fig. 4c, d). Los conductos de los poros del conceptáculo tetrasporangial forrados por células de tamaño y forma similar que las otras células del techo (fig. 4d). No se encontró material gametangial.

Los caracteres encontrados para el material de Espírito Santo corresponden a *M. engelhartii* descrita por Woelkerling y Harvey (1993).

Material examinado: Espírito Santo (*GM Amado Filho*, iii.2004, RB 502255).

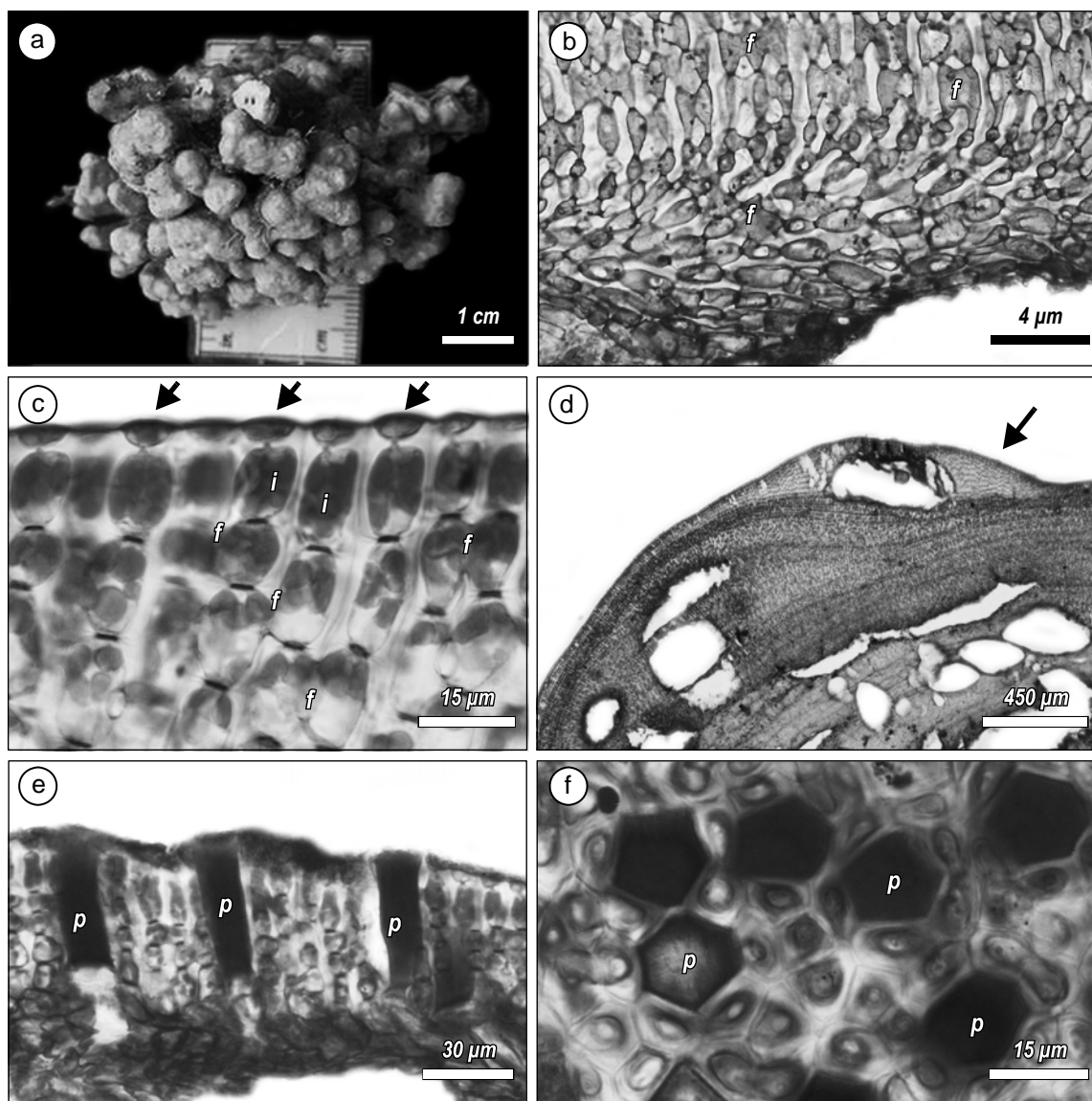
***Scinaia aborealis* Huisman**

Plantas de 18 cm de alto. Talos con 5–10 ramificaciones dicótomas, con constricciones regulares a irregulares en la base de las ramas (fig. 5). Segmentos alargados, 8–10 mm de largo y 1–2 mm de ancho. Corteza compuesta casi en su totalidad de utriculos distalmente aplanados de tamaño relativamente uniforme, 25–30 µm de largo y 15–20 µm de diámetro. Células hipóginas con tres ramas estériles: una rama tricelular (normalmente con una célula lateral separada

diameter. Hypogynous cell with three sterile branches: a three-celled branch (usually with a single lateral cell cut off from its basal cell), a two-celled branch, and a one-celled branch. Mature cystocarps, 90–150  $\mu\text{m}$  in diameter. Male structures not observed.

de su célula basal), una rama bicelular y una rama unicelular. Cistocarpos maduros de 90–150  $\mu\text{m}$  de diámetro. No se observaron estructuras masculinas.

La morfología vegetativa y los caracteres reproductivos del material de Espírito Santo concuerdan con los de



**Figure 3.** Vegetative and reproductive features of *Lithothamnion muelleri*. (a) Plant growth form. (b) Transversal section showing monomerous thallus construction and cell fusions (*f*). (c) Transversal section showing flared epithallial cells (arrowhead), subepithallial initials (*i*), and cell fusions between adjacent erect filaments (*f*). (d) Transversal section showing a raised tetrasporangial multiporate conceptacle (arrow) in relation to the surrounding vegetative thallus surface. (e) Section through a tetrasporangial conceptacle roof showing pore canals (*p*); note that roof cells adjacent to pore canals are similar in size and shape to other roof cells. (f) Surface view of the tetrasporangial conceptacle roof showing pore plates (*p*) surrounded by 6–7 cells.

**Figura 3.** Caracteres vegetativos y reproductivos de *Lithothamnion muelleri*. (a) Forma de crecimiento de la planta. (b) Corte transversal mostrando la construcción monómera del talo y fusiones celulares (*f*). (c) Corte transversal mostrando células epitaliales en forma de taza (flecha), células iniciales subepitaliales (*i*), y fusiones celulares entre los filamentos erectos adyacentes (*f*). (d) Corte transversal mostrando un conceptáculo tetrasporangial multiporado (flecha) y elevado en relación con la superficie del talo vegetativo circundante. (e) Corte del techo del conceptáculo tetrasporangial mostrando los conductos de los poros (*p*); nótese que las células del techo adyacentes a los conductos de los poros son similares en cuanto a tamaño y forma a las otras células del techo. (f) Vista superficial del techo del conceptáculo tetrasporangial mostrando las placas de los poros (*p*) rodeadas por 6–7 células.

The habit, vegetative morphology, and reproductive characters of the material from Espírito Santo agree with those of *S. aborealis* described from Sorrento, western Australia (Huisman 1986). Our specimens differ from the Australian material because the latter is monoecious, whereas we found only female plants in Espírito Santo.

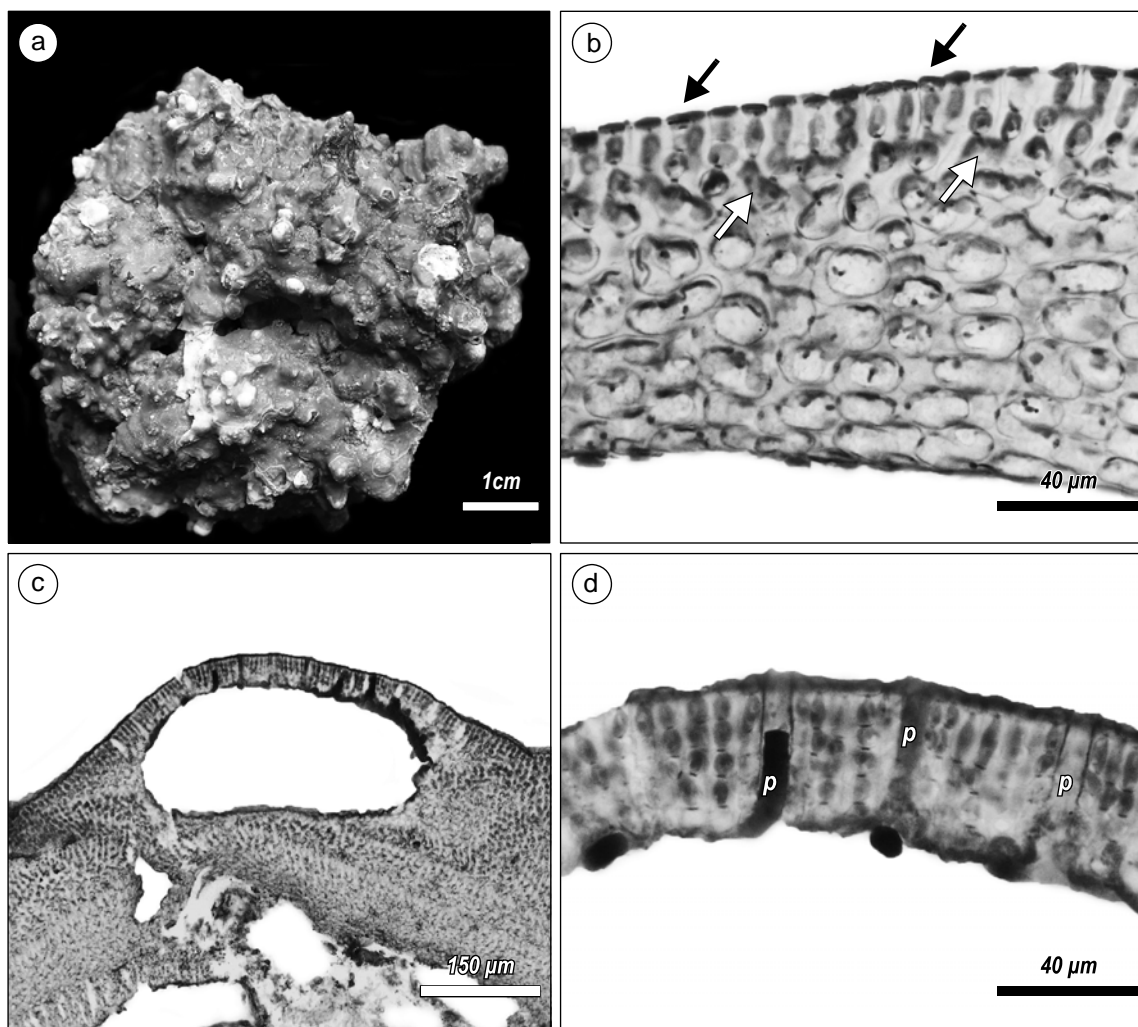
Material examined: Espírito Santo (*GM Amado Filho*, 18.ii.2004, RB 481804; *GM Amado Filho*, 09.xi.2004, RB 481809; *GM Amado Filho*, 03.iii.2004, RB 481810).

In relation to the associated algal flora, strong seasonal changes were observed in species composition. Only 38

*S. aborealis* de Sorrento, Australia occidental (Huisman 1986); sin embargo, nuestros especímenes difieren del material australiano ya que este último es monoico, mientras que sólo se encontraron plantas hembras en Espírito Santo.

Material examinado: Espírito Santo (*GM Amado Filho*, 18.ii.2004, RB 481804; *GM Amado Filho*, 09.xi.2004, RB 481809; *GM Amado Filho*, 03.iii.2004, RB 481810).

En cuanto a la flora algal asociada, la composición de especies mostró fuertes cambios estacionales. Se observaron solamente 38 especies durante todo el año y se encontraron 66 especies (39% del total) en una sola estación (apéndice).



**Figure 4.** Vegetative and reproductive anatomy of *Mesophyllum engelhartii*. (a) Plant growth form. (b) Section through the vegetative thallus showing the monomerous construction, rounded epithelial cells (black arrows), and cell fusions between adjacent filaments (white arrows). (c) Transversal section showing a raised tetrasporangial multiporate conceptacle in relation to the surrounding vegetative thallus surface. (d) Section through the tetrasporangial conceptacle roof showing the pore canals (*p*); note that roof cells adjacent to pore canals are similar in size and shape to other roof cells.

**Figura 4.** Anatomía vegetativa y reproductiva de *Mesophyllum engelhartii*. (a) Forma de crecimiento de la planta. (b) Corte del talo vegetativo mostrando la construcción monómera, células epiteliales redondas (flechas negras), y fusiones celulares entre los filamentos adyacentes (flechas blancas). (c) Corte transversal mostrando un conceptáculo tetrasporangial multiporado y elevado en relación con la superficie del talo vegetativo circundante. (d) Corte del techo del conceptáculo tetrasporangial mostrando los conductos de los poros (*p*); nótese que las células del techo adyacente a los canales de los poros son similares en cuanto a tamaño y forma a las otras células del techo.



species occurred throughout the year, while 66 species (39% of the total) were found in only one season (appendix). Most of the species were annual or ephemeral, 131 were resident in summer, while 89, 87, and 63 taxa were found during winter, spring, and autumn, respectively. The Sørensen similarity index varied from 0.57 (winter and spring) to 0.67 (summer and autumn).

Even more striking was the strong zonal pattern of species distribution, with only 24 species occurring at all the sampling depths (appendix). Highest species richness was observed at 6 m (123 species) and 18 m (100 species); these two depths also had the highest number of exclusive taxa (6 m, 26 taxa; 18 m, 28 taxa). The highest Sørensen value was 0.65 (between 6 and 10 m), while the lowest value was 0.41 (between 4 and 18 m). Chlorophyta were restricted to specific depths with none found at all the sampling depths.

Seven species of nongeniculate coralline algae were identified as forming rhodoliths: two of the family Hapalidiaceae (*Mesophyllum engelhartii* and *Lithothamnion muelleri*), and five (most frequently observed, pers. obs.) Corallinaceae (*Hydrolithon* cf. *onkodes*, *Lithophyllum corallinae*, *L. johanseni*, *L. stictaeforme*, and *Neogoniolithon* cf. *brassica-florida*).

Rhodolith densities varied from 12.4 to 162.5 ind m<sup>-2</sup>. The two-way ANOVA indicated that rhodolith density was significantly different among the sampled depths, but not between the sampled seasons. The 4 m (summer = 20.5 ± 8.07 ind m<sup>-2</sup>, winter = 42.5 ± 14.6 ind m<sup>-2</sup>) and 10 m depths (summer = 12.4 ± 3.3 ind m<sup>-2</sup>, winter = 43.1 ± 14.1 ind m<sup>-2</sup>) presented significantly lower quantities of rhodoliths per square meter than that observed at 6 m (summer = 155.6 ± 53.1 ind m<sup>-2</sup>, winter = 130.4 ± 56.2 ind m<sup>-2</sup>) and 18 m depths (summer = 162.5 ± 45 ind m<sup>-2</sup>, winter = 148.1 ± 53 ind m<sup>-2</sup>) ( $P < 0.05$ , ANOVA followed by Tukey test) (fig. 6a). No differences in rhodolith diameter were found among depths; the widest, intermediate, and narrowest axes varied in diameter from 2.0 to 9.5 cm (mean = 5.7), 2.0 to 8.0 cm (mean = 4.2), and 1.5 to 7.0 cm (mean = 3.4), respectively. The mean of the three axes resulted in a rhodolith diameter of 4.5 ± 1.3 cm for the study area.

The total mean biomass (dry weight) of the macroalgae (excluding rhodoliths) varied from 1.88 g m<sup>-2</sup> (lowest) in winter at 18 m depth to 17.38 g m<sup>-2</sup> (highest) in summer at 4 m depth. The two-way ANOVA indicated significant differences between seasons and among depths. Samples from the summer period were higher in biomass than those from the winter period, and a trend of higher biomass was observed at 4 and 10 m (fig. 6b).

The MDS based on the Bray-Curtis similarity index showed that five groups can be distinguished at the similarity level of 52%. The sample units obtained at 6, 10, and 18 m depths during the winter constituted one group, while those obtained during the summer composed three distinct groups according to depth. The 4 m depth constituted a distinct group regardless of the season (fig. 7).

La mayoría de las especies fueron anuales o efímeras, 131 fueron residentes en verano, mientras que en invierno, primavera y otoño se encontraron 89, 87 y 63 taxones, respectivamente. El índice de similitud de Sørensen varió de 0.57 (invierno y primavera) a 0.67 (verano y otoño).

La distribución de especies también mostró un marcado patrón zonal, encontrándose sólo 24 especies en todas las profundidades de muestreo (apéndice). La mayor riqueza de especies se observó a los 6 m (123 especies) y 18 m (100 especies); estas dos profundidades también presentaron el mayor número de taxones exclusivos (6 m, 26 taxones; 18 m, 28 taxones). El mayor valor de Sørensen fue 0.65 (entre 6 y 10 m) y el menor fue 0.41 (entre 4 y 18 m). Las clorofitas (Chlorophyta) se restringieron a profundidades específicas y ninguna se encontró en todas las profundidades muestreadas.

Se identificaron siete especies de algas coralinas no geniculadas como formadoras de rodolitos: dos de la familia Hapalidiaceae (*Mesophyllum engelhartii* y *Lithothamnion muelleri*) y cinco (observadas con mayor frecuencia, obs. pers.) de la familia Corallinaceae (*Hydrolithon* cf. *onkodes*, *Lithophyllum corallinae*, *L. johanseni*, *L. stictaeforme* y *Neogoniolithon* cf. *brassica-florida*).

La densidad de rodolitos varió de 12.4 a 162.5 ind m<sup>-2</sup>. El ANOVA de dos vías indicó que la densidad rodolítica fue significativamente diferente entre las profundidades de muestreo pero no entre las estaciones del año. Las profundidades de 4 m (verano = 20.5 ± 8.07 ind m<sup>-2</sup>, invierno = 42.5 ± 14.6 ind m<sup>-2</sup>) y 10 m (verano = 12.4 ± 3.3 ind m<sup>-2</sup>, invierno = 43.1 ± 14.1 ind m<sup>-2</sup>) presentaron cantidades



**Figure 5.** Specimen of *Scinaia aborealis* growing in its natural habitat.

**Figura 5.** Especimen de *Scinaia aborealis* creciendo en su hábitat natural.

**Table 1.** Ranked percentage of importance (Pi %) of the taxa (excluding rhodolith-forming coralline species) that contributed to more than 1% of the total mean biomass from the sampled depths during summer and winter.**Tabla 1.** Porcentaje de importancia (Pi %) de los taxones (excluyendo las especies coralinas formadoras de rodolitos) que contribuyeron a más de 1% de la biomasa media total de las profundidades muestreadas en verano e invierno.

Depth	Summer		Winter	
	Species	Pi (%)	Species	Pi (%)
4 m	<i>Sargassum hystrix</i>	25.3	<i>Sargassum hystrix</i>	37.8
	<i>Sargassum platycarpum</i>	17.4	<i>Styopodium zonale</i>	23.4
	<i>Zonaria tournefortii</i>	13.6	<i>Sargassum filipendula</i>	18.4
	<i>Sargassum filipendula</i>	13.1	<i>Lobophora variegata</i>	4.9
	<i>Lobophora variegata</i>	7.4		
	<i>Styopodium zonale</i>	4.4		
6 m	<i>Solieria filiformis</i>	31.3	<i>Sargassum hystrix</i>	20.6
	<i>Halymenia floresia</i>	15.3	<i>Cryptonemia seminervis</i>	19.4
	<i>Spatoglossum schroederi</i>	11.3	<i>Plocamium brasiliense</i>	15.2
	<i>Dictyopteris plagiogramma</i>	6.9	<i>Bryothamnion triquetum</i>	12.6
	<i>Tricleocarpa fragilis</i>	6.2	<i>Peyssonnelia inamoena</i>	8.4
	<i>Halymenia floridana</i>	3.5	<i>Jania adhaerens</i>	2.6
			<i>Gracilaria cervicornis</i>	2.4
			<i>Dictyopteris delicatula</i>	1.8
10 m	<i>Dictyopteris jolyana</i>	30.1	<i>Zonaria tournefortii</i>	20.5
	<i>Jania adhaerens</i>	19.7	<i>Plocamium brasiliense</i>	19.4
	<i>Sargassum furcatum</i>	10.0	<i>Cryptonemia seminervis</i>	18.5
	<i>Sargassum filipendula</i>	9.2	<i>Jania adhaerens</i>	17.9
	<i>Dictyopteris plagiogramma</i>	6.9	<i>Peyssonnelia inamoena</i>	6.4
	<i>Dictyota mertensii</i>	6.7	<i>Sargassum hystrix</i>	6.0
18 m	<i>Dictyopteris jolyana</i>	40.9	<i>Peyssonnelia</i> sp.	34.5
	<i>Agardhiella floridana</i>	34.7	<i>Plocamium brasiliense</i>	20.9
	<i>Dictyopteris plagiogramma</i>	6.1	<i>Dictyopteris jolyana</i>	12.6
	<i>Tsengia</i> sp.	5.5	<i>Styopodium zonale</i>	10.4

The communities associated with the rhodolith beds were significantly different in relation to both depth and season (ANOSIM,  $R = 0.745$ ,  $P < 0.01$ ;  $R = 0.514$ ,  $P < 0.01$ , respectively). Among different depths, only at 4 m were no differences between seasons detected ( $R = 0.249$ ,  $P > 0.05$ ). The stress value associated with the final MDS plot (0.19) indicated that the final solution was useful for explaining the relationship among seasons and depths (Clarke and Warwick 1994).

The species that most contributed to the seaweed biomass at each sampling depth are shown in table 1. At 4 m, the brown algae *Sargassum* spp., *Zonaria tournefortii*, *Lobophora variegata*, and *Styopodium zonale* presented the highest percentage of importance (Pi) values. The importance of fleshy red algae increased with depth: *Halymenia* spp. (18.8% at 6 m), *Solieria filiformis* (31.3% at 6 m), and *Agardhiella floridana* (34.7% at 18 m) in summer; and *Cryptonemia seminervis* (19.4% at 6 m, 18.5% at 10 m), *Peyssonnelia* spp. (8.4% at 6 m, 6.4% at 10 m, 34.5% at 18 m), and *Plocamium brasiliense* (15.2% at 6 m, 19.4% at 10 m, 20.9% at 18 m) in winter. The geniculate coralline

significativamente menores de rodolitos por metro cuadrado que las observadas a 6 m (verano =  $155.6 \pm 53.1$  ind m<sup>-2</sup>, invierno =  $130.4 \pm 56.2$  ind m<sup>-2</sup>) y 18 m (verano =  $162.5 \pm 45$  ind m<sup>-2</sup>, invierno =  $148.1 \pm 53$  ind m<sup>-2</sup>) ( $P < 0.05$ , ANOVA seguido por la prueba de Tukey) (fig. 6a). No se encontraron diferencias en el diámetro de los rodolitos entre profundidades, los ejes más ancho, intermedio y más angosto variando en diámetro de 2.0 a 9.5 cm (media = 5.7), 2.0 a 8.0 cm (media = 4.2) y 1.5 a 7.0 cm (media = 3.4), respectivamente. La media de los tres ejes arrojó un diámetro rodolítico de  $4.5 \pm 1.3$  cm para el área de estudio.

La biomasa media total (peso seco) de las macroalgas (excluyendo los rodolitos) osciló entre 1.88 g m<sup>-2</sup> (menor) en invierno a 18 m de profundidad y 17.38 g m<sup>-2</sup> (mayor) en verano a 4 m de profundidad. El ANOVA de dos vías mostró diferencias significativas tanto entre estaciones como entre profundidades. Las muestras recolectadas en verano presentaron una mayor biomasa que las de invierno y se observó una tendencia de mayor biomasa a 4 y 10 m (fig. 6b).

Según el MDS con base en el índice de similitud de Bray-Curtis, se pueden distinguir cinco grupos al nivel de similitud

*Jania adhaerens* also achieved high importance at around 10 m depth (19.7% in summer, 17.9% in winter). During summer, *Dictyopteris jolyana* showed the highest Pi value at 10 m (30.1%) and 18 m (40.9%). During winter, at 10 m, the highest Pi value corresponded to *Zonaria tournefortii* (20.5%), while at 18 m it corresponded to *Peyssonnelia* spp. (34.5%).

The species that were significantly different (ANOVA,  $P < 0.05$ ) between seasons were *Cryptonemia seminervis*, *Peyssonnelia* spp., *Plocamium brasiliense* (higher in winter), and *Amphiroa rigida* (higher in summer), while those significantly different ( $P < 0.05$ ) among depths were *Lobophora variegata*, *Sargassum hystrix*, *Styopodium zonale* (higher at 4 m), *Solieria filiformis* (higher at 6 m), and *Jania adhaerens* (higher at 10 m) (fig. 8). Only *Amphiroa beauvoisii*, *Dictyurus occidentalis*, and *Dictyopteris jolyana* were different in both depths and seasons.

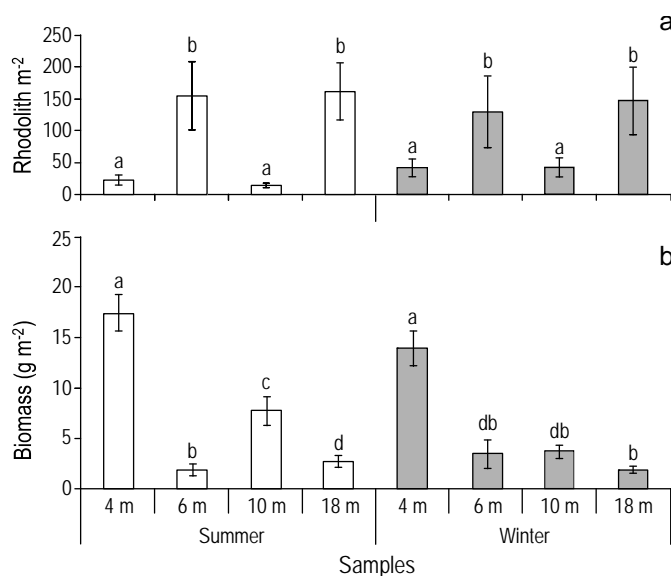
## DISCUSSION

The new records found in this study were *Lithothamnion muelleri*, *Scinaia aborealis* (cited for the first time for the Atlantic Ocean), and *Mesophyllum engelhartii* (cited for the first time for the western Atlantic Ocean) according Guiry and Guiry (2010). *Lithothamnion muelleri* was previously

de 52%. Las unidades de muestras obtenidas a los 6, 10 y 18 m de profundidad durante el invierno constituyeron un grupo, mientras que las obtenidas en el verano constituyeron tres grupos distintos según la profundidad. Las muestras de 4 m de profundidad constituyeron un grupo distinto independientemente de la estación del año (fig. 7).

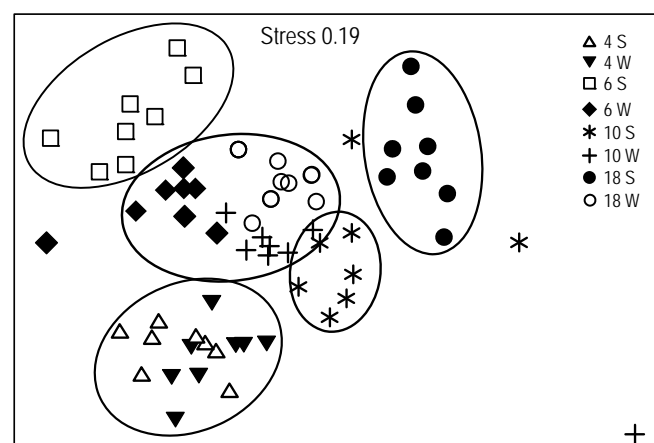
Las comunidades asociadas con los mantos rodolíticos fueron significativamente diferentes en cuanto a profundidad y estación del año (ANOSIM,  $R = 0.745$ ,  $P < 0.01$ ;  $R = 0.514$ ,  $P < 0.01$ , respectivamente). Entre las profundidades, sólo a 4 m no se encontraron diferencias entre estaciones ( $R = 0.249$ ,  $P > 0.05$ ). El valor de tensión asociado con la gráfica final de MDS (0.19) indicó que la solución final resultó útil para explicar la relación entre estaciones y profundidades (Clarke y Warwick 1994).

Las especies que contribuyeron mayormente a la biomasa algal en cada profundidad de muestreo se muestran en la tabla 1. A 4 m, las algas pardas *Sargassum* spp., *Zonaria tournefortii*, *Lobophora variegata* y *Styopodium zonale* presentaron los mayores porcentajes de importancia (Pi). La importancia de las algas rojas carnosas incrementó con la profundidad: *Halymenia* spp. (18.8% a 6 m), *Solieria filiformis* (31.3% a 6 m) y *Aghardiella floridana* (34.7% a 18 m) en verano; y *Cryptonemia seminervis* (19.4% a 6 m, 18.5% a 10 m), *Peyssonnelia* spp. (8.4% a 6 m, 6.4% a 10 m,



**Figure 6.** (a) Density of rhodoliths (mean  $\pm$  standard deviation) and (b) total dry biomass (mean  $\pm$  standard deviation) of macroalgae (excluding rhodoliths) for the four sampled depths during summer and winter. The letters indicate differences detected by the Tukey test.

**Figura 6.** (a) Densidad de rodolitos (media  $\pm$  desviación estándar) y (b) Biomasa seca total (media  $\pm$  desviación estándar) de las macroalgas (excluyendo rodolitos) para las cuatro profundidades muestreadas durante verano e invierno. Las letras indican las diferencias detectadas con la prueba de Tukey.



**Figure 7.** Multidimensional scaling (MDS) ordination of the samples of macroalgae associated with rhodolith beds based on the Bray-Curtis similarity index among depths and between seasons. The contour indicates five groups that show 52% of similarity: 4S, 6S, 10S, and 18S = 4, 6, 10, and 18 m depth in summer, respectively; 4W, 6W, 10W, and 18W = 4, 6, 10, and 18 m depth in winter, respectively.

**Figura 7.** Escalamiento multidimensional (MDS) de las muestras de macroalgas asociadas a los mantos de rodolitos con base en el índice de similitud de Bray-Curtis entre profundidades y estaciones del año. El contorno indica cinco grupos que muestran una similitud de 52%: 4S, 6S, 10S y 18S = 4, 6, 10 y 18 m de profundidad en verano, respectivamente; 4W, 6W, 10W y 18W = 4, 6, 10 y 18 m de profundidad en invierno, respectivamente.

reported for southern Australia (Wilks and Woelkerling 1995), Korea (Lee and Kang 2001), Gulf of California (Foster *et al.* 2007), and Chile (Ramírez and Santelices 1991). *Scinaia aborealis* was recorded for Australia (Huisman 1986) and Fiji (South and Skelton 2003). *Mesophyllum engelhartii* has been confirmed for Australia (Woelkerling and Harvey 1993), New Zealand (Harvey *et al.* 2005), Namibia (John *et al.* 2004), and South Africa (Chamberlain and Keats 1995).

The rhodoliths from this study comprised seven crustose coralline species in five genera (*Hydrolithon*, *Lithophyllum*, *Lithothamnion*, *Mesophyllum*, and *Neogoniolithon*), a high richness of coralline red algae compared with other studied tropical and temperate rhodolith beds (e.g., Steller *et al.* 2003, Goldberg 2006, Konar *et al.* 2006, Harvey and Bird 2008, Peña and Bárbara 2008, Basso *et al.* 2009). This diverse community of nongeniculate corallines (see also Amado-Filho *et al.* 2007) is largely responsible for the construction of the rhodolith structure and consequently acts as an ecosystem engineer.

The local algal flora is predominantly tropical with Caribbean affinities. The Rhodophyta exhibit the highest richness, following a similar pattern observed in the tropical and subtropical western Atlantic (from North Carolina to Brazil) (Taylor 1960). However, many green algal species of Bryopsidales and Cladophorales that are common in the tropical and subtropical Atlantic, were largely absent in our study sites, with only a few small and rare specimens in the collections (e.g., *Caulerpa* spp. and *Cladophora* spp.). The present list of the algae associated with the rhodolith beds in southern Espírito Santo State added 66 species (55 Rhodophyta, 4 Ochrophyta, and 7 Chlorophyta) to the list presented by Amado-Filho *et al.* (2007), increasing the total to 190 species known in the study area. This represents approximately 25% of the macroalgal species recorded for all the Brazilian coast (774 taxa, Fujii *et al.* 2008). These results support the assumption that rhodolith beds contribute to the high diversity of marine algae in Espírito Santo State (Guimarães 2003, 2006), and the importance of the study region for conservation initiatives. In one of the few studies on rhodolith-associated benthic communities elsewhere in Brazil, Riul *et al.* (2009) identified 67 seaweed species in a rhodolith bed between 10 and 20 m depth from the north-eastern coast.

Figueiredo *et al.* (2008) recently summarized the benthic marine algae of Brazilian coral reefs, and the highest richness so far recorded in Brazil is less than that found in the present study, with species richness ranging from 51 taxa in the protected Recife de Fora Marine Reserve (Bahia State) to 122 taxa in Fernando de Noronha National Park (Pernambuco State). An important feature of some of the Brazilian coral reefs is that they are chiefly composed of nongeniculate coralline algae (Kikuchi and Leão 1997). Although rhodolith formation can be attributed to coral reef erosion (Piller and Rasser 1996), most of the coralline red algal species found on

34.5% a 18 m) y *Plocamium brasiliense* (15.2% a 6 m, 19.4% a 10 m, 20.9% a 18 m) en invierno. La alga coralina geniculada *Jania adhaerens* también alcanzó una importancia alta alrededor de 10 m de profundidad (19.7% en verano, 17.9% en invierno). Durante el verano, *Dictyopteris jolyana* mostró el valor más alto de Pi a 10 m (30.1%) y 18 m (40.9%). Durante el invierno, a 10 m el mayor valor de Pi correspondió a *Zonaria tournefortii* (20.5%), mientras que a 18 m el mayor valor correspondió a *Peyssonnelia* spp. (34.5%).

Las especies que mostraron diferencias significativas (ANOVA,  $P < 0.05$ ) entre estaciones fueron *Cryptonemia seminervis*, *Peyssonnelia* spp., *Plocamium brasiliense* (mayor en invierno) y *Amphiroa rigida* (mayor en verano), mientras que las que presentaron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre profundidades fueron *Lobophora variegata*, *Sargassum hystrix*, *Styopodium zonale* (mayor a 4 m), *Solieria filiformis* (mayor a 6 m) y *Jania adhaerens* (mayor a 10 m) (fig. 8). Solamente *Amphiroa beauvoisii*, *Dictyurus occidentalis* y *Dictyopteris jolyana* mostraron diferencias tanto entre profundidades como estaciones.

## DISCUSIÓN

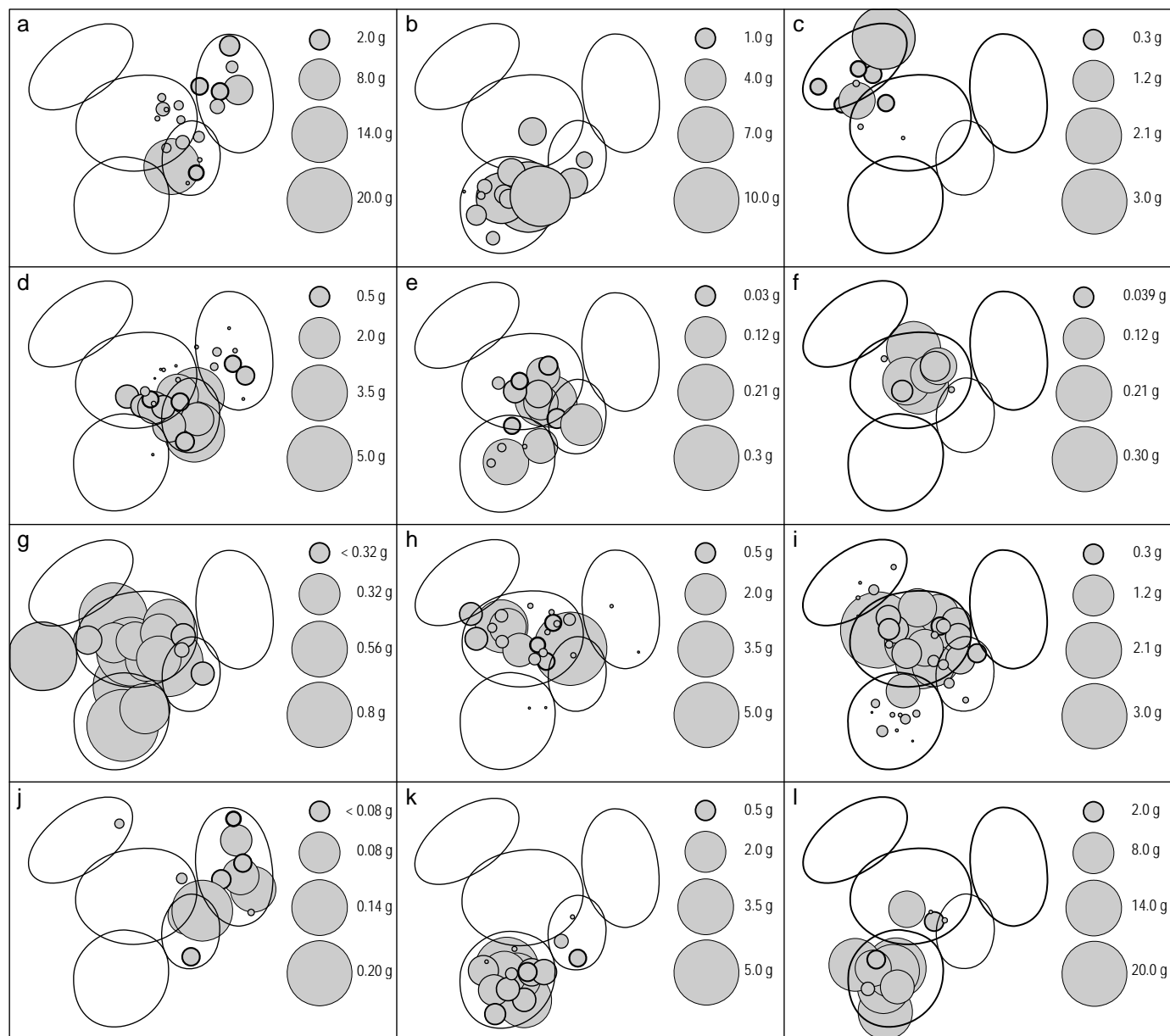
Los nuevos registros encontrados en este estudio fueron *Lithothamnion muelleri*, *Scinaia aborealis* (citado por primera vez para el Océano Atlántico) y *Mesophyllum engelhartii* (citado por primera vez para el Océano Atlántico occidental), según Guiry y Guiry (2010). *Lithothamnion muelleri* ha sido citada previamente para el sur de Australia (Wilks y Woelkerling 1995), Korea (Lee y Kang 2001), el Golfo de California (Foster *et al.* 2007) y Chile (Ramírez y Santelices 1991). *Scinaia aborealis* ha sido registrada para Australia (Huisman 1986) y Fiji (South y Skelton 2003). *Mesophyllum engelhartii* ha sido registrada para Australia (Woelkerling y Harvey 1993), Nueva Zelanda (Harvey *et al.* 2005), Namibia (John *et al.* 2004) y Sudáfrica (Chamberlain y Keats 1995).

Los rodolitos de este estudio comprendieron siete especies coralinas crustosas pertenecientes a cinco géneros (*Hydrolithon*, *Lithophyllum*, *Lithothamnion*, *Mesophyllum* y *Neogoniolithon*), una alta riqueza de algas rojas coralinas en comparación con otros mantos rodolíticos tropicales y templados (e.g., Steller *et al.* 2003, Goldberg 2006, Konar *et al.* 2006, Harvey y Bird 2008, Peña y Bárbara 2008, Basso *et al.* 2009). Esta diversa comunidad de algas coralinas no geniculadas (ver Amado-Filho *et al.* 2007) es en gran parte responsable de la construcción de la estructura rodolítica y, por lo tanto, actúa como ingeniero de ecosistemas.

La flora algal local es predominantemente tropical con afinidades caribeñas. La división Rhodophyta presenta la mayor riqueza, siguiendo un patrón similar al observado en el Atlántico occidental subtropical y tropical (desde Carolina del Norte hasta Brasil) (Taylor 1960). No obstante, muchas especies de algas verdes de Bryopsidales y Cladophorales

Brazilian coral reefs are not the same species as those found in the present study. Furthermore, both coral reefs and rhodolith beds are distinct structures. Like coral reefs, rhodolith beds also have a particular habitat and diversity of associated organisms, and thus also require special attention by authorities for a proper conservation strategy.

que son comunes en el Atlántico subtropical y tropical estuvieron ausentes en nuestros sitios de muestreo, encontrándose en las colecciones sólo unos cuantos especímenes pequeños y poco comunes (e.g., *Caulerpa* spp. y *Cladophora* spp.). Nuestros registros de las algas asociadas con los mantos de rodolitos en la parte sur del estado de Espírito



**Figure 8.** Multidimensional scaling (MDS) ordination of the samples of macroalgae associated with rhodolith beds based on the Bray-Curtis similarity index. The contour indicates five groups that show 52% of similarity. The bubbles indicate the biomass contribution of each species.

**Figura 8.** Escalamiento multidimensional (MDS) de las muestras de macroalgas asociadas a los mantos de rodolitos con base en el índice de similitud de Bray-Curtis. El contorno indica cinco grupos que muestran una similitud de 52%. Las burbujas indican la contribución de biomasa de cada especie.

(a) *Dictyopteris jolyana*, (b) *Stypodium zonale*, (c) *Solieria filiformis*, (d) *Jania adhaerens*, (e) *Amphiroa beauvoisii*, (f) *Dictyurus occidentalis*, (g) *Peyssonnelia* spp., (h) *Cryptonemia seminervis*, (i) *Plocamium brasiliense*, (j) *Amphiroa rigida*, (k) *Lobophora variegata*, (l) *Sargassum hystrix*.



Relatively few species (20 Rhodophyta, 4 Phaeophyceae) occurred throughout the vertical range of this study. Among them, *Plocamium brasiliense*, the filamentous sporophytic phase of *Asparagopsis taxiformis*, *Jania adhaerens* as an epiphyte on the base of larger algae, and small tufts of *Haliptilon subulatum*. These species are cosmopolitan in warm-temperate to tropical waters widely distributed in the tropics and subtropics (Joly 1965, Taylor 1960, Huisman and Walker 1990). *Periphykon delesserioides*, also common in our collections, is probably endemic to the region, not having been reported elsewhere since it was first described (Joly *et al.* 1967).

At 18 m depth there was a change in the species composition, which comprised a distinct community of small- to medium-sized gelatinous Rhodophyta growing in the depressions or irregularities of the rhodoliths. These included *Acrosymphyton caribaeum*, *Platoma* sp., *Predaea feldmannii*, and very small (<2 cm length) plants of *Dudresnaya crassa* and *Naccaria corymbosa*. With the exception of *P. feldmannii*, all other species were represented by very few individuals. *D. crassa* and *P. feldmannii* were also found in other summer collections, but the remaining species were collected in a single November 2004 sample. Guimarães and Amado-Filho (2008) reported that these algae represent an ephemeral spring-summer element of the wider macroalgae associated with rhodolith beds.

Differences in seaweed biomass between seasons (fig. 6b) can be explained by the high degree of instability over the rhodolith beds caused by the frequency of typical storm disturbances along the southeastern Brazilian coast, which are higher in winter than in summer (Niemer 1977, Vera *et al.* 2002). Due to their spherical nature, rhodoliths are mobile structures able to rotate during strong water motion (Marrack 1999). Such movement represents a form of disturbance that can injure epibenthic invertebrates as well as remove the associated algae (Steneck 1986, Hinojosa-Arango *et al.* 2009), thus promoting conditions for the establishment of new ephemeral and/or annual species.

The instability of substrate can explain the differences detected by the multivariate analysis. In winter, when species richness and biomass are reduced, sample units from 6, 10, and 18 m depths were grouped. In summer, when species richness and biomass increased, the sample unit groups were distinguished according to depths. The species responsible for the differences among depths during the summer were fleshy seaweeds susceptible of being detached or broken by the rhodolith rotation (*Dictyopteris jolyana*, *Solieria filiformis*, *Jania adhaerens*, and *Amphiroa rigida*; fig. 8). In winter, only the species with small thalli (*Cryptonemia seminervis*, *Peyssonnelia* spp., and *Plocamium brasiliense*; fig. 8) remain attached to the rhodoliths and, therefore, no zonation can be observed. The collection site at 4 m depth is located in an area more protected from winter storms than the others sites. This could explain the lack of differences observed between seasons at 4 m, characterized by the

Santo agregan 66 especies (55 Rhodophyta, 4 Ochrophyta y 7 Chlorophyta) a la lista presentada por Amado-Filho *et al.* (2007), incrementando el total a 190 especies conocidas en el área de estudio. Esto representa aproximadamente 25% de las especies de macroalgas registradas para toda la costa de Brasil (774 taxones, Fujii *et al.* 2008). Estos resultados apoyan la suposición de que los mantos de rodolitos contribuyen a la alta diversidad de algas marinas en el estado de Espírito Santo (Guimarães 2003, 2006), así como la importancia del área de estudio para las iniciativas de conservación. En uno de los pocos estudios realizados sobre las comunidades bénticas asociadas con rodolitos en Brasil, Riul *et al.* (2009) identificaron 67 especies de algas en un manto rodolítico entre 10 y 20 m de profundidad en la costa nororiental.

Figueiredo *et al.* (2008) recientemente resumieron las algas marinas bénticas de arrecifes coralinos de Brasil, y la mayor riqueza registrada a la fecha es menor que la encontrada en el presente estudio, con la riqueza de especies oscilando entre 51 taxones en la Parque Marino Recife de Fora (estado de Bahía) y 122 taxones en el Parque Nacional Fernando de Noronha (estado de Pernambuco). Una característica importante de algunos arrecifes coralinos brasileños es que se componen principalmente de algas coralinas no geniculadas (Kikuchi y Leão 1997). Aunque la formación de rodolitos puede atribuirse a la erosión de arrecifes coralinos (Piller y Rasser 1996), la mayoría de las especies de algas rojas coralinas que se encuentran en los arrecifes coralinos de Brasil no son las mismas que se encontraron en el presente estudio. Además, los arrecifes coralinos y los mantos rodolíticos son estructuras distintas. Al igual que los arrecifes coralinos, los mantos de rodolitos tienen un hábitat y una diversidad de organismos asociados particular y, por lo tanto, también requieren de atención por parte de las autoridades para una estrategia adecuada de conservación.

Se observaron relativamente pocas especies (20 Rhodophyta, 4 Phaeophyceae) a lo largo del intervalo vertical de este estudio, entre ellas, *Plocamium brasiliense*, la fase esporofítica filamentosa de *Asparagopsis taxiformis*, *Jania adhaerens* como una epífita en la base de algas más grandes y pequeños manojos de *Haliptilon subulatum*. Éstas son especies cosmopolitas en aguas templadas a tropicales, ampliamente distribuidas en el trópico y subtropico (Joly 1965, Taylor 1960, Huisman y Walker 1990). Otra especie común fue *Periphykon delesserioides*, la cual probablemente sea endémica de la región ya que no se ha registrado en otras partes desde que fue descrita por primera vez (Joly *et al.* 1967).

A 18 m de profundidad se presentó un cambio en la composición de especies, observándose una comunidad de algas rojas (Rhodophyta) gelatinosas, chicas a medianas, creciendo en las cavidades o grietas de los rodolitos. Éstas incluyeron *Acrosymphyton caribaeum*, *Platoma* sp., *Predaea feldmannii* y plantas muy pequeñas (<2 cm de largo) de *Dudresnaya crassa* y *Naccaria corymbosa*. Con excepción de *P. feldmannii*, todas las demás especies estuvieron representadas por pocos individuos. Se encontraron *D. crassa* y

presence and abundance of *Styopodium zonale*, *Sargassum hystrix*, and *Lobophora variegata* (fig. 8).

Hinojosa-Arango and Riosmena-Rodríguez (2004) observed that rhodolith density is an important factor contributing to the abundance of the associated fauna, and suggested that the higher the rhodolith density, the lesser the disturbance by water motion, thus providing more stable conditions for the settlement of invertebrate fauna. In the present study, however, we found that the associated fleshy algal biomass was higher at depths where the rhodolith density was lower, suggesting that other environmental factors can be more effective. At depths where the rhodolith density was lower (4 and 10 m), the sea bottom was mainly a continuous carbonate hard substrate, whereas at the other two sampling depths where the rhodolith density was higher (6 and 18 m), the substrate is composed mainly of gravel (5 cm diameter). The presence of a continuous hard substrate just below the rhodolith layer probably allowed a more stable substrate for the settlement of fleshy algae. Littler and Littler (2008) argued that the instability/mobility of the rhodolith spheres precludes the development of highly structured macroalgal or macrofaunal communities. On the other hand, rhodoliths provide a three-dimensional, hard-substrate refuge for smaller algae from the intense herbivory of limpets, chitons, sea urchins, and fish.

In conclusion, we have demonstrated that the rhodolith beds of Espírito Santo State are among the most diverse beds recorded (Bordehore *et al.* 2003, Peña and Bárbara 2008), supporting an abundant and diverse community of macroalgae. This knowledge contributes towards making better substantiated recommendations for the conservation of such diverse regions.

## ACKNOWLEDGEMENTS

This study was partially supported by the Brazilian Council for Scientific and Technological Development (CNPq), with grants to SMPBG and GMAF, and by the Brazilian research foundations FAPERJ and FAPESP. GWM acknowledges support from the University of the Western Cape and the National Research Foundation of South Africa. GHPF acknowledges receipt of a postdoctoral grant (PRODOC) from CAPES.

## REFERENCES

- Amado-Filho GM, Horta PA, Brasileiro PS, Barros-Barreto MB, Fujii MT. 2006. Subtidal benthic marine algae of the marine state park of Laje de Santos (São Paulo, Brazil). *Braz. J. Oceanogr.* 54: 225–234.
- Amado-Filho GM, Maneveldt G, Manso RCC, Marins-Rosa BV, Pacheco MR, Guimarães SMPB. 2007. Structure of rhodolith beds from 4 to 55 meters deep along the southern coast of Espírito Santo State, Brazil. *Cienc. Mar.* 33: 399–410.
- Basso D. 1998. Deep rhodolith distribution in the Pontian Islands, Italy: A model for the paleoecology of a temperate sea. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 137: 172–187.
- P. feldmannii* en otros muestreos de verano, pero las otras especies se recolectaron en una sola muestra en noviembre de 2004. Según Guimarães y Amado-Filho (2008), estas algas representan un elemento efímero primaveral y estival de las macroalgas asociadas con los mantos de rodolitos.
- Las diferencias en la biomasa de algas entre las estaciones del año (fig. 6b) pueden explicarse por el alto grado de inestabilidad sobre los mantos rodolíticos relacionado con la frecuencia de los típicos disturbios de tormentas en la costa sudoriental de Brasil, los cuales son mayores en invierno que en verano (Niemer 1977, Vera *et al.* 2002). Debido a su forma esférica, los rodolitos son estructuras móviles capaces de rotar cuando el movimiento del agua es fuerte (Marrack 1999). Tal movimiento representa una forma de disturbio que puede dañar los invertebrados epibénticos así como arrancar las algas asociadas (Steneck 1986, Hinojosa-Arango *et al.* 2009), promoviendo así las condiciones para el establecimiento de nuevas especies efímeras y/o anuales.
- La inestabilidad del sustrato puede explicar las diferencias detectadas por el análisis multivariado. En invierno, cuando la riqueza de especies y la biomasa decrecieron, las unidades de muestras recolectadas a 6, 10 y 18 m de profundidad se agruparon. En verano, cuando la riqueza de especies y la biomasa incrementaron, las unidades de muestras se agruparon de acuerdo con la profundidad. Las especies responsables de las diferencias entre profundidades en el verano fueron las algas carnosas que pueden desprenderse o romperse durante la rotación del rodolito (*Dictyopteria jolyana*, *Solieria filiformis*, *Jania adhaerens* y *Amphiroa rigida*; fig. 8). En invierno, sólo las especies con talos pequeños (*Cryptonemia seminervis*, *Peyssonnelia* spp. y *Plocamium brasiliense*; fig. 8) permanecen unidos a los rodolitos y, por lo tanto, no se observa una zonación. El sitio de recolección a 4 m de profundidad se localiza en una zona más protegida de las tormentas invernales que los otros sitios. Esto podría explicar el hecho de que no se observaran diferencias entre las estaciones del año a 4 m, caracterizadas por la presencia y abundancia de *Styopodium zonale*, *Sargassum hystrix* y *Lobophora variegata* (fig. 8).
- Hinojosa-Arango y Riosmena-Rodríguez (2004) observaron que la densidad de rodolitos es un factor importante que contribuye a la abundancia de la fauna asociada, y sugirieron que la densidad rodolítica es mayor cuando el movimiento del agua es menor, proporcionando condiciones más estables para el establecimiento de la fauna invertebrada. En el presente estudio, sin embargo, se encontró que la biomasa de las algas carnosas asociadas fue mayor en las profundidades donde la densidad de rodolitos era menor, lo cual sugiere que hay otros factores ambientales que pueden ser más efectivos. En las dos profundidades donde la densidad rodolítica fue menor (4 y 10 m), el lecho marino consiste principalmente de un continuo sustrato duro de carbonato, mientras que en las dos profundidades donde la densidad rodolítica fue mayor (6 y 18 m), el sustrato está compuesto principalmente de grava (5 cm de diámetro). El sustrato duro continuo justo

Basso D, Nalin R, Nelson CS. 2009. Shallow-water *Sporolithon* rhodoliths from North Island (New Zealand). *Palaios* 24: 92–103.

Boogert NJ, Paterson DM, Laland KN. 2006. The implications of niche construction and ecosystem engineering for conservation biology. *Bioscience* 56: 570–578.

Bordehore C, Ramos-Espala AA, Riosmena-Rodríguez R. 2003. Comparative study of two maerl beds with different otter trawling history, SE Iberian Peninsula. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst.* 13: S43–S54.

Brodie J, Andersen RA, Kawachi M, Millar AJK. 2009. Endangered algal species and how to protect them. *Phycologia* 48: 423–438.

Chamberlain YM, Keats DW. 1995. The melobesoid alga *Mesophyllum engelhartii* (Rhodophyta, Corallinales) in South Africa. *S. Afr. J. Bot.* 61: 134–146.

Christie H, Jørgensen NM, Norderhaug KM, Waage-Nielsen E. 2003. Species distribution and habitat exploitation of fauna associated with kelp (*Laminaria hyperborea*) along the Norwegian coast. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 83: 687–699.

Christie H, Jørgensen NM, Norderhaug KM. 2007. Bushy or smooth, high or low; importance of habitat architecture and vertical position for distribution of fauna on kelp. *J. Sea Res.* 58: 198–208.

Clarke KR, Warwick RM. 1994. Change in Marine Communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, 144 pp.

Crain CM, Bertness MD. 2006. Ecosystem engineering across environmental gradients: Implication for conservation and management. *Bioscience* 56: 211–218.

Crowder LB, Lyman SJ, Figueira WF, Priddy J. 2000. Source-sink population dynamics and the problem of sitting marine reserves. *Bull. Mar. Sci.* 66: 799–820.

Figueiredo MAO, Horta PA, Pedrini AG, Nunes JMC. 2008. Benthic marine algae of the coral reefs of Brazil: A literature review. *Oecol. Bras.* 12: 258–269.

Foster MS. 2001. Mini-review: Rhodoliths, between rocks and soft places. *J. Phycol.* 37: 659–657.

Foster MS, McConnico LM, Lundsten L, Wadsworth T, Kimball T, Brooks LB, Medina-López M, Riosmena-Rodríguez R, Hernández-Carmona G, Vásquez-Elizondo RM, Johnson D, Steller DS. 2007. Diversity and natural history of a *Lithothamnion muelleri*-*Sargassum horridum* community in the Gulf of California. *Cienc. Mar.* 33: 367–384.

Fujii MT, Barata D, Chiracava S, Guimarães SMPB. 2008. Cenário Brasileiro da diversidade de algas marinhas bentônicas e sua contribuição para a política de conservação dos recursos naturais e do meio ambiente. In: Loiola MIB, Baseia IG, Lichston JE (eds.), *Atualidades, Desafios e Perspectivas da Botânica no Brasil*. Sociedade Botânica do Brasil, 59<sup>o</sup>. Congresso Nacional de Botânica, Natal, pp. 375–377.

Giller PS. 1996. Floods and droughts: The effects of variation in water flow on streams and rivers. In: Giller P, Myers A (eds.), *Disturbance and Recovery of Ecological Systems*. Royal Irish Academy Seminar Series, Dublin, pp. 1–19.

Goldberg N. 2006. Age estimates and description of rhodoliths from Esperança Bay, western Australia. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 86: 1291–1296.

Guimarães SMPB. 2003. Uma análise da diversidade da flora marinha bentônica do estado do Espírito Santo, Brasil. *Hoehnea* 30: 11–19.

Guimarães SMPB. 2006. A revised checklist of benthic marine Rhodophyta from the State of Espírito Santo, Brazil. *Bol. Inst. Bot.* 17: 143–194.

debajo de la capa de rodolitos probablemente proporcionó un sustrato más estable para la fijación de las algas carnosas. Littler y Littler (2008) arguyen que la inestabilidad/movilidad de las esferas rodolíticas impide el desarrollo de las comunidades macroalgales o macrofaunales muy estructuradas. Por otro lado, los rodolitos proporcionan un refugio de sustrato duro tridimensional para las algas más pequeñas de la intensa herbivoría de lapas, quitones, erizos de mar y peces.

En conclusión, se ha demostrado que los mantos de rodolitos del estado de Espírito Santo son de los mantos más diversos que se han registrado (Bordehore *et al.* 2003, Peña y Bárbara 2008), manteniendo una comunidad abundante y diversa de macroalgas. Esta información permite formular recomendaciones mejor sustentadas para la conservación de estas regiones tan diversas.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente apoyado por el Consejo para el Desarrollo Científico y Tecnológico de Brasil (CNPq), con becas a SMPBG y GMAF, así como por las fundaciones brasileñas FAPERJ y FAPESP. GWM agradece el apoyo brindado por la Universidad del Cabo Occidental y la Fundación Nacional para la Investigación de Sudáfrica. GHPF recibió una beca posdoctoral (PRODOC) de CAPES.

Traducido al español por Christine Harris.

Guimarães SMPB, Amado-Filho GM. 2008. Deep-water gelatinous rhodophytes from southern Espírito Santo State, Brazil. *Bot. Mar.* 51: 378–387.

Guiry MD, Guiry GM. 2010. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 02 January 2010.

Harris PT, Tsuji Y, Marshall JF, Davies PJ, Honda N, Matsuda H. 1996. Sand and rhodolith-gravel entrainment on the mid- to outer-shelf under a western boundary current: Fraser Island continental shelf, eastern Australia. *Mar. Geol.* 129: 313–330.

Harvey AS, Woelkerling WJ. 2007. A guide to nongeniculate coralline red algal (Corallinales, Rhodophyta) rhodolith identification. *Cienc. Mar.* 33: 411–426.

Harvey AS, Bird FL. 2008. Community structure of a rhodolith bed from cold-temperate waters (southern Australia). *Aust. J. Bot.* 56: 437–450.

Harvey AS, Woelkerling WJ, Millar AJK. 2003. An account of the Hapalidiaceae (Corallinales, Rhodophyta) in southeastern Australia. *Aust. Syst. Bot.* 16: 647–698.

Harvey AS, Woelkerling WJ, Farr TJ, Neill KF, Nelson WA. 2005. Coralline algae of central New Zealand: An identification guide to common “crustose” species. *NIWA Info. Ser. No. 57*, Wellington, New Zealand, 145 pp.

Harvey AS, Phillips LE, Woelkerling WJ, Millar AJK. 2006. The Corallinales, subfamily Mastophoroideae (Corallinales, Rhodophyta) in southeastern Australia. *Aust. Syst. Bot.* 19: 387–429.

Hinojosa-Arango G, Riosmena-Rodríguez R. 2004. Influence of rhodolith-forming species and growth-form on associated fauna

- of rhodolith beds in the central-west Gulf of California, Mexico. *PSZN Mar. Ecol.* 25: 109–127.
- Hinojosa-Arango G, Maggs CA, Mark PJ. 2009. Like a rolling stone: The mobility of maerl (Corallinaceae) and the neutrality of the associated assemblages. *Ecology* 90: 517–528.
- Horta PA, Amâncio CE, Coimbra CS, Oliveira EC. 2001. Considerações sobre a distribuição e origem da flora de macroalgas marinhas brasileiras. *Hoehnea* 28: 243–265.
- Huisman JM. 1986. The red algal genus *Scinaia* (Galaxauraceae, Nemaliales) from Australia. *Phycologia* 25: 271–296.
- Huisman JM, Walker DI. 1990. A catalogue of the marine plants of Rottneest Island, western Australia, with notes on their distribution and biogeography. *Kingia* 1: 349–459.
- John DM, Prud'homme van Reine WF, Lawson GW, Kostermans TB, Price JH. 2004. A taxonomic and geographical catalogue of the seaweeds of the western coast of Africa and adjacent islands. *Nova Hedwigia Beih.* 127: 1–339.
- Joly AB. 1965. Flora marinha do litoral norte do Estado de São Paulo e regiões circunvizinhas. *Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letras USP*, 21: 1–393.
- Joly AB, Ugadim Y, Oliveira EC. 1967. The structure and reproduction of *Periphykon delesserioides* a new member of the Rhodomelaceae. *Sellowia* 19: 71–78.
- Kamenos NA, Moore PG, Hall-Spencer JM. 2003. Substratum heterogeneity of dredged vs un-dredged maerl grounds. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 83: 411–413.
- Kelaher BP. 2002. Influence of physical characteristics of coralline turf on associated macrofaunal assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 232: 141–148.
- Kelaher BP, Castilla JC, Seed R. 2004. Intercontinental test of generality for spatial patterns among diverse molluscan assemblages in coralline algal turf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 271: 221–231.
- Kikuchi RKP, Leão ZMAN. 1997. Rocas (southwestern equatorial Atlantic, Brazil): An atoll built primarily by coralline algae. *Proc. 8th International Coral Reef Symposium*, pp. 731–736.
- Konar B, Riosmena-Rodríguez R, Iken K. 2006. Rhodolith bed: A newly discovered habitat in the North Pacific Ocean. *Bot. Mar.* 49: 355–359.
- Lake PS. 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 19: 573–592.
- Lee Y, Kang S. 2001. A Catalogue of the Seaweeds in Korea. Jeju University Press, Jeju, Korea, 662 pp.
- Littler MM, Littler DS. 2008. Coralline algal rhodoliths form extensive benthic communities in the Gulf of Chiriqui, Pacific Panama. *Coral Reefs* 27: 553.
- Liuzzi MG, Gappa JL. 2008. Macrofaunal assemblages associated with coralline turf: Species turnover and changes in structure at different spatial scales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 363: 147–156.
- Marrack EC. 1999. The relationship between water motion and living rhodolith beds in the southwestern Gulf of California, Mexico. *Palaios* 14: 159–171.
- Niemer E. 1977. Climatologia da região sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Geogr.* 34: 3–48.
- Norderhaug KM, Christie H, Rinde E. 2002. Colonisation of kelp imitations by epiphyte and holdfast fauna; a study of mobility patterns. *Mar. Biol.* 141: 965–973.
- Peña V, Bárbara I. 2008. Maerl community in the northwestern Iberian Peninsula: A review of floristic studies and long-term changes. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst.* 18: 339–366.
- Piller WE, Rasser M. 1996. Rhodolith formation induced by reef erosion in the Red Sea, Egypt. *Coral Reefs* 15: 191–198.
- Poff NL. 1992. Why disturbances can be predictable: A perspective on the definition of disturbance in streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 11: 86–92.
- Ramírez ME, Santelices B. 1991. Catálogo de las algas marinas bentónicas de la costa temperada del Pacífico de Sudamérica. *Monogr. Biol.* 5: 1–437.
- Riul P, Lacouth P, Pagliosa PR, Christoffersen ML, Horta PA. 2009. Rhodolith beds at the easternmost extreme of South America: Community structure of an endangered environment. *Aquat. Bot.* 90: 315–320.
- Schneider CW, Wynne MJ. 2007. A synoptic review of the classification of red algal genera a half century after Kylin's "Die Gattungen der Rhodophyceen". *Bot. Mar.* 50: 197–249.
- Silveira ICA, Schmidt ACK, Campos EJD, Godoi SS, Ikeda Y. 2000. A corrente do Brasil ao largo da costa leste brasileira. *Rev. Bras. Oceanogr.* 48: 171–183.
- South GR, Skelton PA. 2003. Catalogue of the marine benthic macroalgae of the Fiji Islands, South Pacific. *Aust. Syst. Bot.* 16: 699–758.
- Steller DL, Foster MS. 1995. Environmental factors influencing distribution and morphology of rhodoliths in Bahía Concepción, BCS, Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 194: 201–212.
- Steller DL, Riosmena-Rodríguez R, Foster MS, Roberts C. 2003. Rhodolith bed diversity in the Gulf of California: The importance of rhodolith structure and consequences of anthropogenic disturbances. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst.* 13: S5–S20.
- Steller DL, Hernández-Ayón M, Riosmena-Rodríguez R, Cabello-Pasini A. 2007. Effect of temperature on photosynthesis, growth and calcification rates of the free-living coralline alga *Lithophyllum margaritae*. *Cienc. Mar.* 33: 441–456.
- Steneck RS. 1986. The ecology of coralline algal crusts: Convergent patterns and adaptive strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 273–303.
- Taylor WR. 1960. Marine Algae of the Eastern Tropical and Subtropical Coasts of the Americas. University of Michigan Press, Ann Arbor, pp. 870.
- Van der Maarel E. 1993. Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability. *J. Veg. Sci.* 4: 733–736.
- Vera CS, Vigliarolo PK, Berbery EH. 2002. Cold season synoptic-scale waves over subtropical South America. *Mon. Weather Rev.* 130: 684–699.
- Villas-Boas AB, Riosmena-Rodríguez R, Amado-Filho GM, Maneveldt GW, Figueiredo MAO. 2009. Taxonomy of rhodolith-forming species of *Lithophyllum* (Corallinales; Rhodophyta) from Espírito Santo State, Brazil. *Phycologia* 48: 237–248.
- Wilks KM, Woelkerling WJ. 1995. An account of southern Australian species of *Lithothamnion* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Aust. Syst. Bot.* 8: 549–583.
- Woelkerling WJ, Harvey A. 1993. An account of southern Australian species of *Mesophyllum* (Corallinaceae, Rhodophyta). *Aust. Syst. Bot.* 6: 571–637.
- Wynne MJ. 2005. A checklist of benthic marine algae of tropical and subtropical western Atlantic. 2nd revision. *Nova Hedwigia* 129: 1–151.
- Zar JH. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th ed. Prentice-Hall, New Jersey, pp. 718.

Received May 2010;  
accepted September 2010.

**Appendix.** List of the infrageneric taxa found in the study area, indicating their occurrence at the sampled depths and in the seasons (S = summer, W = winter, SP = spring, and A = autumn), as well as the taxa found by Amado-Filho *et al.* (2007) (\*). 1 = presence, 0 = absence.

**Apéndice.** Lista de los taxones infragenéricos encontrados en el área de estudio, indicando su presencia en las profundidades muestreadas y las estaciones del año (S = verano, W = invierno, SP = primavera y A = otoño), así como los taxones encontrados por Amado-Filho *et al.* (2007) (\*). 1 = presencia, 0 = ausencia.

Taxa	Depth (m)				Season				*
	4	6	10	18	S	W	SP	A	
<b>Rhodophyta</b>									
<i>Acrochaetium antillarum</i> WR Taylor	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Acrochaetium globosum</i> Børgesen	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Acrochaetium microscopicum</i> (Nägeli & Kütz.) Nägeli	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Acrochaetium yamadae</i> Y Lee & IK Lee	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Acrosymphyton caribaeum</i> (J Agardh) G Sjöstedt	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Acrosymphyton</i> sp.	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Agardhiella floridana</i> (Kyllin) Gabrielson & SM Guim. & EC Oliveira	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Agardhiella ramosissima</i> (Harv.) Kyllin	0	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Agardhiella subulata</i> (C Agardh) Kraft & MJ Wynne	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Aglaothamnion boergesenii</i> (Aponte & DL Ballant.) L'Hardy-Halos & Rueness	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Aglaothamnion</i> cf. <i>gallicum</i> (Nägeli) L'Hardy-Halos & Ardré	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Aglaothamnion halliae</i> (Collins) Aponte, DL Ballant & JN Norris	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Aglaothamnion</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Amansia</i> sp.	0	1	1	0	0	1	0	0	1
<i>Amansia</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Amphiroa beauvoisii</i> JV Lamour.	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Amphiroa fragilissima</i> (L) JV Lamour.	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Amphiroa rigida</i> JV Lamour.	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Amphiroa van-bosseae</i> Me. Lemoine	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Antithamnion antillanum</i> Børgesen	1	1	0	1	1	1	0	1	1
<i>Antithamnionella atlantica</i> (EC Oliveira) CW Schneid.	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Antithamnionella breviramosa</i> (Dawson) EM Woll.	0	1	0	1	1	0	1	0	0
<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevis	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Asteromenia peltata</i> (WR Taylor) Huisman & A Millar	0	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Botryocladia occidentalis</i> (Børgesen) Kyllin	1	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>Botryocladia pyriformis</i> (Børgesen) Kyllin	1	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Bryothamnion seaforthii</i> (Turner) Kütz.	0	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Ceramium brasiliense</i> AB Joly	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Ceramium comptum</i> Børgesen	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Ceramium</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Champia parvula</i> (C Agardh) Harv.	1	1	0	0	1	0	0	1	1
<i>Chondria platyramea</i> AB Joly & Ugadim	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Chondria</i> sp.	1	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Chondrophycus furcatus</i> (Cord.-Mar. & MT Fujii) MT Fujii & Senties	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Chondrophycus translucidus</i> (MT Fujii & Cord.-Mar.) Garbary & Harper	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>Chrysomenia enteromorpha</i> Harv.	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Chrysomenia ventricosa</i> (JV Lamour.) J Agardh	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Chrysomenia</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Coelarthrum cliftonii</i> (Harv.) Kyllin	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Colaconema ophioglossa</i> (CW Schneid.) Afonso-Carrillo, Sanson & Sangil	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Corallina panizzoi</i> Schneter & U Richt.	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Corynomorpha clavata</i> (Harv.) J Agardh	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Craspedocarpus jolyi</i> (EC Oliveira) CW Schneid.	0	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Crouania attenuata</i> (C Agardh) J Agardh	0	1	1	1	1	0	1	0	1



## Appendix (Cont.)

Taxa	Depth (m)				Season				*
	4	6	10	18	S	W	SP	A	
<i>Cryptonemia seminervis</i> (C Agardh) J Agardh	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Cryptonemia</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Dasya baillouviana</i> (SG Gmel.) Mont.	0	1	0	1	1	0	1	0	0
<i>Dasya brasiliensis</i> EC Oliveira & Y Braga	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Dichotomaria marginata</i> (J Ellis & Sol.) Lamarck	0	0	1	1	1	0	1	1	1
<i>Dichotomaria obtusata</i> (J Ellis & Sol.) Lamarck	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Dictyurus occidentalis</i> J Agardh	0	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Dipterosiphonia reversa</i> CW Schneid.	0	1	1	0	1	1	1	0	1
<i>Dohrniella antillara</i> (WR Taylor) Feldm.-Maz.	1	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Dudresnaya crassa</i> M Howe	0	1	0	1	1	0	1	0	0
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J Agardh	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Galaxaura rugosa</i> (J Ellis & Sol.) JV Lamour.	0	0	1	1	1	0	1	0	0
<i>Gayliella flaccida</i> (Harvey ex Kützing) TO Cho & LJ McIvor	1	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Gelidiopsis variabilis</i> (Grev. ex J Agardh ) F Schmitz	1	1	0	0	1	1	0	1	1
<i>Gelidiopsis</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Gelidium</i> cf. <i>pusillum</i> (Stackh.) Le Jolis	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Gelidium</i> sp.	1	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Gracilaria cervicornis</i> (Turner) J Agardh	0	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Gracilaria</i> cf. <i>mammillaris</i> (Mont.) M Howe	0	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Gracilaria cuneata</i> Aresch.	0	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Gracilaria curtissiae</i> J Agardh	1	1	0	1	1	1	0	0	1
<i>Gracilaria domingensis</i> (Kütz.) Sond. ex Dickie	0	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Gracilaria</i> sp.	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Haliptilon cubense</i> (Mont. ex Kütz.) Garbary & HW Johans.	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Haliptilon subulatum</i> (J Ellis & Sol.) HW Johans.	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Halopithys schottii</i> (WR Taylor) LE Phillips & De Clerck	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Halymenia brasiliana</i> SM Guim. & MT Fujii	0	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Halymenia elongata</i> C Agardh	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Halymenia floresii</i> (Clemente) C Agardh	0	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Halymenia floridana</i> J Agardh	0	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Herposiphonia bipinnata</i> M Howe	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Herposiphonia secunda</i> (C Agardh) Ambronn	1	1	0	1	1	0	0	1	0
<i>Herposiphonia</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Heterodasya mucronata</i> (Harv.) MJ Wynne	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Heterosiphonia crispella</i> (C Agardh) MJ Wynne	0	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>Heterosiphonia crispella</i> (C Agardh) MJ Wynne var. <i>laxa</i> (Børgesen) MJ Wynne	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Heterosiphonia gibbesii</i> (Harv.) Falkenb.	1	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Hydrolithon</i> cf. <i>onkodes</i> (Heydrich) D. Penrose & Woelkerling	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Hydropuntia cornea</i> (J Agardh) MJ Wynne	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Hypnea cenomyce</i> J Agardh	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Hypnea musciformis</i> (Wulfen in Jacquin) JV Lamour.	0	1	0	1	1	1	0	0	1
<i>Hypnea</i> sp.	0	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Hypnea spinella</i> (C Agardh) Kütz.	0	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Hypnea valentiae</i> (Turner) Mont.	1	1	0	0	1	1	0	0	0
<i>Hypoglossum hypoglossoides</i> (Stack.) Collins & Herv.	0	1	0	1	1	0	1	0	0
<i>Hypoglossum tenuifolium</i> (Harv.) J Agardh	0	0	0	1	0	0	1	0	1
<i>Jania adhaerens</i> JV Lamour.	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Jania ungulata</i> (Yendo) Yendo f. <i>brevior</i> (Yendo) Yendo	1	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Laurencia</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Liagora ceranoides</i> JV Lamour.	0	0	0	1	0	0	1	0	0

## Appendix (Cont.)

Taxa	Depth (m)				Season				*
	4	6	10	18	S	W	SP	A	
<i>Lithophyllum corallinae</i> (PL Crouan & HM Crouan) Heydrich	1	1	1	1	0	0	1	0	0
<i>Lithophyllum johansenii</i> Woelkerling & Campbell	0	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Lithophyllum stictaeforme</i> (Areschoug in Agardh) Hauck	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Lithothamnion muelleri</i> Lenormand ex Rosanoff	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Lomentaria rawitscheri</i> AB Joly	0	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>Meristiella gelidium</i> (J Agardh) DP Cheney & PW Gabrielson	0	0	0	1	1	0	0	1	0
<i>Mesophyllum engelhartii</i> (Foslie) Adey	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Naccaria corymbosa</i> J Agardh	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Neogoniolithon</i> cf. <i>brassica-florida</i> (Harv.) Setchell & LR Mason	0	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>Neosiphonia sphaerocarpa</i> (Børgesen) MS. Kim & IK Lee	0	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Nitophyllum adhaerens</i> MJ Wynne	0	1	0	0	1	1	0	0	0
<i>Ochtodes secundiramea</i> (Mont.) M Howe	1	1	1	0	1	1	0	0	1
<i>Osmundaria obtusiloba</i> (C Agardh) RE Norris	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Osmundea lata</i> (M Howe & WR Taylor) Yonesh.-Valentin, MT Fujii & Gurgel	0	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Periphykon delesserioides</i> AB Joly, Ugadim & EC Oliveira	1	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>Peyssonnelia inamoena</i> Pilg.	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Peyssonnelia simulans</i> Weber Bosse in Børgesen	1	1	1	0	1	0	0	1	1
<i>Peyssonnelia</i> sp.	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Platoma</i> sp.	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Pleonosporium caribaeum</i> (Børgesen) RE Norris	1	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Plocamium brasiliense</i> (Grev. in J St.-Hil.) M Howe & WR Taylor	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Polysiphonia</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Predaea feldmannii</i> Børgesen	0	1	1	1	1	0	1	0	0
<i>Predaea</i> sp.	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Protokuetzingia schottii</i> WR Taylor	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pterocладиella capillacea</i> (SG Gmel.) Santel. & Hommers.	1	1	0	0	1	1	0	1	1
<i>Rhodymenia divaricata</i> EY Dawson	1	0	0	0	1	0	0	1	1
<i>Sahlingia subintegra</i> (Rosenv.) Kornmann	1	1	1	0	1	1	0	1	1
<i>Scinaia aborealis</i> Huisman	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Scinaia</i> sp.	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Sebdenia flabellata</i> (C Agardh) PG Parkinson	0	1	0	1	1	0	1	0	1
<i>Solieria filiformis</i> (Kütz.) PW Gabrielson	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Spermothamnion investiens</i> (P Crouan & H Crouan) Vickers	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Spyridia clavata</i> Kütz.	1	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Spyridia filamentosa</i> (Wulfen) Harv. in Hook	0	1	0	1	1	0	0	0	1
<i>Spyridia hypnoides</i> (Bory in Belanger) Papenf. var. <i>disticha</i> (Børgesen) GW Lawson & DM John	0	1	0	1	1	0	1	0	0
<i>Spyridiocolax capixaba</i> AB Joly & EC Oliveira	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Stylonema alsidii</i> (Zanardini) K.M Drew	1	1	0	1	1	0	1	1	1
<i>Tiffaniella gorgonea</i> (Mont.) Doty & Meñez	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Tricleocarpa cylindrica</i> (J Ellis & Sol.) Huisman & Borow.	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Tricleocarpa fragilis</i> (L) Huisman & RA Towns.	0	1	1	0	0	1	1	0	1
<i>Tsengia</i> sp.	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Wrangelia argus</i> (Mont.) Mont.	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Wrightiella tumanowiczii</i> (Gatty ex Harv.) F. Schmitz	0	1	1	0	1	1	0	0	1
Subtotal	45	94	51	80	98	63	63	43	85
<b>Phaeophyceae</b>									
<i>Colpomenia sinuosa</i> (Roth) Derbès & Solier	1	1	1	0	1	1	1	0	1
<i>Dictyopteris delicatula</i> JV Lamour.	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Dictyopteris jolyana</i> EC Oliveira & RP Furtado	0	1	1	1	1	1	1	1	1

## Appendix (Cont.)

Taxa	Depth (m)				Season				*
	4	6	10	18	S	W	SP	A	
<i>Dictyopteris justii</i> JV Lamour.	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Dictyopteris plagiogramma</i> (Mont.) Vickers	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Dictyota bartayresiana</i> JV Lamour.	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Dictyota ciliolata</i> Sond. ex Kütz.	1	1	1	0	1	1	0	0	1
<i>Dictyota menstrualis</i> (Hoyt) Schnetter, Hörnig & Weber-Peukert	0	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Dictyota mertensii</i> (Mart.) Kütz.	1	1	1	0	1	1	1	0	1
<i>Dictyota</i> sp.	1	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>Feldmannia irregularis</i> (Kütz.) Hamel	0	1	0	1	1	0	1	0	1
<i>Feldmannia simplex</i> (H Crouan & P Crouan) Hamel	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Hinckesia mitchelliae</i> (Harv.) PC Silva	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Lobophora variegata</i> (JV Lamour.) Womersley ex EC Oliveira	1	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>Padina gymnospora</i> (Kütz.) Sond.	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Sargassum filipendula</i> C Agardh	1	1	1	0	1	1	0	0	1
<i>Sargassum furcatum</i> Kütz.ing	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Sargassum hystrix</i> J Agardh	1	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>Sargassum platycarpum</i> Montagne	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Sargassum vulgare</i> C Agardh	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Spatoglossum schroederi</i> (C Agardh) Kütz.	1	1	0	1	1	0	0	1	1
<i>Sphacelaria rigidula</i> Kütz.	0	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Sphacelaria</i> sp.	1	1	0	1	1	0	1	1	1
<i>Sporochnus bolleanus</i> Mont.	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Stypopodium zonale</i> (JV Lamour.) Papenf.	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Zonaria tournefortii</i> (JV Lamour.) Mont.	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Subtotal	14	16	13	12	19	13	13	11	23
<b>Chlorophyta</b>									
<i>Anadyomene stellata</i> (Wulfen in Jacq.) C Agardh	0	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Bolbocoleon</i> sp.	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Boodleopsis pusilla</i> (Collins) WR Taylor, AB Joly & Bernat.	0	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Bryopsis hypnoides</i> JV Lamour.	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Caulerpa cupressoides</i> (H West in Vahl) C Agardh	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Caulerpa lanuginosa</i> J Agardh	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Caulerpa mexicana</i> Sond. ex Kütz.	0	1	1	0	1	1	0	0	1
<i>Caulerpa prolifera</i> (Forssk.) JV Lamour.	1	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Caulerpa pusilla</i> (Kütz.) J Agardh	0	0	1	1	1	0	1	1	1
<i>Caulerpa verticillata</i> J Agardh	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Caulerpa webbiana</i> Mont. f. <i>tomentella</i> (Harv. ex J Agardh) Weber Bosse	0	0	1	0	1	0	0	0	1
<i>Chamaedoris peniculum</i> (Sol.) Endl.	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Cladophora dalmatica</i> Kütz.	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Cladophora ordinata</i> (Børgesen) C Hoek	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Codium isthmocladum</i> Vickers	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Codium</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Entocladia viridis</i> Reinke	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Halimeda cuneata</i> Hering in Krauss	1	1	1	0	1	1	0	1	1
<i>Halimeda discoidea</i> Decaisne	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Halimeda gracilis</i> Harv. ex J Agardh	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Halimeda opuntia</i> (L) JV Lamour.	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Rhipilia tomentosa</i> Kütz.	0	0	1	1	0	1	1	1	1
<i>Udotea cyathiformis</i> Decne.	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Udotea flabellum</i> (J Ellis & Sol.) JV Lamour.	0	1	1	0	1	1	1	0	1
Subtotal	4	13	11	8	14	13	11	9	17
<b>Total</b>	63	123	75	100	131	89	87	63	124