

Jacqueline Graff Reis

**PADRÕES BIOGEOGRÁFICOS DE MACROALGAS  
MARINHAS DO BRASIL**

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos, Algas e Plantas da Universidade Federal de Santa Catarina para a obtenção do Grau de Mestre em Biologia de Fungos, Algas e Plantas.

Orientador: Prof. Dr. Carlos Frederico D. Gurgel

Coorientador: Prof. Dr. Paulo Antunes Horta

Florianópolis, SC, Brasil  
2018

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,  
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Reis, Jacqueline Graff

PADRÕES BIOGEOGRÁFICOS DE MACROALGAS MARINHAS  
DO BRASIL / Jacqueline Graff Reis ; orientador,  
Carlos Frederico Deluqui Gurgel, coorientador,  
Paulo Antunes Horta, 2018.

64 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal  
de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas,  
Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos,  
Algas e Plantas, Florianópolis, 2018.

Inclui referências.

1. Biologia de Fungos, Algas e Plantas. I.  
Frederico Deluqui Gurgel, Carlos. II. Antunes  
Horta, Paulo. III. Universidade Federal de Santa  
Catarina. Programa de Pós-Graduação em Biologia  
de Fungos, Algas e Plantas. IV. Título.

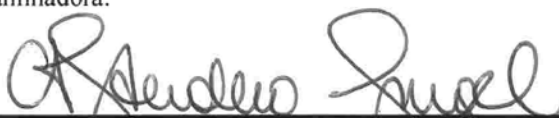
# “Padrões Biogeográficos de Macroalgas Marinhas do Brasil”

por

**Jacqueline Graff Reis**

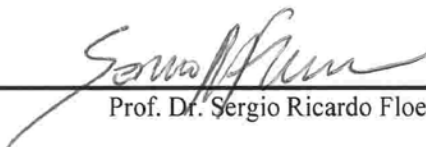
Dissertação julgada e aprovada em sua forma final pelos membros titulares da Banca Examinadora (Port. 16/PPGFAP/2018) do Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos, Algas e Plantas - UFSC, composta pelos Professores Doutores:

Banca Examinadora:




---

Prof. Dr. Carlos Frederico Deluqui Gurgel



---

Prof. Dr. Sergio Ricardo Floeter



---

Prof. Dr. Pedro Fiaschi



---

Prof. Dr. Pedro Fiaschi  
Coordenador do Programa de Pós-Graduação  
em Biologia de Fungos, Algas e Plantas

Florianópolis, 22 de junho de 2018.



Este trabalho é dedicado ao meu Filho  
Gustavo Graff Reis Zanon e aos meus  
pais Janisse Fátima Graff Reis e Antonio  
Reis.



## AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha mãe Janisse Graff Reis, ao meu pai Antonio Reis e ao meu filho Gustavo Graff Reis, por todo amor, apoio, incentivo, por sempre entender a minha ausência e mesmo longe estarem me proporcionando carinho e atenção.

Ao Prof. Carlos Frederico D. Gurgel pela orientação, paciência, dedicação, conhecimentos a mim proporcionados e também pelas confraternizações de final de semestre, sempre com muitas conversas alegres e boa comida compartilhada.

Ao Prof. Paulo Horta pela co-orientação, ensinamentos e auxílio de informações que foram importantes para elaboração deste trabalho.

Ao Eduardo Giehl e ao Thiago Silveira do programa de ecologia da UFSC pelo auxílio no tratamento dos dados e utilização de ferramentas estatísticas.

Às minhas melhores amigas Denyse Guimaraes e Emanoele Copini, obrigada por estarem comigo sempre que precisei, levarei as suas amizades para a vida.

Às amigas que mais tempo compartilhei, morar com essas mulheres foi um privilégio. Primeiro a Renata Biava a minha canceriana e futura psicóloga favorita, depois a Helena Botelho, a irmã caçula que nunca tive, Débora Mocellin pelos bons diálogos, obrigada a todas pela companhia, conselhos e conversas.

Ao Carlos Mezzaroba pela amizade e pelo auxílio na vida acadêmica, quantas guloseimas lhe devo de apostas e promessas feitas, um dia eu quito todas as dívidas contigo.

Ao PPGFAP pelos ensinamentos e apoio prestado sempre que precisei, tenho orgulho de fazer parte deste programa de pós-graduação, obrigada aos professores, coordenadores, secretário, funcionários da limpeza, segurança, de todas as áreas que contribuíram para o bom funcionamento do programa e da qualidade desse lugar tão lindo que é o departamento de botânica.

Ao pessoal do Lafic, que me receberam muito bem e sempre me ajudaram no que precisei, principalmente a Thaís Massocato, Manuela Batista, Eduardo Bastos, Caroline Schmitz e a Vanessa Freire.

À CAPES pela bolsa concedida.

A todas as outras pessoas aqui não mencionadas mas que de alguma forma contribuíram para que pudesse concretizar esse trabalho, meu muito obrigada.





## RESUMO

A biogeografia fornece uma base importante para pesquisas em conservação. No Brasil estudos em biogeografia de macroalgas marinhas têm sido realizados basicamente de forma descritiva. Esse estudo teve como objetivo testar hipóteses sobre a presença de estrutura biogeográfica entre as comunidades de macroalgas marinhas brasileiras e identificar quais propostas de organização biogeográfica melhor explicam essa estrutura. Foram utilizados valores de presença e ausência de registros de espécies de macroalgas de 16 estados da costa brasileira, obtidos do herbário virtual Re flora, artigos científicos, dissertações e teses. Foram encontradas 869 espécies de macroalgas marinhas, sendo 570 de Rhodophyta, 193 de Chlorophyta e 106 de Phaeophyceae. As análises revelaram a presença de um padrão estatisticamente significativo formado por de três grupos biogeográficos. Os fatores salinidade, temperatura máxima da superfície do mar, amplitude da clorofila e nitrato foram os fatores abióticos que melhor explicaram o padrão encontrado. As classificações biogeográficas testadas foram significativas para os níveis taxonômicos mais baixos, havendo perda de sinal biogeográfico quando se utiliza os níveis hierárquicos superiores. Encontramos resultados significativos para seriação e dispersão multidimensional entre as regiões geopolíticas brasileiras. A curva de coletor evidenciou através de estimadores que ainda existem espécies de macroalgas marinhas a serem registradas para o Brasil. Assim como nesse estudo, trabalhos futuros devem abordar diferentes componentes da diversidade de macroalgas marinhas brasileiras sempre buscando a implementação de testes estatísticos de hipóteses nulas e modelagem ecológica.

**Palavras-chave:** Biogeografia. Costa brasileira. Macroalgas marinhas.



## ABSTRACT

Biogeography provides important theoretical and quantitative foundations for conservation research. In Brazil, marine macroalgae biogeography has been mostly descriptive. This study focused on applying a hypothesis testing approaches to detect the presence of significant biogeographic structuring among Brazilian marine macroalgal assemblages. We also tested whether some bioregionalization proposals help to explain the observed structure. Species distributional information was based on historical presence / absence records across 16 coastal Brazilian states derived from the ReFlora digital database and the literature. A total of 869 marine macroalgal species were found along the Brazilian coast, divided in 570 Rhodophyta, 193 Chlorophyta, and 106 Phaeophyceae. Results identified the presence of a statistically significant biogeographic patterns formed by three distinct bioregions that coincide with Brazil's geopolitical regions. Salinity, maximum sea surface temperature, chlorophyll-a and nitrate concentration range were the abiotic factors that best explained the observed biogeographic structure. Presence of biogeographic structured tested across multiple levels of biological organization revealed the presence of statistically significant results only at lower levels, i.e. species and genera (compared to families, orders, and classes). The presences of significant linear seriation along the Brazilian coast and of differences in multidimensional dispersion between geopolitical regions were also detected. Species accumulation curves, including jackknife and bootstrap estimators, suggested that the total number of known species for the Brazilian coast has not been reached yet. Future studies should expand the comprehension about the Brazilian marine flora to include different aspects of marine macroalgal diversity (e.g. functional diversity), always implementing hypothesis testing approaches and ecological modeling.

**Keywords:** Biogeography. Brazilian coast. Marine Macroalgae.



## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Classificação da costa brasileira e suas características em geomorfologia, marés, correntes, clima e vegetação. SEC – Corrente Equatorial do Sul; NBC – Corrente do Norte do Brasil; BC – Corrente do Brasil (Ekau e Knoppers, 1999). ..... 20
- Figura 2 - Classificação fitogeográfica de macroalgas do filo Rhodophyta em 22 regiões do mundo. AR – Região Ártica; CN<sub>1</sub> – Temperado Frio NW Região do Pacífico; CN<sub>2</sub> – Temperado Frio NE Região do Pacífico; CN<sub>3</sub>- Temperado Frio NE Região do Atlântico; CN<sub>4</sub> – Temperado Frio NW Região do Atlântico; WN<sub>1</sub> – Temperado Quente NW Região do Pacífico; WN<sub>2</sub> – Temperado Quente NE Região do Pacífico; WN<sub>3</sub> – Temperado Quente NE Região do Atlântico; WN<sub>4</sub> – Temperado Quente NW Região do Atlântico; T<sub>1</sub> – Tropical Indo-W Região do Pacífico; T<sub>2</sub> Tropical E Região do Pacífico; T<sub>3</sub> – Tropical E Região do Atlântico; T<sub>4</sub> – Tropical W Região do Atlântico; WS<sub>1</sub> – Temperado Quente SW Região do Pacífico; WS<sub>2</sub> – Temperado Quente SE Região do Pacífico; WS<sub>3</sub> – Temperado Quente SE Região do Atlântico; WS<sub>4</sub> – Temperado Quente SW Região do Atlântico; CS<sub>1</sub> – Temperado Frio SW Região do Pacífico; CS<sub>2</sub> – Temperado Frio SE Região do Pacífico; CS<sub>3</sub> Temperado Frio SE Região do Atlântico; CS<sub>4</sub> – Temperado Frio SW Região do Atlântico; NA – Região Antártica; (Van Den Hoek 1984). ..... 22
- Figura 3 - Ecorregiões marinhas das províncias mundiais e seus limites modificado de Spalding et al. (2007). ..... 23
- Figura 4 - Mapa da regionalização biogeográfica modificado de Morrone (2014). ..... 25
- Figura 5 - Análise de Componentes Principais da matriz geral de espécies, com o agrupamento dos estados e ilhas oceânicas em três grupos e uma região de transição (Horta et al., 2001). ..... 26
- Figura 6 - Divisão da costa brasileira com as seis hipóteses: A) Classificação de Horta et al. (2001) em regiões ficogeográficas (Temperada, Tropical, Manguezal e uma região de Transição); B) Divisão geopolítica em regiões Sul, Sudeste e Nordeste; C) Divisão de Bacias Hidrográficas: Bacia do Atlântico Norte/Nordeste, Bacia do Atlântico Leste e Bacia do Atlântico Sudeste; D) Classificação de Spalding et al. (2007): Plataforma Norte, Atlântico Tropical Sudoeste e Atlântico Sudoeste Temperado Quente; E) Bioregionalização Terrestre de Morrone (2014) em Província do Pará, Província da Caatinga e Província do

Atlântico; F) Classificação de Pinheiro et al. (2018) em três subprovíncias. ....	28
Figura 7 - Mapa do Brasil com estados da costa brasileira (unidades amostrais) que foram amostrados neste estudo, enumerados de Norte a Sul. Fonte: IBGE.....	32
Figura 8 - Riqueza de espécies de macroalgas marinhas na costa brasileira. Estados organizados de Norte (MA-PI) a Sul (RS).....	36
Figura 9 - Distinção taxonômica de macroalgas marinhas brasileiras por estado. ....	37
Figura 10 - Valores de W, índice de diversidade beta de dados de macroalgas marinhas entre estados (unidades amostrais) adjacentes ao longo da costa brasileira.....	38
Figura 11 - Curva de acumulação geral de espécies, demonstrando os valores de riqueza observados ( $S_{obs}$ ), e os esperados através dos estimadores <i>Jackknife-1</i> e <i>Bootstrap</i> . ....	39
Figura 12 - Resultado da análise de Cluster para as espécies de macroalgas brasileiras, inicialmente mostrou nove grupos, depois analisados com resultados do MDS, formando um padrão de seis grupos para a costa brasileira.....	40
Figura 14 - Ordenação resultante da análise de escalonamento multidimensional (MDS) sobre a similaridade de composição de espécies, de gêneros, de famílias, de ordens e classes do grupo de Macroalgas Rhodophyta.....	42
Figura 15 - Ordenação resultante da análise de escalonamento multidimensional (MDS) sobre a similaridade de composição de espécies, de gêneros, de famílias, de ordens e classes do grupo de Macroalgas Chlorophyta.....	43
Figura 16 - Ordenação resultante da análise de escalonamento multidimensional (MDS) sobre a similaridade de composição de espécies, de gêneros, de famílias, de ordens e classes do grupo de Macroalgas Phaeophyceae.....	44

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 - Análise do Perfil de Similaridade com as maiores contribuições de espécies de macroalgas (%) brasileiras por região do litoral brasileiro (Nordeste, Sudeste e Sul). ..... 36
- Tabela 2 - Resultado da Análise Multivariada de Permutação (PERMANOVA) entre os diferentes níveis taxonômicos dos quatro grupos de macroalgas para a hipótese de Horta et al. (2001). Resultados significativos ( $\alpha = 0,05$ ) marcados em negrito; df = graus de liberdade; SS = somas de quadrados; Pseudo-F = tamanhos de grupamentos entre e dentro dos clusters; P (perm) = valor de p baseado em uma distribuição aleatória por permutação; perms = número de permutações. .... 45
- Tabela 3 - Resultado da Análise Multivariada de Permutação (PERMANOVA) entre os diferentes níveis taxonômicos dos quatro grupos de macroalgas para a hipótese de regiões geo-políticas. Resultados significativos ( $\alpha = 0,05$ ) marcados em negrito; df = graus de liberdade; SS = somas de quadrados; Pseudo-F = tamanhos de grupamentos entre e dentro dos clusters; P (perm) = valor de p baseado em uma distribuição aleatória por permutação; perms = número de permutações. .... 46
- Tabela 4 - Resultado da Análise Multivariada de Permutação (PERMANOVA) entre os diferentes níveis taxonômicos dos quatro grupos de macroalgas para a hipótese de bacias hidrográficas. Resultados significativos ( $\alpha = 0,05$ ) marcados em negrito; df = graus de liberdade; SS = somas de quadrados; Pseudo-F = tamanhos de grupamentos entre e dentro dos clusters; P (perm) = valor de p baseado em uma distribuição aleatória por permutação; perms = número de permutações. .... 47
- Tabela 5 - Resultado da Análise Multivariada de Permutação (PERMANOVA) entre os diferentes níveis taxonômicos dos quatro grupos de macroalgas para a hipótese de Spalding et al. (2007). Resultados significativos ( $\alpha = 0,05$ ) marcados em negrito; df = graus de liberdade; SS = somas de quadrados; Pseudo-F = tamanhos de grupamentos entre e dentro dos clusters; P (perm) = valor de p baseado em uma distribuição aleatória por permutação; perms = número de permutações..... 48
- Tabela 6 - Resultado da Análise Multivariada de Permutação (PERMANOVA) entre os diferentes níveis taxonômicos dos quatro grupos de macroalgas para a hipótese de Pinheiro et al. (2018). Resultados significativos ( $\alpha = 0,05$ ) marcados em negrito; df = graus de liberdade; SS = somas de quadrados; Pseudo-F = tamanhos de grupamentos entre e

dentro dos clusters;  $P(\text{perm})$  = valor de p baseado em uma distribuição aleatória por permutação; perms = número de permutações.....49



## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	<b>19</b>
1.1 BIOGEOGRAFIA .....	19
1.2 A COSTA BRASILEIRA .....	19
1.3 IMPORTÂNCIA DAS ALGAS .....	20
1.4 BIOGEOGRAFIA DE MACROALGAS MARINHAS.....	21
1.5 BANCO DE DADOS SOBRE A DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES DE MACROALGAS MARINHAS NO BRASIL .....	27
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	<b>29</b>
2.1 OBJETIVO GERAL .....	29
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	29
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>31</b>
3.1 AMOSTRAGEM .....	31
3.2 COMPILAÇÃO DOS DADOS.....	31
3.3 ANÁLISES ESTATÍSTICAS .....	33
<b>4. RESULTADOS</b> .....	<b>35</b>
4.1 DIVERSIDADE DE MACROALGAS BRASILEIRAS .....	35
4.2 PADRÕES BIOGEOGRÁFICOS DE MACROALGAS DA COSTA BRASILEIRA .....	39
<b>5. DISCUSSÃO</b> .....	<b>51</b>
5.1 DIVERSIDADE DE MACROALGAS NA COSTA BRASILEIRA .....	51
5.2. PADRÕES BIOGEOGRÁFICOS DE MACROALGAS DA COSTA BRASILEIRA .....	52
<b>6. CONCLUSÃO</b> .....	<b>57</b>
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>59</b>



# 1. INTRODUÇÃO

## 1.1 BIOGEOGRAFIA

A biogeografia pode ser definida como o estudo da história dos seres vivos e sua distribuição geográfica no tempo e no espaço (Crisci e Posadas, 2000; Morrone e Crisci, 1995). Podemos identificar dentro da biogeografia várias subdisciplinas tais como a biogeografia marinha, ecológica, histórica, terrestre, e da conservação ou aplicada (Marques e Miranda, 2011).

A biogeografia procurar entender como e porque as diferentes populações, espécies, comunidades e ecossistemas se encontram distribuídas no planeta da maneira em que as observamos atualmente. Essa compreensão tem sido um dos principais objetos de estudo da biogeografia (Morrone e Crisci, 1995).

As grandes expedições científicas do século XVIII geraram os primeiros dados que futuramente fundamentaram a biogeografia como uma ciência multidisciplinar. Por ser multidisciplinar é também caracterizada pela heterogeneidade de seus princípios, teorias e metodologias (Cox e Moore, 2009; Morrone, 2004).

A biogeografia marinha tem como um de seus objetivos identificar padrões de distribuição geográfica dos táxons marinhos e compreender a história de sua formação (Marques e Miranda, 2011). Incluem-se também a identificação do papel das interações ecológicas, da dispersão e da vicariância no estabelecimento dos padrões de distribuição das populações, espécies e comunidades marinhas, assim como na identificação dos fatores associados ao processo de especiação (Garbary, 2001).

Os estudos biogeográficos desempenham um papel importante no planejamento de conservação da biodiversidade e constituem a base para classificações biogeográficas e de monitoramento (Lourie e Vincent, 2004; Spalding, 2007).

## 1.2 A COSTA BRASILEIRA

O litoral brasileiro tem cerca de 7.400 km de extensão, com uma variedade de lagoas, remansos, estuários, mangues, pântanos costeiros, praias arenosas e rochosas, recifes de corais, estruturas de recifes carbonáticas, lateríticas e areníticas (Amado Filho et al., 2012; Bastos et al., 2013; Ekau e Knoppers, 1999; Moura et al., 2013; Pereira et al., 2012). É interessante notar também que na costa da região Sul e Sudeste

brasileira predominam-se as formações basálticas e graníticas, enquanto que os costões da região Nordeste são dominados por formações recifais e rochas sedimentares (Ekau e Knoppers, 1999). A circulação de água na costa brasileira e na plataforma continental é conduzida pela Corrente Equatorial do Sul, atingindo a região Nordeste entre 11° S e 15° S. Parte da Corrente Equatorial do Sul flui para o norte para formar a Corrente do Norte do Brasil, enquanto que a outra parte flui em direção sul e forma a Corrente do Brasil (Figura 1) (Arnault, 1987; Dominguez et al., 1983; Ekau e Knoppers, 1999; Knoppers et al., 1999).

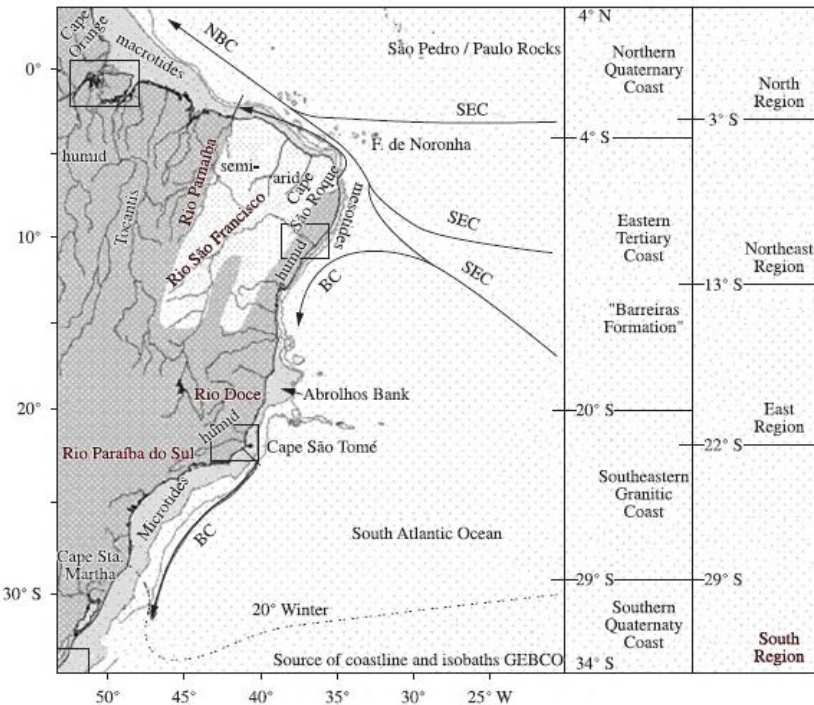


Figura 1 - Classificação da costa brasileira e suas características em geomorfologia, marés, correntes, clima e vegetação. SEC – Corrente Equatorial do Sul; NBC – Corrente do Norte do Brasil; BC – Corrente do Brasil (Ekau e Knoppers, 1999).

### 1.3 IMPORTÂNCIA DAS ALGAS

Do ponto de vista ecológico as algas são muito importantes para o equilíbrio dos ecossistemas e contribuem de várias formas: são

consideradas os principais produtores primários bentônicos, contribuindo na produção de oxigênio e na remoção de CO<sub>2</sub> da água, servindo de comida para herbívoros, também utilizadas como substrato, refúgio e abrigo por várias espécies animais (Silva, 2010). Já do ponto de vista econômico as algas são muito importantes para a sociedade moderna onde são utilizadas principalmente na alimentação, indústria e agricultura (Oliveira Filho et al., 2001).

As macroalgas correspondem a um grupo filogeneticamente artificial de organismos multicelulares foto-autotróficos, na sua grande maioria bentônica, as quais dividem-se em três grandes grupos: Chlorophyta, também conhecidas como algas verdes; Rhodophyta, também conhecidas como algas vermelhas; e as Phaeophyceae, também conhecidas como algas pardas.

#### 1.4 BIOGEOGRAFIA DE MACROALGAS MARINHAS

Padrões globais sobre a biogeografia de macroalgas marinhas foram estudados primeiramente por Van Den Hoek (1984) e Lüning (1990). Van Den Hoek (1984) analisou os padrões de distribuição latitudinal e longitudinal de algas do filo Rhodophyta em um nível global, analisando suas possíveis causas. O autor propôs uma divisão de 22 regiões biogeográficas para macroalgas vermelhas, de acordo com seus regimes de temperatura global, porém uma parte da costa brasileira não foi classificada em nenhuma região fitogeográfica proposta (Figura 2). Entretanto, Klaus Lüning (1990) é reconhecido como o primeiro biogeógrafo de macroalgas marinhas. Lüning comparou floras de regiões temperadas do Hemisfério Norte, buscando explicar semelhanças ou distinções com base nos fenômenos associados com placas tectônicas, paleoclimas e alteração dos níveis do mar.

Em 1994, Bolton publicou seu trabalho sobre a distribuição da diversidade global de macroalgas afirmando que a maior diversidade ocorre em regiões tropicais e temperadas.

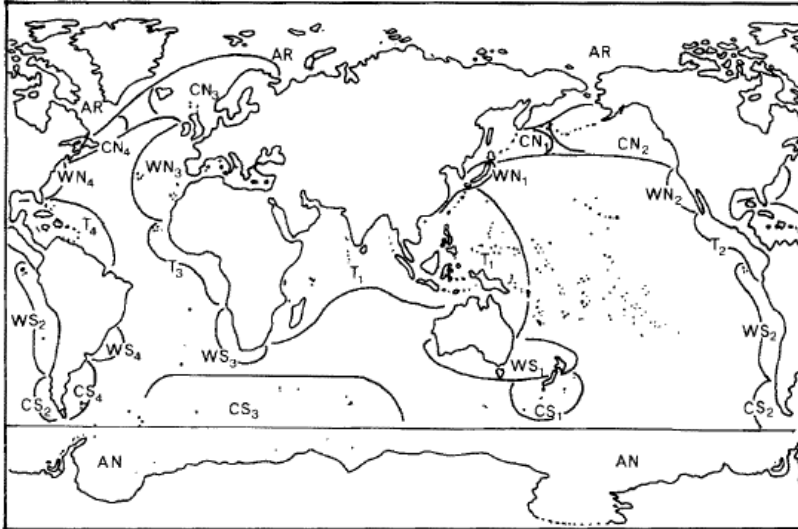


Figura 2 - Classificação fitogeográfica de macroalgas do filo Rhodophyta em 22 regiões do mundo. AR – Região Ártica; CN<sub>1</sub> – Temperado Frio NW Região do Pacífico; CN<sub>2</sub> – Temperado Frio NE Região do Pacífico; CN<sub>3</sub>- Temperado Frio NE Região do Atlântico; CN<sub>4</sub> – Temperado Frio NW Região do Atlântico; WN<sub>1</sub> – Temperado Quente NW Região do Pacífico; WN<sub>2</sub> – Temperado Quente NE Região do Pacífico; WN<sub>3</sub> – Temperado Quente NE Região do Atlântico; WN<sub>4</sub> – Temperado Quente NW Região do Atlântico; T<sub>1</sub> – Tropical Indo-W Região do Pacífico; T<sub>2</sub> Tropical E Região do Pacífico; T<sub>3</sub> – Tropical E Região do Atlântico; T<sub>4</sub> – Tropical W Região do Atlântico; WS<sub>1</sub> – Temperado Quente SW Região do Pacífico; WS<sub>2</sub> – Temperado Quente SE Região do Pacífico; WS<sub>3</sub> – Temperado Quente SE Região do Atlântico; WS<sub>4</sub> – Temperado Quente SW Região do Atlântico; CS<sub>1</sub> – Temperado Frio SW Região do Pacífico; CS<sub>2</sub> – Temperado Frio SE Região do Pacífico; CS<sub>3</sub> Temperado Frio SE Região do Atlântico; CS<sub>4</sub> – Temperado Frio SW Região do Atlântico; NA – Região Antártica; (Van Den Hoek 1984).

Ainda em nível global, Kershwell (2006) procurou quantificar gradientes globais e oceânicos na diversidade de macroalgas. Kershwell (2006) quantificou a maneira pela qual as áreas geográficas de espécies se combinam para produzir os padrões observados. Alguns anos depois, a mesma autora esteve presente como colaboradora em um trabalho de Keith et al. (2014) os quais buscaram explicar a variação da diversidade de macroalgas tropicais a partir de condições ambientais.

Nos últimos anos, a bioregionalização costeira e de plataformas proposta por Spalding et al. (2007) vêm sendo utilizada em vários

trabalhos de biogeografia no mundo todo e principalmente no Brasil (Barroso et al. 2016; Hernandez et al. 2017; Pinheiro et al. 2018). Spalding et al. (2007) propuseram um sistema onde se encontra a existência de 12 reinos, 62 províncias e 32 ecorregiões biogeográficas no mundo. Spalding et al. (2007) subdividiram a costa brasileira em 3 regiões: (1) Plataforma Norte, (2) Atlântico Tropical Sudoeste e (3) Atlântico Sudoeste Temperado Quente a qual inclui todo o Uruguai e parte da Argentina (Figura 3).

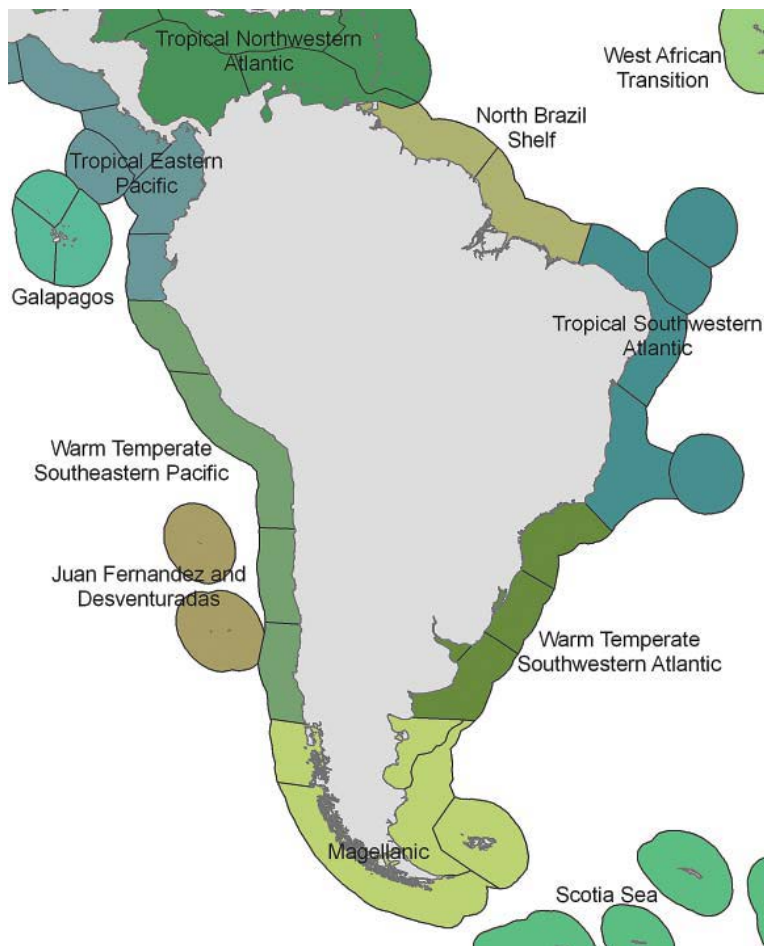


Figura 3 - Ecorregiões marinhas das províncias mundiais e seus limites modificado de Spalding et al. (2007).

Além das classificações biogeográficas costeiras existe também a classificação biogeográfica utilizada para plantas e animais terrestres como a de Morrone (2014) na qual a costa brasileira é dividida em 3 regiões: (1) “Província do Pará” (Maranhão e Piauí), (2) “Província da Caatinga” (Ceará e Rio Grande do Norte) e (3) “Província do Atlântico” (Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Figura 4).

No Brasil, segundo dados do trabalho de Oliveira Filho (1977) podemos considerar que o conhecimento sobre a flora de macroalgas marinhas iniciou com o trabalho de Raddi (1823), seguido de Martius (1828-33), posteriormente tem-se a primeira sinopse de algas de Taylor (1931) denominada “Synopsis of the Marine Algae of Brazil”. Entretanto, apenas a partir de 1950 foram publicados os primeiros estudos específicos da flora marinha brasileira feitos por brasileiros: “Contribuição para o conhecimento da flora algológica do Estado do Paraná” (Joly, 1951), e “Contribuição ao conhecimento da flora ficológica marinha da Baía de Santos e arredores” (Joly, 1957). Um resumo da história da ficologia no Brasil pode ser encontrado em Oliveira-Filho (1977), o qual também apresentou a primeira revisão da distribuição das espécies de macroalgas brasileiras. Além do levantamento taxonômico, Oliveira-Filho (1977) propôs hipóteses sobre a origem da flora marinha brasileira, e foi o primeiro a dividir o litoral em quatro zonas ficoflorísticas: (1) Zona Norte ou Equatorial, com extensão do Amapá até o extremo oeste do Ceará; (2) Zona Ocidental, com extensão da costa ocidental do Ceará até o sul do estado do Espírito Santo; (3) Zona Sudeste, que abrange parte do centro sul do estado do Rio de Janeiro ao litoral norte de São Paulo; e (4) Zona Sul que estende-se do município de São Sebastião (SP), até o norte do Rio Grande do Sul no município de Torres. Com base no trabalho de Oliveira-Filho (1977), Horta et al. (2001) realizaram uma análise descritiva multivariada dos gêneros de macroalgas marinhas brasileiras.





Figura 4 - Mapa da regionalização biogeográfica modificado de Morrone (2014).

Horta et al. (2001) propuseram duas províncias biogeográficas principais: (1) uma região Sul dita “temperada quente” e uma (2) região Norte tropical. Essas duas regiões seriam separadas por uma zona de transição representada pelo estado do Espírito Santo, Maranhão e a ilha de Trindade (Figura 5) e um grupo de manguezais.

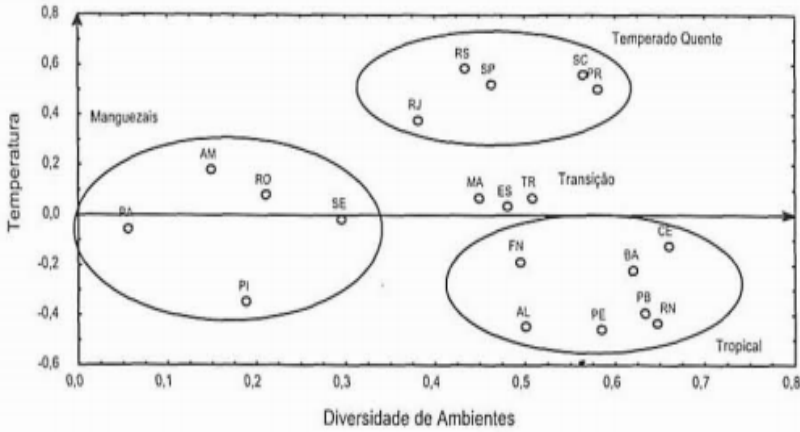


Figura 5 - Análise de Componentes Principais da matriz geral de espécies, com o agrupamento dos estados e ilhas oceânicas em três grupos e uma região de transição (Horta et al., 2001).

Poucos são os estudos de distribuição de macroalgas que abordam os três grandes grupos de macroalgas, sendo mais escassos aqueles que incluem registros de coleta de vários estados da costa brasileira. O estudo multivariado de Horta et al. (2001) assim como seus antecessores, e mais recentemente Spalding et al. (2007) e Morrone (2014) permanecem puramente descritivos e as províncias biogeográficas por eles propostas até então nunca foram testadas matematicamente de maneira formal, *i.e.* utilizando-se testes paramétricos, não-paramétricos, e semi-paramétricos (*i.e.* via permutação).

Trabalhos recentes de macroalgas marinhas com enfoque biogeográfico tiveram como temática de estudo impactos antropogênicos, bioinvasão e conservação (Schermer et al. 2013) e efeito das mudanças climáticas sobre as macroalgas marinhas (Riul, 2015). Portanto, apesar de terem contribuído para um melhor conhecimento sobre como a biogeografia influencia os processos acima citados, eles não revisaram aspectos fundamentais da biogeografia descritiva de Oliveira (1977) e Horta et al. (2001). Nesse contexto, evidencia-se uma carência de estudos mais rigorosos baseados em testes de hipóteses e em uma base matemática estatística mais robusta, os quais ainda não foram realizados no que diz respeito à biogeografia de macroalgas marinhas ao longo do litoral brasileiro.

## 1.5 BANCO DE DADOS SOBRE A DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES DE MACROALGAS MARINHAS NO BRASIL

Os trabalhos sobre a distribuição de macroalgas tiveram um maior avanço na década de 1980 com a utilização de ferramentas moleculares que passaram a auxiliar na identificação e resolução de problemas taxonômicos, utilizadas em conjunto com estudos morfológicos e de cultura, possibilitaram maior certeza na identificação e separação de espécies e um maior conhecimento das relações filogenéticas (Robba et al. 2006).

Os levantamentos da flora de macroalgas marinhas com dados de taxonomia, produzidos ao longo dos anos, correspondem a uma base de dados importante para trabalhos sobre a distribuição de espécies de macroalgas marinhas no Brasil. A maior parte desses dados estão digitalizados no Herbário Virtual - REFLORA. Outros dados estão disponíveis em artigos, dissertações e teses, na forma de sequências de DNA depositadas e em GenBank, banco de dados locais (herbários). Diferentes tipos de bancos de dados têm permitido estudar muitos aspectos sobre a distribuição dos organismos no planeta, inclusive dando suporte a análises estatísticas modernos incluindo a revisão da biogeografia de muitas espécies (*e.g.* Waters et al. 2010).

As hipóteses principais deste estudo consistem em testar as classificações que subdividem a costa brasileira (Figura 6). Análises sobre distribuição de diferentes componentes da diversidade de macroalgas marinhas também foram realizadas.

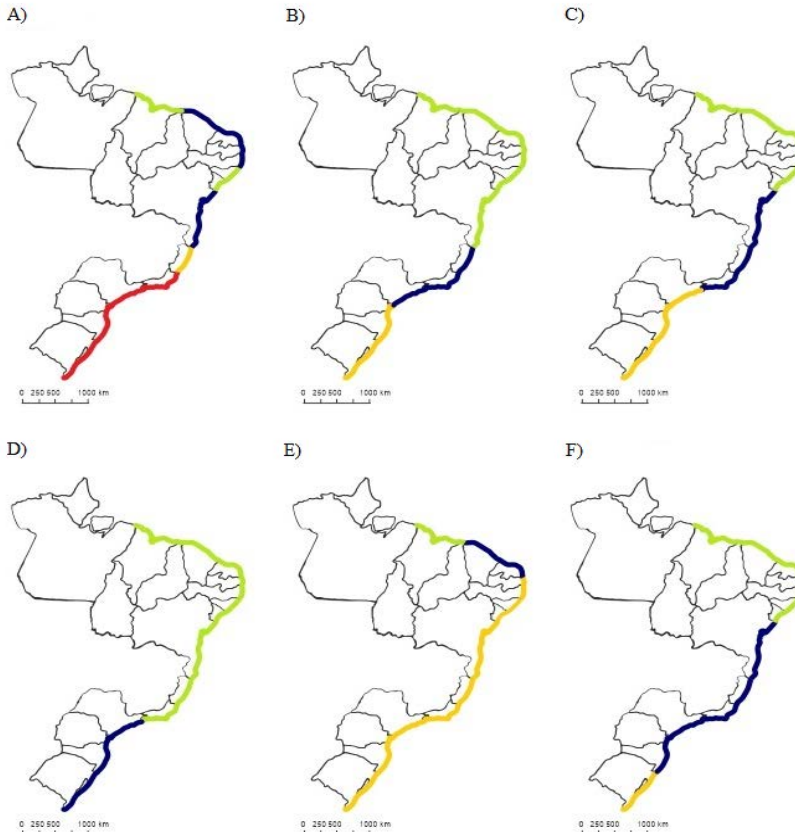


Figura 6 - Divisão da costa brasileira com as seis hipóteses: A) Classificação de Horta et al. (2001) em regiões ficogeográficas (Temperada, Tropical, Manguezal e uma região de Transição); B) Divisão geopolítica em regiões Sul, Sudeste e Nordeste; C) Divisão de Bacias Hidrográficas: Bacia do Atlântico Norte/Nordeste, Bacia do Atlântico Leste e Bacia do Atlântico Sudeste; D) Classificação de Spalding et al. (2007): Plataforma Norte, Atlântico Tropical Sudoeste e Atlântico Sudoeste Temperado Quente; E) Bioregionalização Terrestre de Morrone (2014) em Província do Pará, Província da Caatinga e Província do Atlântico; F) Classificação de Pinheiro et al. (2018) em três subprovíncias.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 OBJETIVO GERAL**

Este estudo teve como objetivo geral testar a presença de padrões geográficos na distribuição de macroalgas marinhas brasileiras e identificar quais fatores abióticos e propostas de organização biogeográfica podem melhor explicar essa estrutura.

### **2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

1. Revisar e testar estatisticamente via modelos nulos a existência de padrões de estrutura da composição de macroalgas marinhas ao longo da costa brasileira.
2. Identificar como diferentes níveis de organização biológica contribuem para a formação de padrões biogeográficos.
3. Verificar padrões de distribuição de diversidade alfa e beta, das macroalgas marinhas ao longo da costa brasileira.
4. Apontar quais fatores abióticos podem estar envolvidos na formação e manutenção dos padrões biogeográficos encontrados.



### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 AMOSTRAGEM

Para a fonte de dados biogeográficos, utilizamos valores de presença e ausência de registros de espécies de macroalgas do Brasil. Estes dados de ocorrência foram obtidos de literatura como artigos científicos, dissertações e teses, e a plataforma REFLORA. Já para a classificação taxonômica de cada um dos níveis espécie, gênero, família, ordem e classe verificamos a nomenclatura em *AlgaeBase* (<http://www.algaebase.org>).

#### 3.2 COMPILAÇÃO DOS DADOS

A matriz de dados foi organizada em 16 estados (unidades amostrais ou assembleias) com dados de presença ou ausência de cada espécie para cada estado. A organização amostral utilizando estados geopolíticos como unidade amostral, apesar de artificial, tem sido usada como método de organização de dados biogeográficos não só historicamente na ficologia marinha brasileira (Oliveira-Filho, 1977; Horta et al. 2001), mas também em estudos com outros organismos tais como: macrofauna bentônica em geral (Silva e Barros, 2011), gastrópodes marinhos (Barroso et al. 2016), e peixes recifais (Pinheiro et al. 2018). Como a literatura de dados biogeográficos organizava historicamente estados como unidades amostrais, mantivemos este tipo de organização. Essa abordagem nos permitiu usar a maior quantidade possível de dados e comparar nossos resultados com o de outros autores.

Os estados (unidades amostrais, ou assembleias) foram enumerados com início no estado do Pará (#1) na região Norte, até o estado do Rio Grande do Sul (#16) na região Sul do Brasil (Figura 7). Não foram incluídos dados de ilhas oceânicas. As ocorrências das espécies foram divididas pelo comprimento em quilômetros de cada estado, respectivamente, para amenizar o viés oriundo deste tipo de variação.

Os fatores abióticos foram obtidos da plataforma Bio-ORACLE 1.0 (Tyberghein et al. 2012) e destes foi calculada uma média de cada variável para cada estado a partir de quadrantes que cobrem a área de extensão da plataforma continental de cada estado. Dentre os 23 fatores presentes no Bio-Oracle, foi realizada uma análise de multicolinearidade usando a função *vif* (Lin et al. 2011) no software R. A análise de colinearidade selecionou apenas 15 fatores relevantes: Calcita (*calcite*), Clorofila Média (*chlomean*), Amplitude de Clorofila (*chlorange*), Nuvens

Média (*cloudmean*), Atenuação Difusa Média (*damean*), Oxigênio Dissolvido (*dissox*), Nitrato (*nitrate*), Radiação Fotossinteticamente Disponível Média (*parmean*), pH (*ph*), Fosfato (*phos*), Salinidade (*salinity*), Silicato (*silicate*), Temperatura Máxima da Superfície do Mar (*sstmax*), Amplitude da Temperatura da Superfície do Mar (*sstrange*).

Para investigar como as macroalgas marinhas estão estruturadas ao longo da costa brasileira, foi utilizada a matriz total de dados constituída pelas espécies de Rhodophyta, Chlorophyta e Phaeophyceae. Em seguida examinamos a contribuição de cada grupo individualmente. Nessas quatro abordagens foram também analisados níveis taxonômicos distintos: espécie, gênero, família, ordem e classe. A combinação de 4 grandes agrupamentos taxonômicos e cinco níveis taxonômicos distintos produziu 20 matrizes de dados distintos.

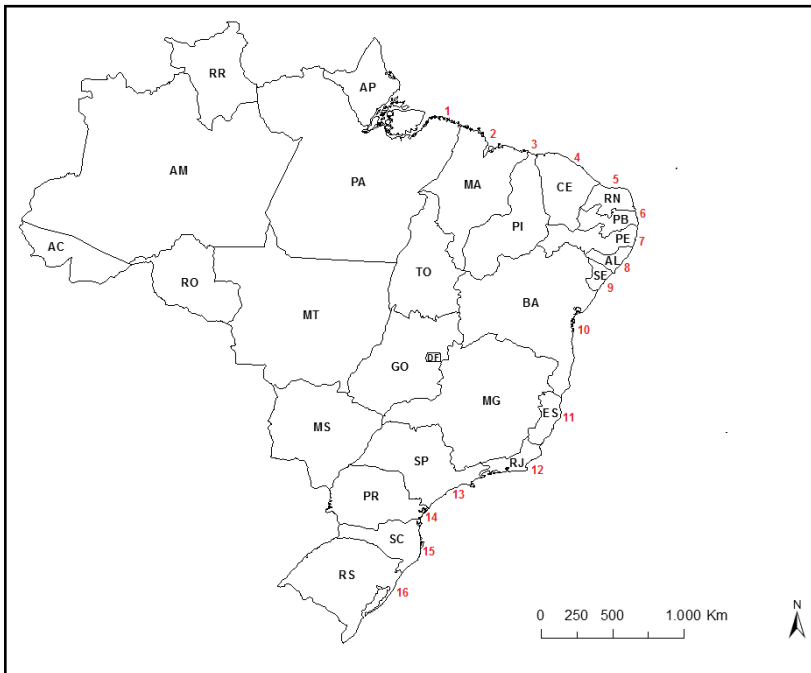


Figura 7 - Mapa do Brasil com estados da costa brasileira (unidades amostrais) que foram amostrados neste estudo, enumerados de Norte a Sul. Fonte: IBGE.



### 3.3 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

As análises estatísticas foram realizadas no software PRIMER 6 (Clarke e Gorley, 2006) e PERMANOVA (McArdle e Anderson, 2001), e no software R (R Development Core Team, 2014).

a) Análise multivariada de escalonamento multidimensional (MDS, Clarke e Gorley, 2001) para representar as medidas multidimensionais de proximidade entre amostras (estados) em um espaço de dimensão reduzida, juntamente com a Análise de Perfil de Similaridade (SIMPROF, Clarke e Warwick, 2001). O MDS nos permite observar a formação de padrões biogeográficos com base apenas no conjunto de espécies de cada unidade amostral. Já o SIMPROF testa significativamente a hipótese nula de que as amostras não diferem umas das outras em estrutura multivariada.

b) Análise multivariada de permutação (PERMANOVA, Anderson, 2005) para testar se a estrutura observada de assembleias de macroalgas ao longo da costa brasileira segundo diferentes hipóteses biogeográficas, são estatisticamente significativas. As seguintes hipóteses foram testadas: a classificação proposta por Horta et al. (2001), regiões geo-políticas brasileiras, bacias hidrográficas, a classificação de Spalding et al. (2007), a regionalização biogeográfica de Morrone (2014) e Pinheiro et al. (2018).

c) Análise de dispersão multidimensional permutacional (PERMDISP, Anderson 2004) para testar a presença de homogeneidade na dispersão dos pontos no espaço multivariado dentro e entre cada fator de Permanova.

d) Análise de seriação espacial linear realizada via comparativo sobre matrizes de similaridade (RELATE, Clarke e Gorley, 2001), o qual, em nosso contexto, identifica a presença de auto-correlação espacial entre as unidades de macroalgas marinhas adjacentes ao longo da costa brasileira. Alternativamente este método testa se existe a presença de uma graduação contínua de diferenciação entre assembleias ao longo de uma transecção espacial.

e) O teste de percentagem de similaridade (SIMPER, Clarke e Warwick, 2001) foi usado para analisar a contribuição de cada espécie e gênero na similaridade (ou dissimilaridade) observada entre as amostras, permitindo assim identificar quais táxons mais contribuíram na formação dos padrões biogeográficos observados.

Os seguintes índices de diversidade foram calculados apenas para o nível de espécie considerando todos os 4 grupamentos taxonômicos: Total, Rhodophyta, Chlorophyta e Phaeophyceae:

a) Índice de distinção taxonômica de Clarke e Warwick (1998) o qual emprega a distância filogenética entre os táxons no cálculo de diversidade de espécies. Este índice é determinado pelo número esperado de nós em uma matriz de agregação entre quaisquer dois indivíduos de espécies diferentes sorteados em uma unidade amostral.

b) Índice de diversidade beta, que mede a diversidade entre as unidades amostrais, segundo o coeficiente W de Whittaker (1975), para tanto utilizamos a função *betadiver* (Koleff et al. 2003) presente no pacote *vegan* do software R, a qual verificou as mudanças nas composições de macroalgas entre os estados.

c) Curva de acumulação de espécies para mensurar o quanto o conhecimento atual da flora de macroalgas marinhas se aproxima de capturar todas as espécies existentes na costa brasileira. Foi utilizado dois estimadores o método *Jackknife1* e o método *Bootstrap*. O primeiro método estima a riqueza total utilizando a equação  $S_j = s + Q_1 \frac{n(n-1)}{n}$ , onde

onde  $S_j$  é a riqueza estimada,  $s$  é a riqueza observada,  $Q$  é o número de espécies que ocorrem em exatamente  $j$  amostras, e  $n$  é o número de amostras, já o segundo, estima a riqueza utilizando a equação  $S_b = s + \sum (1 - p_i)^n$ , onde  $S_b$  é a riqueza estimada,  $s$  é a riqueza observada, e  $p_i$  é a proporção das amostras  $n$  que contêm a espécie  $i$  (Barros, 2009).

## 4. RESULTADOS

### 4.1 DIVERSIDADE DE MACROALGAS BRASILEIRAS

O número de espécies da lista de ocorrências de macroalgas brasileiras incluiu um total de 869 espécies, 277 gêneros, 94 famílias, 40 ordens, e 8 classes de macroalgas para quinze estados da costa brasileira. O estado do Pará foi removido por apresentar um número pequeno de espécies, tornando-se muito discrepante dos demais e comportando-se como um *outlier* em nossos resultados. Os estados de Maranhão e Piauí foram unidos assim como Alagoas e Sergipe para uniformizar a amostragem. Estes números representam a quantificação mais atual da diversidade de macroalgas e táxons superiores no Brasil, uma vez que incluem dados taxonômicos baseados em estudos moleculares recentes (exemplos: Alves, 2015; Azevedo, 2016; Barata, 2008; Iha, 2014; Pinto, 2011; Santiago, 2016; Schultz, 2006).

Com relação ao total de macroalgas, 570 espécies pertencem ao grupo Rhodophyta, seguido por Chlorophyta com 193 espécies e Phaeophyceae com 106 espécies. O estado com maior riqueza foi o Rio de Janeiro com ocorrência de 538 espécies e o estado com menor riqueza foi o Maranhão com apenas 94 espécies (Figura 8).

A análise de similaridade de percentagens (SIMPER) entre espécies identifica quais delas mais contribuem para as dissimilaridades entre as regiões geopolíticas. Para Rhodophyta entre todas as regiões geopolíticas as maiores contribuições foram *Jania pumila*, *J. subulata* e *Osmundaria obtusiloba*; para Chlorophyta foram as espécies *Caulerpa sertularioides*, *Cladophora vagabunda* e *Ulva fasciata*; e para Phaeophyceae foram as espécies *Dictyota bartayresiana*, *Lobophora variegata* e *Padina gymnospora*.

Os gêneros com maior percentagem de contribuição na região Nordeste foram *Gracilaria* (Rhodophyta), *Caulerpa* (Chlorophyta) e *Dictyota* (Phaeophyceae); na região Sudeste foram *Cladophora* (Chlorophyta), *Ceramium* (Rhodophyta) e *Sargassum* (Phaeophyceae). Já na região Sul foram *Polysiphonia* (Rhodophyta), *Ulva* (Chlorophyta) e *Sargassum* (Phaeophyceae). A região Nordeste foi a que apresentou um menor número de espécies (17 espécies = 2% de 869 spp.) com uma maior contribuição individual de cada espécie para a diferenciação dessa região em relação as outras. Muitas espécies apresentaram uma porcentagem muito baixa de contribuição e por isso não foram citadas (Tabela 1).

Tabela 1 - Análise do Perfil de Similaridade com as maiores contribuições de espécies de macroalgas (%) brasileiras por região do litoral brasileiro (Nordeste, Sudeste e Sul).

Grupo	NE		SE		SU	
	Nº Esp.	Cont. (%)	Nº Esp.	Cont. (%)	Nº Esp.	Cont. (%)
Total	17	0,94	289	0,29	89	0,91
Rhodophyta	10	1,65	199	0,42	54	1,46
Chlorophyta	3	3,64	47	1,56	21	4,09
Phaeophyceae	4	5,93	43	2,01	14	6,01

O índice de distinção taxonômica (o qual para dados de presença e ausência também significa diversidade taxonômica) identificou a costa que se estende entre os estados da PB, PE e AL-SE como a parte do litoral brasileiro de maior diversidade taxonômica (Fig. 8), comparado a região compreendida entre os estados da BA, ES e RJ, a qual foi reconhecida como a de maior riqueza de espécies (Fig. 8). Já os estados de SC e SP apresentaram os menores valores de distinção taxonômica (Fig. 9).

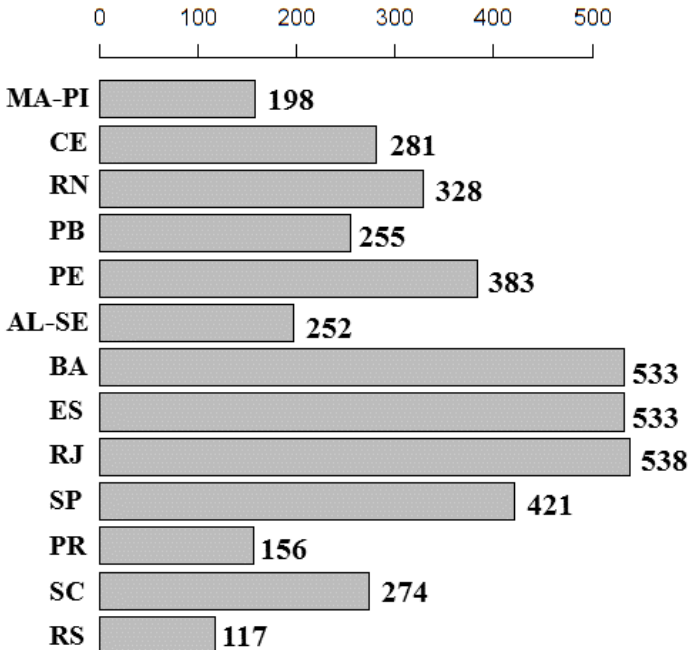


Figura 8 - Riqueza de espécies de macroalgas marinhas na costa brasileira. Estados organizados de Norte (MA-PI) a Sul (RS).

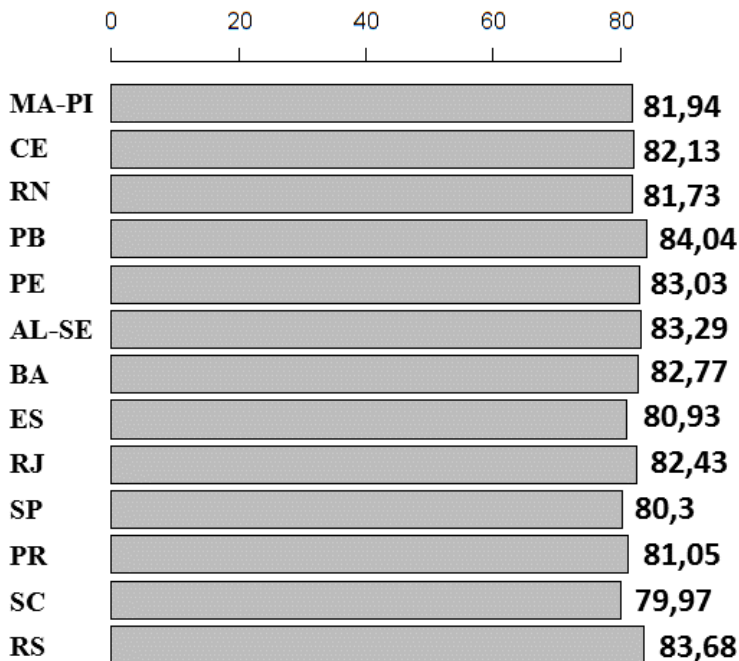


Figura 9 - Distinção taxonômica de macroalgas marinhas brasileiras por estado.

O maior valor de diversidade beta na região Nordeste foi encontrado entre os estados de Alagoas-Sergipe e Bahia, seguidos por Maranhão-Piauí e Ceará. A região Sudeste foi a que apresentou as menores diferenças na diversidade beta entre um estado e outro. Na região sul a maior diferença foi entre Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Figura 10). Um padrão de variação da diversidade beta ao longo do litoral brasileiro pode ser observado onde os valores de  $W$  diminuem dentro da região Nordeste e Sudeste, respectivamente.

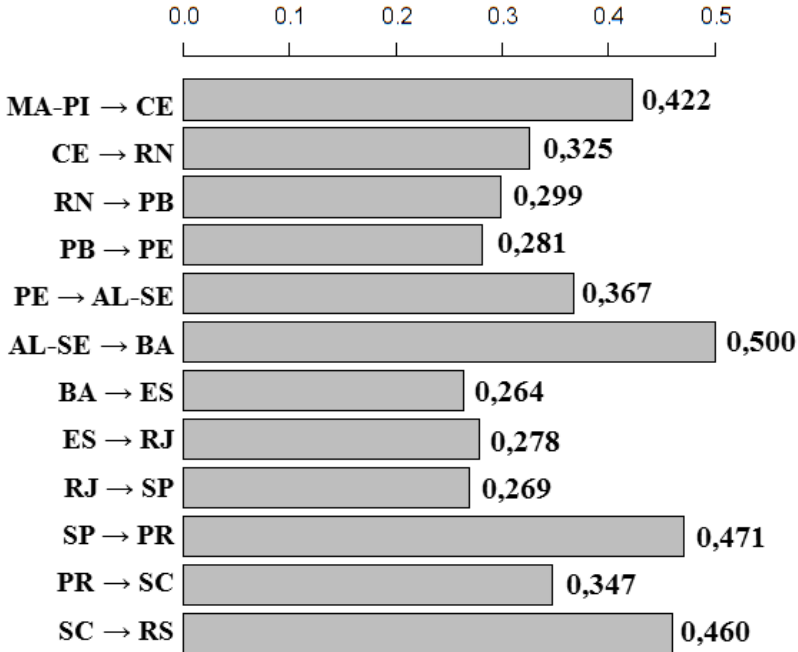


Figura 10 - Valores de W, índice de diversidade beta de dados de macroalgas marinhas entre estados (unidades amostrais) adjacentes ao longo da costa brasileira.

Para curva de acumulação de espécies observou-se que esta não estabilizou, com isso evidencia-se que não foram coletadas todas as espécies de macroalgas para o litoral brasileiro. O ponto com a maior riqueza de espécies foi apontado pelo estimador *Jackknife 1*, com 1063 espécies e o estimador *Bootstrap* com 959 espécies. O atual número de 869 espécies de macroalgas brasileiras ( $S_{obs}$ ) representa 81,7% para o valor estimado pelo *Jackknife-1* e representa 90,6% do valor estimado pelo *Bootstrap* (Figura 11).

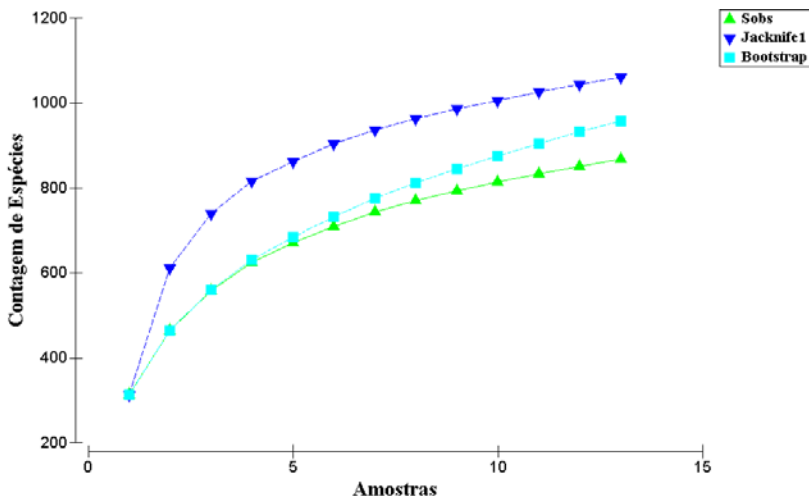


Figura 11 - Curva de acumulação geral de espécies, demonstrando os valores de riqueza observados ( $S_{obs}$ ), e os esperados através dos estimadores *Jackknife-1* e *Bootstrap*.

#### 4.2 PADRÕES BIOGEOGRÁFICOS DE MACROALGAS DA COSTA BRASILEIRA

Considerando as análises de MDS e PERMANOVA, podemos afirmar que existe um padrão biogeográfico estatisticamente significativo entre as unidades amostrais (estados) de macroalgas marinhas ao longo da costa brasileira. Com relação as similaridades na análise de macroalgas Totais, a análise SIMPROF revelaram inicialmente nove grupos (dados não mostrados), mas que visualmente e com auxílio do cluster podem ser agrupados em seis grupos (Figura 12). Um primeiro grupo formado por RS e PR, sendo que SC esteve isolado dos demais estados em um segundo grupo, já SP e RJ formaram um terceiro grupo, assim como Bahia e Espírito Santo formando um quarto grupo, um quinto grupo reuniu estados de Pernambuco, Rio Grande do Norte, Ceará, Paraíba e Sergipe-Alagoas, ainda um sexto grupo foi identificado contendo Maranhão-Piauí isolado dos demais (Figura 13). O mesmo resultado foi observado para os grupos quando analisados de forma individual. No grupo de macroalgas de Rhodophyta (Figura 14) os seis grupos estão dispostos de maneira bem evidente e os resultados mostram que possuem forte influência no padrão de macroalgas totais, sendo que os resultados dos dois MDS são muito semelhantes. Já em Chlorophyta podemos notar que Bahia se uniu com

os três estados da região Sudeste (ES, RJ e SP) e juntas essas quatro unidades amostrais ficaram mais afastados dos outros estados (Figura 15). Em Phaeophyceae a unidade amostral do RJ esteve mais distante demonstrando maior dissimilaridade com os outros estados, também é importante analisar que no nível taxonômico de classe os estados formaram um padrão diferente dos padrões encontrados nos outros grupos de macroalgas (Figura 16). Os fatores abióticos calcita, amplitude da clorofila, nitrato e pH foram mais significativos, explicando melhor os padrões de macroalgas brasileiras. Pode ser observado que nos níveis de espécies, gêneros, família e ordem os estados do Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul, São Paulo e Rio de Janeiro estão localizados na parte inferior do gráfico evidenciando uma correlação desses estados com uma baixa temperatura, sendo que os estados do nordeste localizados na parte superior correlacionam-se a altas temperaturas e o estado do Espírito Santo localizado em uma posição intermediária varia conforme o nível taxonômico e o grupo de macroalgas observadas. Outro fator interessante de observar é que os estados do Sul estão mais próximos dos estados do Nordeste, assim apesar de estarem geograficamente mais distantes e possuírem temperaturas bem distintas estiveram próximos em nossos resultados.

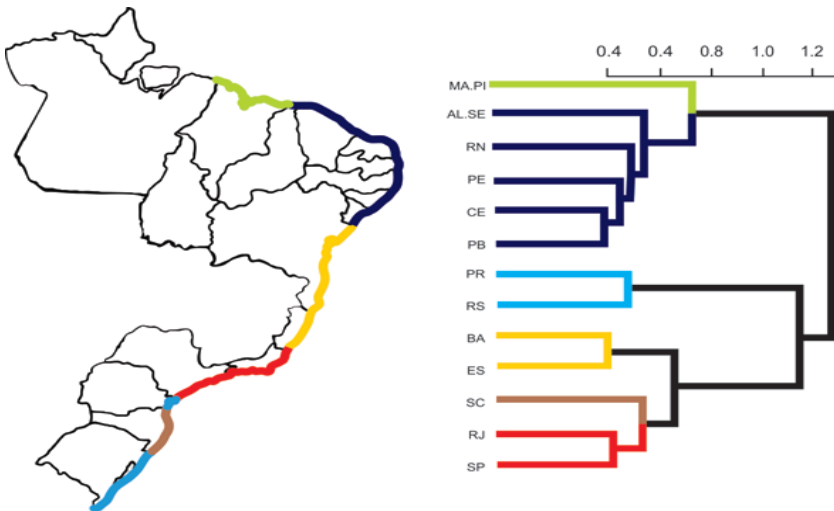


Figura 12 - Resultado da análise de Cluster para as espécies de macroalgas brasileiras, inicialmente mostrou nove grupos, depois analisados com resultados do MDS, formando um padrão de seis grupos para a costa brasileira.



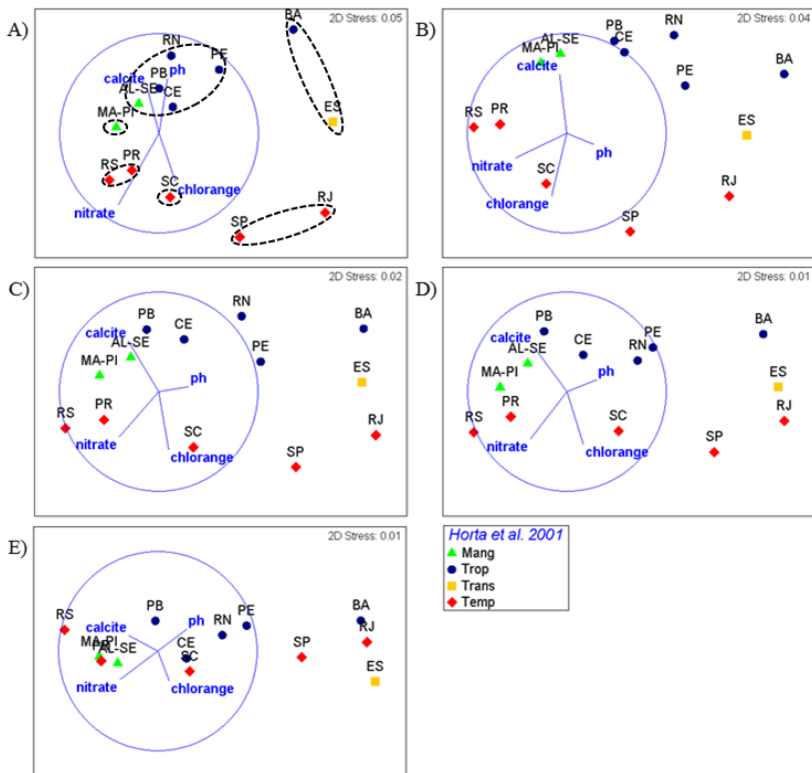


Figura 13 - Ordenação resultante da análise de escalonamento multidimensional (MDS) sobre a similaridade de composição de espécies, de gêneros, de famílias, de ordens e classes do grupo de Macroalgas Total (Rhodophyta, Chlorophyta e Phaeophyceae).

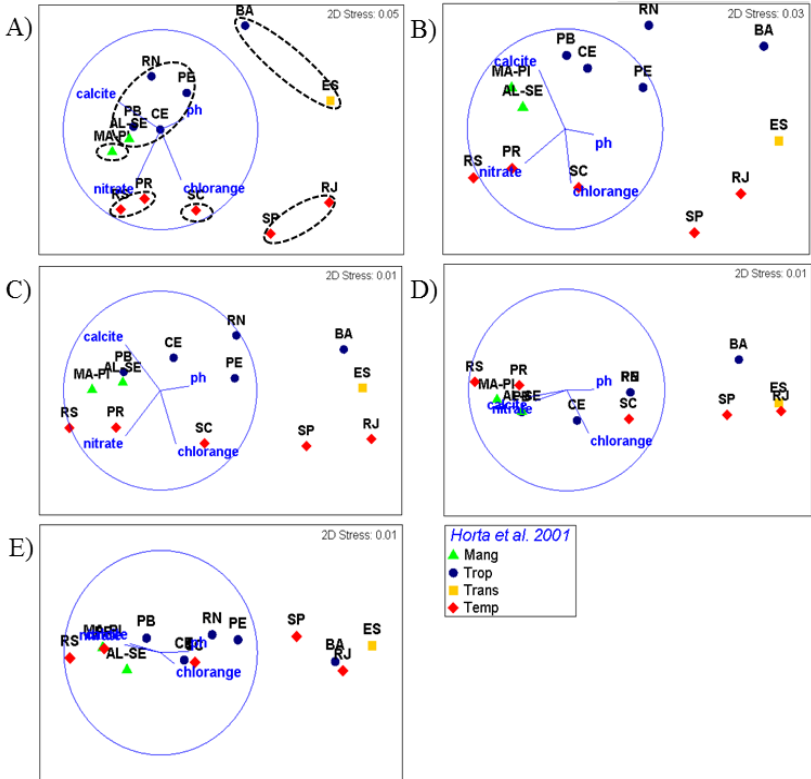


Figura 14 - Ordenação resultante da análise de escalonamento multidimensional (MDS) sobre a similaridade de composição de espécies, de gêneros, de famílias, de ordens e classes do grupo de Macroalgas Rhodophyta.

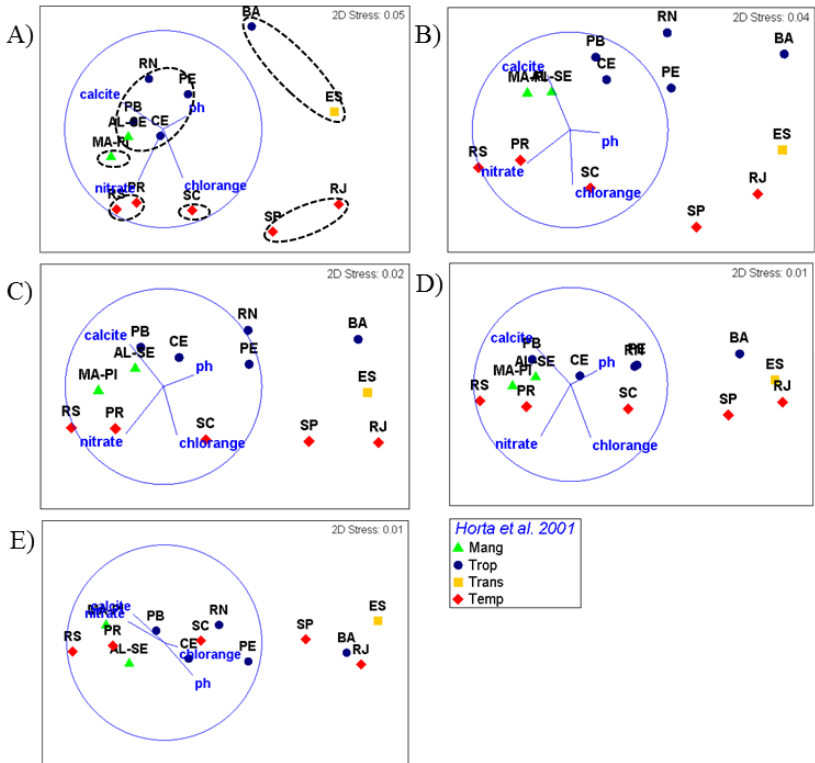


Figura 15 - Ordenação resultante da análise de escalonamento multidimensional (MDS) sobre a similaridade de composição de espécies, de gêneros, de famílias, de ordens e classes do grupo de Macroalgas Chlorophyta.

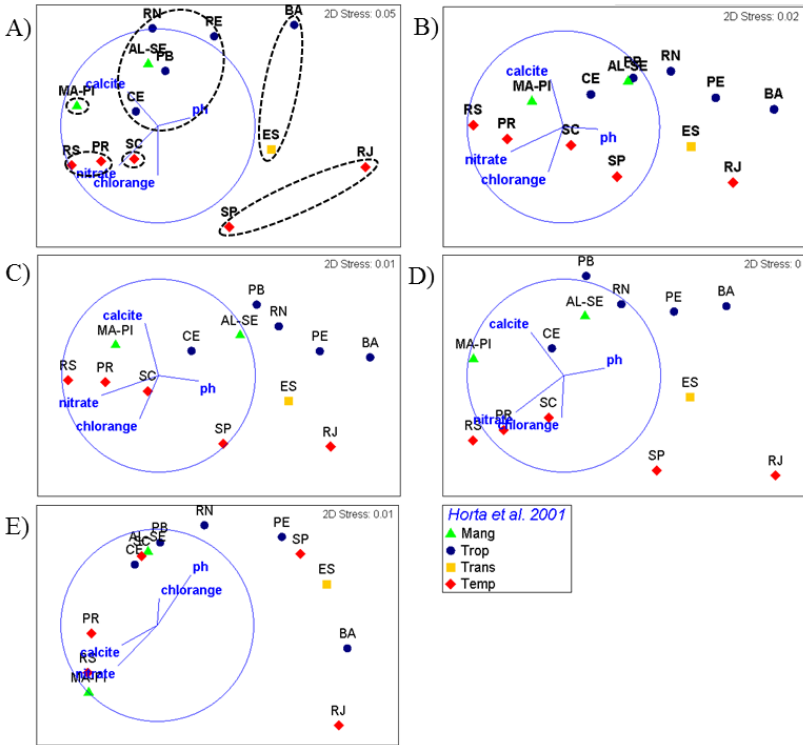


Figura 16 - Ordenação resultante da análise de escalonamento multidimensional (MDS) sobre a similaridade de composição de espécies, de gêneros, de famílias, de ordens e classes do grupo de Macroalgas Phaeophyceae.

Nos testes de PERMANOVA a hipótese de Horta et al. (2001) apresentou resultados significativos apenas nos níveis taxonômicos inferiores ao longo dos grandes grupos taxonômicos (Tabela 2). Dentre todos os testes realizados as hipóteses de Regiões Geopolíticas (Tabela 3) e Bacias Hidrográficas (Tabela 4) foram as que apresentaram resultados significativos em todos os grupos e todos os níveis taxonômicos de macroalgas marinhas brasileiras.

Já para Spalding et al. (2007) os resultados foram semelhantes a hipótese de Horta et al. (2001) em que houve estruturação apenas nos níveis taxonômicos inferiores dos grandes grupos de macroalgas (Tabela 5). Para a classificação de Morrone (2014) nenhum grupo e nível taxonômico apresentaram resultados significativos sobre a presença de estrutura biogeográfica (dados não mostrados). Já para a hipótese de

Pinheiro et al. (2018) todos os grandes grupos apresentaram resultados significativos nos respectivos níveis taxonômicos com exceção dos níveis de gênero e família no grupo Phaeophyceae.

Tabela 2 - Resultado da Análise Multivariada de Permutação (PERMANOVA) entre os diferentes níveis taxonômicos dos quatro grupos de macroalgas para a hipótese de Horta et al. (2001). Resultados significativos (alfa = 0,05) marcados em negrito; df = graus de liberdade; SS = somas de quadrados; Pseudo-F = tamanhos de agrupamentos entre e dentro dos clusters; P (perm) = valor de p baseado em uma distribuição aleatória por permutação; perms = número de permutações.

<b>Descrição</b>	<b>df</b>	<b>SS</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P(perm)</b>	<b>perms</b>	<b>Permdisp</b>
Espécie	12,3	6980	1,955	<b>0,004</b>	817	0,120
Gênero	12,3	2502	2,643	<b>0,014</b>	948	0,222
Família	12,3	5533	1,997	0,115	991	0,242
Ordem	12,3	1407	1,872	0,132	991	0,278
Classe	12,3	4912	1,844	0,189	996	0,260
<b>Rhodophyta</b>						
Espécie	12,3	452,4	1,952	<b>0,003</b>	756	0,069
Gênero	12,3	1359	2,482	<b>0,019</b>	944	0,169
Família	12,3	3744	1,783	0,164	979	0,236
Ordem	12,3	9813	1,617	0,217	994	0,273
Classe	12,3	4182	1,847	0,180	989	0,275
<b>Chlorophyta</b>						
Espécie	12,3	5260	1,888	<b>0,002</b>	779	0,109
Gênero	12,3	1561	2,342	<b>0,028</b>	953	0,197
Família	12,3	4316	1,817	0,128	985	0,268
Ordem	12,3	1063	1,652	0,207	994	0,267
Classe	12,3	4291	1,793	0,209	993	0,266
<b>Phaeophyceae</b>						
Espécie	12,3	73,61	1,569	<b>0,042</b>	349	0,256
Gênero	12,3	2020	1,698	0,140	780	0,485
Família	12,3	5720	2,084	0,112	920	0,466
Ordem	12,3	8250	2,222	0,071	929	0,291
Classe	12,3	1092	0,849	0,514	929	0,366

Tabela 3 - Resultado da Análise Multivariada de Permutação (PERMANOVA) entre os diferentes níveis taxonômicos dos quatro grupos de macroalgas para a hipótese de regiões geo-políticas. Resultados significativos (alfa = 0,05) marcados em negrito; df = graus de liberdade; SS = somas de quadrados; Pseudo-F = tamanhos de agrupamentos entre e dentro dos clusters; P (perm) = valor de p baseado em uma distribuição aleatória por permutação; perms = número de permutações.

<b>Descrição</b>	<b>df</b>	<b>SS</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P(perm)</b>	<b>perms</b>	<b>Permdisp</b>
<b>Total</b>						
Espécie	12,2	644,1	2,863	<b>0,001</b>	765	0,152
Gênero	12,2	2676	5,016	<b>0,001</b>	937	0,552
Família	12,2	7435	5,799	<b>0,007</b>	958	0,590
Ordem	12,2	21085	6,782	<b>0,012</b>	962	0,727
Classe	12,2	75012	6,941	<b>0,015</b>	962	0,747
<b>Rhodophyta</b>						
Espécie	12,2	428,3	2,978	<b>0,001</b>	698	0,301
Gênero	12,2	1534	7,830	<b>0,001</b>	896	0,414
Família	12,2	5546	6,165	<b>0,003</b>	947	0,596
Ordem	12,2	1662	7,298	<b>0,011</b>	969	0,484
Classe	12,2	6566	7,449	<b>0,021</b>	973	0,683
<b>Chlorophyta</b>						
Espécie	12,2	511,4	3,007	<b>0,001</b>	741	0,258
Gênero	12,2	1787	5,036	<b>0,001</b>	925	0,406
Família	12,2	6321	6,175	<b>0,003</b>	952	0,498
Ordem	12,2	1783	7,360	<b>0,010</b>	963	0,547
Classe	12,2	6833	7,372	<b>0,021</b>	972	0,675
<b>Phaeophyceae</b>						
Espécie	12,2	83,07	3,164	<b>0,001</b>	332	0,089
Gênero	12,2	253,1	4,125	<b>0,014</b>	727	0,666
Família	12,2	775,5	6,247	<b>0,005</b>	881	0,528
Ordem	12,2	1212	8,330	<b>0,001</b>	908	0,503
Classe	12,2	2672	5,864	<b>0,020</b>	832	0,763

Tabela 4 - Resultado da Análise Multivariada de Permutação (PERMANOVA) entre os diferentes níveis taxonômicos dos quatro grupos de macroalgas para a hipótese de bacias hidrográficas. Resultados significativos (alfa = 0,05) marcados em negrito; df = graus de liberdade; SS = somas de quadrados; Pseudo-F = tamanhos de grupamentos entre e dentro dos clusters; P (perm) = valor de p baseado em uma distribuição aleatória por permutação; perms = número de permutações.

<b>Descrição</b>	<b>df</b>	<b>SS</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P(perm)</b>	<b>perms</b>	<b>Permdisp</b>
<b>Total</b>						
Espécie	12,2	674,9	3,085	<b>0,001</b>	824	0,559
Gênero	12,2	2966	6,239	<b>0,001</b>	944	0,911
Família	12,2	8116	7,085	<b>0,001</b>	985	0,537
Ordem	12,2	2260	8,054	<b>0,004</b>	990	0,119
Classe	12,2	8206	8,733	<b>0,008</b>	992	0,118
<b>Rhodophyta</b>						
Espécie	12,2	421,3	2,901	<b>0,001</b>	761	0,504
Gênero	12,2	7600	5,133	<b>0,001</b>	945	0,898
Família	12,2	2900	6,834	<b>0,005</b>	980	0,373
Ordem	12,2	1669	7,377	<b>0,012</b>	986	0,037
Classe	12,2	6914	8,519	<b>0,013</b>	990	0,064
<b>Chlorophyta</b>						
Espécie	12,2	199,8	0,859	<b>0,017</b>	495	0,534
Gênero	12,2	1814	5,192	<b>0,002</b>	944	0,902
Família	12,2	6606	6,833	<b>0,006</b>	987	0,432
Ordem	12,2	1785	7,373	<b>0,007</b>	982	0,055
Classe	12,2	7215	8,484	<b>0,011</b>	983	0,078
<b>Phaeophyceae</b>						
Espécie	12,2	81,06	3,041	<b>0,001</b>	372	0,731
Gênero	12,2	293,8	5,520	<b>0,002</b>	774	0,957
Família	12,2	806,1	6,830	<b>0,004</b>	903	0,909
Ordem	12,2	1153	7,322	<b>0,001</b>	925	0,901
Classe	12,2	3011	7,758	<b>0,013</b>	874	0,717

Tabela 5 - Resultado da Análise Multivariada de Permutação (PERMANOVA) entre os diferentes níveis taxonômicos dos quatro grupos de macroalgas para a hipótese de Spalding et al. (2007). Resultados significativos (alfa = 0,05) marcados em negrito; df = graus de liberdade; SS = somas de quadrados; Pseudo-F = tamanhos de agrupamentos entre e dentro dos clusters; P (perm) = valor de p baseado em uma distribuição aleatória por permutação; perms = número de permutações.

<b>Descrição</b>	<b>df</b>	<b>SS</b>	<b>Pseudo-F</b>	<b>P(perm)</b>	<b>perms</b>	<b>Perdisp</b>
<b>Total</b>						
Espécie	12,1	323,3	2,460	<b>0,010</b>	528	0,155
Gênero	12,1	1634	4,846	<b>0,011</b>	538	0,301
Família	12,1	2679	2,639	0,081	535	0,449
Ordem	12,1	16537	4,115	<b>0,024</b>	910	0,738
Classe	12,1	14898	1,435	0,249	528	0,718
<b>Rhodophyta</b>						
Espécie	12,1	184,2	2,103	<b>0,017</b>	495	0,230
Gênero	12,1	632,3	2,936	0,054	525	0,332
Família	12,1	1221	1,523	0,230	539	0,552
Ordem	12,1	1779	0,745	0,405	536	0,897
Classe	12,1	9131	0,998	0,345	542	0,819
<b>Chlorophyta</b>						
Espécie	12,1	221,9	2,141	<b>0,013</b>	486	0,222
Gênero	12,1	811,2	3,245	<b>0,044</b>	530	0,311
Família	12,1	1742	1,976	0,142	539	0,490
Ordem	12,1	2302	0,915	0,359	534	0,864
Classe	12,1	9761	1,023	0,327	542	0,787
<b>Phaeophyceae</b>						
Espécie	12,1	57,94	1,854	<b>0,023</b>	204	0,186
Gênero	12,1	178,9	5,167	<b>0,017</b>	486	0,465
Família	12,1	520,9	6,548	<b>0,013</b>	530	0,481
Ordem	12,1	522,6	4,053	<b>0,032</b>	533	0,469
Classe	12,1	310,9	0,953	0,448	543	0,573



Tabela 6 - Resultado da Análise Multivariada de Permutação (PERMANOVA) entre os diferentes níveis taxonômicos dos quatro grupos de macroalgas para a hipótese de Pinheiro et al. (2018). Resultados significativos (alfa = 0,05) marcados em negrito; df = graus de liberdade; SS = somas de quadrados; Pseudo-F = tamanhos de agrupamentos entre e dentro dos clusters; P (perm) = valor de p baseado em uma distribuição aleatória por permutação; perms = número de permutações.

Descrição	df	SS	Pseudo-F	P(perm)	perms	Permdisp
<b>Total</b>						
Espécie	12,2	478,8	1,855	<b>0,011</b>	620	<b>0,002</b>
Gênero	12,2	1824	2,591	<b>0,022</b>	851	<b>0,007</b>
Família	12,2	5713	3,513	<b>0,024</b>	902	<b>0,024</b>
Ordem	12,2	1653	4,115	<b>0,024</b>	910	<b>0,027</b>
Classe	12,2	5423	3,624	<b>0,030</b>	920	0,079
<b>Rhodophyta</b>						
Espécie	12,2	325,7	1,982	<b>0,004</b>	525	<b>0,001</b>
Gênero	12,2	1117	2,966	<b>0,014</b>	820	<b>0,009</b>
Família	12,2	4487	4,037	<b>0,015</b>	897	0,071
Ordem	12,2	1406	5,041	<b>0,024</b>	918	0,073
Classe	12,2	4953	4,114	<b>0,034</b>	927	0,110
<b>Chlorophyta</b>						
Espécie	12,2	383,7	1,961	<b>0,004</b>	559	<b>0,001</b>
Gênero	12,2	1285	2,824	<b>0,022</b>	834	<b>0,012</b>
Família	12,2	4927	3,782	<b>0,031</b>	884	0,067
Ordem	12,2	1481	4,895	<b>0,023</b>	901	0,081
Classe	12,2	5122	4,036	<b>0,040</b>	931	0,104
<b>Phaeophyceae</b>						
Espécie	12,2	57,97	1,854	<b>0,023</b>	204	<b>0,005</b>
Gênero	12,2	167,9	2,140	0,064	544	0,141
Família	12,2	440,2	2,302	0,067	756	0,167
Ordem	12,2	753,6	3,174	<b>0,018</b>	792	0,117
Classe	12,2	1687	2,584	<b>0,133</b>	547	0,295

A análise multivariada de dispersão (PERMDISP) detectou diferenças significativas na dispersão de macroalgas marinhas brasileiras apenas para a hipótese de Pinheiro et al. (2018). Por fim, nas análises de dados do comparativo sobre matrizes de similaridade (RELATE) todos os grupos de macroalgas apresentaram seriação espacial ao longo da costa brasileira. Para Phaeophyceae houve seriação em todos os níveis taxonômicos, com exceção de classe. Já para os grupos Totais, Rhodophyta e Chlorophyta houve seriação apenas para o nível taxonômicos de gêneros (RELATE; Rho = 0,026-0,265;  $p < 0,05$ ; Números de permutações = 999).



## 5. DISCUSSÃO

### 5.1 Diversidade de macroalgas na costa brasileira

O número de riqueza total de espécies de macroalgas marinhas da costa brasileira foi atualizado de 642 espécies (Horta et al. 2001) para 869 espécies, correspondendo a um aumento de 35% no número conhecido de espécies. Entretanto em nosso estudo não incluímos a ocorrência das espécies de macroalgas marinhas em ilhas oceânicas, o que pode elevar esse número ainda mais.

A maior riqueza de espécies de macroalgas marinhas brasileiras foi encontrada entre os estados da Bahia e o Rio de Janeiro. Outros trabalhos também encontraram maior riqueza de espécies para essa região, um estudo com gastrópodes apontou maior riqueza para o estado da Bahia (Barroso et al. 2016) e um estudo biogeográfico recente com peixes apontou a maior riqueza desses organismos para os estados da Bahia e Espírito Santo (Pinheiro et al. 2018). Essa maior riqueza dos estados da Bahia e Espírito Santo pode também ser explicada devido à mistura de águas tropicais e subtropicais, representando assim um encontro e sobreposição parcial de uma flora tropical com uma flora subtropical, e a grande variedade de diferentes ecossistemas costeiros nessa região (Barroso, 2016). Outra explicação para essa alta riqueza pode ser o tamanho do litoral da Bahia (estado com maior extensão de litoral) e sua diversidade de habitats (Floeter, 2008; Pinheiro et al. 2018). Entretanto riqueza de espécies e índices de diversidade tais como Shannon-Weaver e de equitabilidade não são comparáveis entre diferentes estudos devido à forte influência do esforço amostral no resultado destes índices. Já o índice de distinção taxonômica, o qual não é sensível a diferentes esforços amostrais (Clarke & Warwick 1998), não detectou nenhuma unidade amostral com valores muito distintos umas das outras. Esse resultado mostra que a diversidade taxonômica da flora brasileira é alta e homogeneamente distribuída ao longo de toda a costa. Uma região com altos índices de distinção taxonômica foi detectada do estado da Bahia ao estado da Paraíba, evidenciando uma flora ainda mais diversa do que a composição taxonômica característica do sul do Brasil.

Dentre as regiões brasileiras a região entre os estados de Alagoas-Sergipe e Bahia, apresentou o maior valor de beta diversidade. O alto valor de W entre SE-AL e a BA coincide parcialmente com as diferenças significativas entre as assembleias de algas agrupadas entre as regiões Nordeste e Sul-Sudeste brasileiras. Esta separação biogeográfica entre AL-SE e Bahia coincide completamente com o trabalho de Pinheiro et al.

(2018) e parcialmente com as propostas de Oliveira (1977) e Horta et al. (2001). Apesar das bordas entre cada região fíco-geográfica proposta por cada diferente estudo não coincidirem exatamente, um padrão geral emerge onde a flora Sul-Sudeste é significativamente diferente da flora Nordeste, com vários pontos de transição dependendo do índice, método ou teste estatístico empregado.

Considerando a análise de SIMPER ficou evidenciado que nenhuma espécie contribuiu particularmente para as diferenças encontradas, uma vez que as percentagens de contribuição foram baixas (sempre inferiores a 7%) para todas as taxa em todas as comparações realizadas. Ou seja, as diferenças entre as regiões resultam, sobretudo, do conjunto dos taxa encontrados nessas regiões e não de determinado táxon em particular. Resultados semelhantes foram encontrados em um estudo com macro invertebrados bentônicos (Pinto, 2009).

A curva de acumulação de espécies também chamada de curva de coletor não estabilizou nem nos valores observados e em nenhum dos dois estimadores, demonstrando que ainda existem espécies novas a serem descobertas. Segundo Horta et al. (2000) as lacunas do conhecimento de macroalgas se refere ao estudo das comunidades algais permanentemente submersas. Muito da flora de profundidade brasileira ainda precisa ser explorada taxonomicamente. Lavrado (2006) afirma existir um grande número de espécies de macroalgas marinhas não descritas em regiões profundas e também destaca que há muito conhecimento para se descobrir desse grupo também em regiões rasas, como recifes de coral, estuários e baías.

## **5.2. Padrões biogeográficos de macroalgas da costa brasileira**

A estrutura biogeográfica de macroalgas demonstra um padrão evidente de seis grupos de acordo com a similaridade entre as unidades amostrais. Resultados semelhantes a esses grupamentos foram encontrados em um estudo com gastrópodes (Barroso et al. 2016), utilizando o índice Sørensen e Ochiai, apresentando uma divisão da costa brasileira em quatro sub-regiões: (A) a zona costeira do Amapá; (B) a zona costeira do Pará ao Espírito Santo; (C) a zona costeira do Rio de Janeiro a Santa Catarina; e (D) a zona costeira do Rio Grande do Sul. Como em nosso estudo não utilizamos o AM e o PA, foram encontrados os mesmos grupamentos com exceção de SC que agrupou com o PR, e RS que ficou em um grupo isolado dos demais.

Já em um estudo com peixes recifais, Floeter et al. (2008) obteve dois grupos biogeográficos: Nordeste e Sudeste. Floeter et al. (2008)

incluiram em suas análises os estados que vão da Amazônia até Santa Catarina, e as ilhas oceânicas, Atol das Rocas, Fernando de Noronha e o arquipélago Pedro e São Paulo. Já Pinheiro et al. (2018) revelaram um agrupamento entre o Brasil Oriental e o Sudeste, Pinheiro et al. (2018) incluiu estados do Pará a Santa Catarina, também as ilhas oceânicas como Atol das Rocas, Fernando de Noronha, Cadeia Vitória-Trindade, complexo insular Trindade-Martin Vaz, Parcela Manoel Luiz, Banco de Abrolhos, incluindo Uruguai e Argentina.

Nas análises de fatores abióticos o conjunto final dos principais preditores ambientais foram calcita, amplitude da clorofila, nitrato e pH. Keith et al. (2014) em um estudo de padrões globais de diversidade de macroalgas encontraram fosfato, salinidade, média da temperatura da superfície do mar e amplitude da temperatura da superfície do mar como os principais preditores ambientais. Em outras análises que realizamos havíamos encontrado os mesmos preditores do estudo de Keith et al. (2014), evidenciado dessa forma que temperatura, salinidade e nutrientes são fatores significativos para a diversidade de macroalgas tanto regional quanto global. Além dos fatores testados, outros fatores ambientais também influenciam a distribuição de macroalgas na costa brasileira, por exemplo, Scherner et al. (2013) encontrou correlação entre a ocupação humana intensa nas zonas costeiras impactando significativamente sobre a diversidade de algas marinhas.

Nesse sentido, as características do ambiente são importantes para a distribuição das espécies e determina diferenças na diversidade entre locais distintos (Downes et al., 2000; Lassau e Hochuli 2004; MacArthur e MacArthur, 1961; Tolonen et al., 2001.). Assim podemos relacionar a presença de espécies de macroalgas brasileiras associada aos nutrientes, pH, temperatura, clorofila, salinidade, a influência das bacias hidrográficas, formando essa heterogeneidade de ambientes importante para o estabelecimento de espécies em determinadas áreas.

Para a PERMANOVA dos testes de hipóteses podemos perceber que os níveis taxonômicos diferem entre si na sua capacidade de detectar estruturas biogeográficas estatisticamente significativas (Tabelas 2, 3, 4, 5 e 6). As hipóteses de Horta et al. (2001) e de Spalding et al. (2007) apresentaram estrutura biogeográfica significativa apenas nos níveis taxonômicos inferiores quando analisadas todas as macroalgas e também nos três grupos taxonômicos individuais Rhodophyta, Chlorophyta e Phaeophyceae, evidenciado assim uma perda de sinal estatístico nos níveis taxonômicos superiores. Entretanto, visualmente, ainda podemos notar nos MDS que a hipótese de Horta et al. (2001) apresente a manutenção de padrões multivariados em táxons superiores (apesar de não

significativos) semelhantes aos de espécie. Essa perda de sinal biogeográfico é particularmente importante no que se refere ao trabalho de Spalding et al. (2007) que tem sido usado amplamente por ficólogos brasileiros para justificar diferenças biogeográficas.

Em nossos resultados a hipótese de regiões político-geográficas foi muito significativa em todos os grupos de macroalgas. Já Scherner et al. (2013) utilizando foto-quadrados não encontraram resultados significativos para regiões ficogeográficas para nenhum grupo de macroalgas. No caso de Scherner et al. (2013) muitos níveis taxonômicos foram agrupados devido a limitações técnicas na identificação de certos táxons via fotos. Por exemplo, todas as espécies de *Ulva* foram agrupadas em um único “táxon” morfofuncional, *Ulva* spp., e todas as espécies de algas calcárias foram também agrupadas em uma única categoria taxonômica. Além disso, Scherner utilizou amostragem de 25 subáreas distribuídas nas costas dos estados de São Paulo, Espírito Santo, Pernambuco, e no arquipélago de Fernando de Noronha (= apenas 4 estados), comparados a 15 estados no presente estudo.

Para a hipótese de bacias hidrográficas o PERMANOVA detectou valores significativos em todos os grupos de macroalgas, demonstrando que a costa brasileira quando dividida de acordo com as bacias hidrográficas apresenta diferenças estatisticamente significativas na composição florística de macroalgas brasileiras de acordo com essas divisões. É interessante observar também que se determinadas bacias hidrográficas influenciam de maneira distinta a característica abiótica do litoral pode ser que essa correlação observada tenha um fator de causalidade, ou seja, que as águas que vem de diferentes bacias hidrográficas influenciam quantitativamente (salinidade) e qualitativamente (= na composição química) da foz dos rios fazendo com que cada região tenha uma característica distinta, propiciando a formação de floras distintas. As macroalgas marinhas do grupo de Chlorophyta em especial são conhecidas por explorarem melhor maiores variações de salinidade comparadas às Rhodophyta e Phaeophyceae por que a maioria das espécies tendem a ser encontradas em porções superiores da região entre marés (e.g. *Ulva* spp., *Cladophora* spp., *Chaetomorpha* spp., *Acetabularia* spp.). Espécies de porções superiores da região entre-marés tendem a apresentar melhores respostas a variações ambientais ligadas ao aporte de água doce em sistemas marinhos (Kirst, 1990).

Na hipótese de Morrone (2014) não houveram resultados significativos e, portanto, nossos resultados sugerem que esta proposta biogeográfica não se aplica para explicar a biogeografia de macroalgas marinhas brasileiras. No caso do teste de hipóteses utilizando-se a

proposta de Morrone (2014) para organismos terrestres, podemos compreender que as macroalgas se estruturam de forma diferente das plantas vasculares costeiras, por exemplo. Entretanto, cabe ressaltar que uma análise biogeográfica comparativa entre comunidades de macroalgas marinhas e plantas vasculares detectou similaridades ao longo da costa temperada da Austrália, e que essa similaridade diminui a partir do momento que a distância entre as comunidades de algas e plantas vasculares aumentam entre si (*i.e.* quando consideramos comunidades de plantas vasculares mais distantes da costa (Gurgel et al. 2014). No futuro devemos testar se essa similaridade ou alta correlação entre a estrutura biogeográfica de macroalgas e plantas vasculares litorâneas (e.g. estrutura de comunidades de restinga) também ocorre em ambientes tropicais e no Brasil. Já a hipótese de Pinheiro et al (2018) apresentou muitos resultados significativos em todos os grupos de macroalgas, evidenciando que as macroalgas e peixes possuem padrões biogeográficos em comum.

Os resultados do PERMDISP concordam com os resultados do índice de diversidade beta, sendo que a região Nordeste apresenta a maior dispersão e a maior diversidade beta. Dissimilaridade já foi citada como um limite composicional entre o Leste-Sudeste e a costa Nordeste por Pinheiro et al. (2018) para peixes recifais. Apesar da existência comprovada de diferenças significativas entre a região Nordeste e Sul-Sudeste em termos de composição florística e da presença de um pico de diversidade beta entre os estados de AL-SE e BA, há também a presença significativa de uma seriação linear ao longo da costa brasileira. A presença de seriação linear indica que há uma gradual mudança na composição florística ao longo de toda costa. Ambas estruturas biogeográficas não são necessariamente mutuamente exclusivas, mas se sobrepõem no Brasil e ajudam a explicar a estruturação de padrões biogeográficos aqui observados. O resultado obtido pela análise RELATE revelou que Phaeophyceae apresentou a maior seriação para a costa brasileira, evidenciando que estas estão distribuídas mais homogeneamente comparado aos outros grupos taxonômicos, apesar de Phaeophyceae apresentar uma riqueza de espécies menor do que Rhodophyta e Chlorophyta.





## 6. CONCLUSÃO

A presença de significativa estrutura biogeográfica de macroalgas brasileiras foi aqui pela primeira vez comprovada estatisticamente via teste de hipótese formal. A biogeografia de macroalgas apresenta padrões que se repetem em todos os níveis taxonômicos, podendo ser explicada com a presença de fatores abióticos. O litoral brasileiro apresenta uma grande riqueza de espécies de macroalgas marinhas, mas ainda existem poucos trabalhos no Brasil que abordem a sua biogeografia.

Trabalhos futuros devem abordar diferentes componentes da diversidade de macroalgas marinhas brasileiras sempre buscando a estar embasados em testes estatísticos de hipóteses nulas e modelagem ecológica. Novas abordagens incluem responder como diferentes métodos amostrais podem influenciar os resultados observados (*e.g.* banco de dados de coleções de herbário e levantamento de literatura versus levantamentos florísticos recentes via foto-quadradros ou relevês), também testar as diferenças entre diversidade taxonômica, filogenética e morfofuncional. Nesse sentido a biogeografia de macroalgas marinhas brasileiras, assim como a mundial, ainda se encontra em sua infância e esperamos que este trabalho contribua para avançar nossos conhecimentos sobre a flora marinha brasileira.



## REFERÊNCIAS

- ALVES, A. M. **O Gênero Cladophora (Chlorophyta) no Litoral do Brasil: Estudos morfotaxonômico e molecular.** 2015. 221 f. Tese (Doutorado) - Curso de Botânica, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, 2015.
- AMADO FILHO, Gilberto M. et al. Rhodolith beds are major CaCO<sub>3</sub> bio-factories in the Tropical South West Atlantic. *PLoS One*, v. 7, n.4, p.1-6. 2012.
- ANDERSON, M. J. **PERMDISP: a FORTRAN computer program for permutacional analysis of multivariate dispersions (for any twofactor ANOVA design) using permutacional test.** In Department of Statistic, University of Auckland, New Zealand. p. 11, 2004.
- ANDERSON, M. J. **PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutacional multivariate analysis of variance.** In Department of Statistic, University of Auckland, New Zealand, p. 1-24, 2005.
- AZEVEDO, C. A. A.; CASSANO, V.; OLIVEIRA, M. C. Diversity of branched Halymenia (Halymeniales, Rhodophyta) species on the Brazilian coast: molecular and morphological analyses reveal three new species. *Phycologia*, v. 55, n. 4, p. 431–444, 2016.
- BARATA, D. **Taxonomia e filogenia do gênero Caulerpa J,V,Lamour, (Bryopsidales, Chlorophyta) do Brasil.** 2008. 200 f. Tese (Doutorado) - Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo, 2008.
- BARROS, R. S. M. **Medidas de Diversidade Biológica.** Texto elaborado como parte dos requisitos da disciplina Estágio Docência do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal Juiz de Fora, 2009.
- BARROSO, C. X.; LOTUFO, T. M. C.; MATTHEWS-CASCON, H. Biogeography of Brazilian prosobranch gastropods and their Atlantic relationships. *Journal of Biogeography*, v. 43, p. 2477–2488, 2016.
- BASTOS, Alex C. et al. Buracas: novel and unusual sinkhole-like reef structures in the Abrolhos Bank. *Continental Shelf Research*, v. 70, p.118-125. 2013.

- BOLTON, J. J. Global seaweed diversity: patterns and anomalies. **Botanica Marina**, v. 37 n. 3, p. 241-246, 1994.
- CLARKE, K. R.; GORLEY, R. N. **PRIMER v5: user manual/tutorial**. PRIMER-E. Plymouth, 2001.
- CLARKE, K. R.; GORLEY, R. N. **PRIMER v6: user manual/tutorial**. PRIMER-E. Plymouth, 2006.
- CLARKE, K. R., WARWICK, R. M. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 35, p. 523-531, 1998.
- CLARKE, K. R., WARWICK, R. M. **Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation**. PRIMER-E, Plymouth. ed. 2, Reino Unido, 2001.
- COIMBRA, C. S. **Inferências filogenéticas na ordem Fucales (Phaeophyceae), com ênfase no gênero *Sargassum* C. Agardh do Atlântico Sul**. 2006. 71 f. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da universidade de São Paulo, Departamento de Botânica, 2006.
- COX, C. B.; MOORE, P. D. **Biogeografia: uma abordagem ecológica e evolucionária**. ed. 7. Rio de Janeiro: LTC, 2009.
- CRISCI, J. V.; KATINAS, L.; POSADAS, P. **Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica**. Sociedad Argentina de Botânica, pub. 574.9 C74, Buenos Aires, 2000.
- DOWNES, B. J.; LAKE, P. S.; SCHREIBER, E. S. G. et al. Habitat structure, resources and diversity: the separate effects of surface roughness and macroalgae on stream invertebrates. **Oecologia**, v. 123, p. 569-581, 2000.
- EKAU, W.; KNOPPERS, B. A review and re-definition of the Large Marine Ecosystems of Brazil. In: HEMPEL, G.; SHERMAN, K. **Large Marine Ecosystems of the World**. Amsterdam: Elsevier. v. 12, p. 355-372, 2003.
- FLOETER, S. R.; ROCHA, L. A.; ROBERTSON, D. R. et al. Atlantic reef fish biogeography and evolution. **Journal of Biogeography**, v. 35, p. 22-47, 2008.
- GARBARY, D. J. Biogeography of Marine Algae. **Encyclopedia of Life Sciences**, p. 1-9, 2001.

GUIRY, M. D.; GUIRY, G.M. *AlgaeBase*. 2018. World-wide electronic publication, Universidade Nacional da Irlanda, Galway. Disponível em: <<http://www.algaebase.org>>. Acesso em: 18 de nov. 2017.

GURGEL, C. F. D.; WERNBERG, T.; THOMSEN, M. S. et al. Shared patterns of species turnover between seaweeds and seed plants break down at increasing distances from the sea. **Ecology and Evolution**, v. 4, p. 27-34, 2014.

HERNÁNDEZ O. E.; A. SENTÍES, K. M.; DRECKMANN, V. et al. Species diversity and biogeographical patterns of *Laurencia sensu stricto* (Rhodophyta) in the Atlantic Ocean. **Hidrobiológica**, v. 27 p. 301-314, 2017.

HORTA, P.A. **Macroalgas do infralitoral do Sul e Sudeste do Brasil: Taxonomia e Biogeografia**. 2000. 301 f. Tese (Doutorado) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 2000.

HORTA, P. A.; AMANCIO, E.; COIMBRA, C. S. et al. Considerações sobre a distribuição e origem da flora de macroalgas marinhas brasileiras. **Hoehnea**, v. 28, p. 243-265, 2001.

IHA, C. **Diversidade de Gelidiales (Rhodophyta) baseada em marcadores moleculares e estudos morfoanatómicos para região Sudeste do Brasil**. 2014. 210 f. Mestrado (Dissertação) – Universidade de São Paulo, 2014.

JOLY, A. B. Contribuição para o conhecimento da flora algológica do Estado do Paraná. Bolm Inst. Paul. **Oceanografia**, v. 2, p. 125-138, 1951.

JOLY, A. B. **Contribuição ao conhecimento da flora ficológica marinha da Baía de Santos e arredores**. 1957. 217 f. Bolm Faculdade Filosofia e Ciência Universidade de São Paulo, 1957.

KEITH, S. A.; KERSWELL, A. P.; CONNOLLY, S. R. Global diversity of marine macroalgae: environmental conditions explain less variation in the tropics. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, p. 517-529, 2014.

KERSWELL, A. P. Global biodiversity patterns of benthic marine algae. **Ecology**, v. 87, n. 10, p. 2479-2488, 2006.

KOLEFF, P.; GASTON, K. J.; LENNON, J. J. Measuring beta diversity for presence-absence data. **Journal of Animal Ecology**, v. 72, p. 367–382, 2003.

LASSAU, S. A.; HOCHULI, D. F. Effects of habitat complexity on ant assemblages. **Ecography**, v. 27, p. 157-164, 2004.

LAVRADO, H. P.; IGNACIO, B. L. **Biodiversidade bentônica da região central da Zona Econômica Exclusiva Brasileira**. Museu Nacional, Rio de Janeiro. p. 67-105, 2006.

LIN, D.; FOSTER, D. P.; UNGAR, L. H. VIF-Regression: A Fast Regression Algorithm for Large Data. **Journal of the American Statistical Association**, v. 106, n. 493, p. 232–247, 2011.

LOURIE, S. A; VICENT, A. C. J. Using biogeography to help set priorities in marine conservation. **Conservation Biology**, v. 18, p. 1004-1020, 2004.

LUNING, K. **Seaweeds: their environment, biogeography, and ecophysiology**. Wiley, Nova Iorque, 1990.

MACARTHUR, R. H.; MACARTHUR, J. W. On bird species diversity. **Ecology**, v. 42, p. 594-598, 1961.

MCARDLE, B. H., ANDERSON, M. J. Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. **Ecology**, v. 82, p. 290-297, 2001.

MORRONE, J. J.; CRISCI, J. V. Historical Biogeography: introduction to methods. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 26, p. 373-401, 1995.

MORRONE, J. J. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. **Zootaxa**, v. 3782, p. 1–110, 2014.

MOURA, Rodrigo L. et al. Benthic megahabitats of the Abrolhos bank shelf: spatial patterns and conservation planning. **Continental Shelf Research**, v. 70, p. 109-117, 2013.

OLIVEIRA FILHO, E. **Algas marinhas bentônicas do Brasil**. 1977. 407 f. Tese de livre docência, Universidade de São Paulo, 1977.

OLIVEIRA-FILHO, E.C.; HORTA, P.A.; AMANCIO, E., et al. **Algas e angiospermas marinhas bêmicas do litoral brasileiro**. In: Ministério do Meio Ambiente (org). Macrodiagnóstico da Zona Costeira do Brasil, Rio de Janeiro: Ministério do Meio Ambiente, 2001.

PINHEIRO, H. T.; ROCHA L. A., MACIEIRA R. M. Southwestern Atlantic reef fishes: zoogeographic patterns and ecological drivers

reveal a secondary biodiversity center in the Atlantic Ocean. **Diversity and Distributions**. v. 24, n. 7, p. 951-965, 2018.

PINTO, V. C. **Ecologia e qualidade ecológica de comunidades de macroinvertebrados bentônicos em zonas costeiras estuarinas: abordagem comparativa**. 2009. 111 f. Mestrado (Dissertação) – Universidade de Lisboa, 2009.

PINTO, T. V. **Aspectos morfoanatômicos, reprodutivos e moleculares do gênero *Lithophyllum* (Lithophylloideae, Corallinales, Rhodophyta) do Sul do Brasil**. 2011. 99 f. Mestrado (Dissertação) – Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2011.

**Reflora - Herbário Virtual**. Disponível em: <<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/>>. Acesso em 07 de set. de 2017.

RIUL, P. **Modelagem de distribuição de espécies bênticas marinhas na costa do Brasil: bioinvasão, conservação e efeito das mudanças climáticas**. 2015. 132 f. Doutorado (Tese) – Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2015.

ROBBA, L.; RUSSEL, S.; BARKER, G.; et al. Assessing the use of the mitochondrial *cox1* marker for use in DNA barcoding of red algae (Rhodophyta). **American Journal of Botany**, v. 93, n.8, p. 1101-1108, 2006.

SANTIAGO, J. A. S. **Macroalgas marinhas do litoral piauiense: taxonomia e caracterização molecular**. 2016, 190 f. Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Instituto de Ciências do Mar, Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais, Fortaleza, 2016.

SCHERNER, F.; HORTA, P. A. Oliveira, E. C et al. Coastal urbanization leads to remarkable seaweed species loss and community shifts along the SW Atlantic. **Marine Pollution Bulletin**, v. 76, p. 106–115, 2013.

SILVA, I. B. **Diversidade de Algas Marinhas**. 2010. 11 f. Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente, Instituto de Botânica, São Paulo, 2010.

- SILVA, E. C. S.; BARROS, F. Macrofauna bentônica introduzida no Brasil: lista de espécies marinhas e dulcícolas e distribuição atual. **Oecologia**, v. 15, n. 2, p. 326-344, 2011.
- SPALDING, M. D.; FOX, H. E.; ALLEN, G. R. et al. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. **BioScience**, v. 57, n. 7, p. 573-583, 2007.
- TOLONEN, K. T.; HAMALAINEN, H.; HOLOPAINEN, et al. Influence of habitat type and environment variables on littoral macroinvertebrate communities in a large lake system. **Hydrobiologie**, v. 152, p. 39-67, 2001.
- TYBERGHEIN, L.; VERBRUGGEN, H.; PAULY, K.; et al. Bio-ORACLE: a global environmental dataset for marine species distribution modelling. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21, p. 272-281, 2001.
- VAN DEN HOEK, C. World-wide latitudinal and longitudinal seaweed distribution patterns and their possible causes, as illustrated by the distribution of Rhodophyten genera. **Helgoländer Meeresuntersuchungen**, v. 38, n. 2, p. 227-257, 1984.
- WATERS, J. M.; WERNBERG, T.; CONNELL, S. D.; et al. Australia's marine biogeography revisited: Back to the future?. **Austral Ecology**, v. 35, n. 8, p. 988-992, 2010.
- WHITTAKER, R. H. **Communities and Ecosystems**, 2. ed. New York: Macmillan, 385 p. 1975.