

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO – UNIRIO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL

Ana Christina Pires Lannes Vieira

**Taxonomia integrativa de *Spatoglossum schroederi* (C.Agardh) Kützing (Dictyotales,
Phaeophyceae) do litoral brasileiro**

Rio de Janeiro

2026

Ana Christina Pires Lannes Vieira

Taxonomia integrativa de *Spatoglossum schroederi* (C.Agardh) Kützinger (Dictyotales,
Phaeophyceae) do litoral brasileiro

Dissertação apresentada ao Programa de Pós
Graduação em Ciências Biológicas
(Biodiversidade Neotropical) da Universidade
Federal do Estado do Rio de Janeiro como
requisito para a obtenção do grau de Mestre em
Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Joel Campos de Paula

Coorientadores: Prof. Dr. Fabiano Salgueiro

Dr. Erick Alves Pereira Lopes Filho

Rio de Janeiro

2026

L292 Lannes-Vieira, Ana Christina Pires
 Taxonomia integrativa de *Spatoglossum schroederi*
 (C.Agardh) Kützing (Dictyotales, Phaeophyceae) do litoral
 brasileiro / Ana Christina Pires Lannes-Vieira. -- Rio de
 Janeiro : UNIRIO, 2026.

 Orientador: Joel Campos de Paula.
 Coorientador: Erick Alves Pereira Lopes-Filho.
 Coorientador: Fabiano Salgueiro.
 Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Estado
 do Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação em Ciências
 Biológicas, 2026.

 1. Sistemática. 2. Filogenia. 3. Plasticidade. I. de
 Paula, Joel Campos, orient. II. Lopes-Filho, Erick Alves
 Pereira , coorient. III. Salgueiro, Fabiano, coorient. IV.
 Título.

Ana Christina Pires Lannes Vieira

Taxonomia integrativa de *Spatoglossum schroederi* (C.Agardh) Kützinger (Dictyotales, Phaeophyceae) do litoral brasileiro

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical) da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, no dia 26 de fevereiro de 2026, como requisito para a obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas.

Banca Examinadora

Documento assinado digitalmente
 **JOEL CAMPOS DE PAULA**
Data: 22/06/2026 12:16:08-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Joel Campos de Paula (Orientador)
Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro

Documento assinado digitalmente
 **MARIA BEATRIZ BARBOSA DE BARROS BARRETO**
Data: 26/06/2026 16:54:01-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof^a. Dr^a. Maria Beatriz Barbosa de Barros Barreto
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Documento assinado digitalmente
 **MAURICIO ROMULO FERNANDES**
Data: 26/06/2026 18:08:15-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dr. Maurício Romulo Fernandes
Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro

Agradecimentos

Agradeço ao meu orientador Joel Campos de Paula pelo acolhimento e parceria desde o primeiro dia que entrei no LABIOTAL, em janeiro 2019. Obrigada por toda a ajuda e por sempre me ouvir. Agradeço também aos meus coorientadores, Prof. Dr. Fabiano Salgueiro e Dr. Erick Alves, por me auxiliarem pacientemente quanto às técnicas em biologia molecular e por outros conhecimentos compartilhados. A disposição de vocês foi fundamental. Agradeço às minhas amigas de laboratório, Amanda Coração, Jenifer Santana e Amanda Chyaromont. É um prazer crescer ao lado de vocês. Agradeço a Prof^a Dr^a Valéria Laneuville Teixeira pela colaboração na compra dos *primers* utilizados neste trabalho e a Prof^a Dr^a Silvia Mattos Nascimento por ceder amostras a esta pesquisa. Agradeço a Dr^a Sandra Zorat pela confiança em emprestar o material do herbário e o auxílio no depósito das dos vouchers, além dos ensinamentos e pela grande amizade. Agradeço à CAPES, FAPERJ e ao PPGBIO/UNIRIO pela concessão da bolsa de Mestrado. Por consequência, agradeço a sociedade por investir em alunos como eu e me permitir contribuir com a Ciência em nosso país.

Agradeço aos meus pais, Andréa e Sylvio, por todo o apoio na vida, e principalmente durante a execução desse trabalho. Sem vocês eu seria nada ou muito menos. Agradeço também às minhas irmãs Juliana e Isabella, e aos presentes mais lindos que me deram, que são os meus sobrinhos. Ao meu sobrinho-neto Théo, que mesmo ainda sem nem saber falar uma palavrinha, me deu muita força nesses últimos meses. Não posso deixar também de agradecer aos meus queridos amigos (Luis, Vitória, Pedro, e muitos outros) e às minhas filhas-gatas, Jade e Milla. Obrigada por me proverem tanto carinho.

“A natureza não está interessada no que os senhores pensam; ela não quer saber dos desejos dos senhores e muito menos se gostam ou não gostam de suas leis. Os senhores têm a obrigação de aceitá-la tal como ela é e, portanto, aceitar todos os seus resultados.”

(Fiódor Dostoiévski, Memórias do Subsolo)

Resumo

O gênero de algas pardas *Spatoglossum* compreende 21 espécies, porém permanece pouco explorado sob abordagens moleculares. No Atlântico Ocidental, *Spatoglossum schroederi* apresenta ampla distribuição, presente principalmente em quase toda a costa brasileira. Historicamente, a variabilidade morfológica da espécie, especialmente no aspecto da margem e largura dos ramos, levantou hipóteses sobre a existência de um complexo de espécies. Este trabalho analisou a identidade taxonômica de *S. schroederi* por meio de análises filogenéticas com os marcadores plastidiais *psaA* e *psbA*, e a caracterização morfométrica. Foram analisados espécimes abrangendo múltiplas ecorregiões (Fernando de Noronha/Atol das Rocas, Nordeste e Leste do Brasil). As reconstruções filogenéticas de Máxima Verossimilhança agruparam as populações brasileiras em um único clado fortemente sustentado, sem estruturação genética interna, e confirmando a plasticidade fenotípica da espécie. A distinção filogenética evidente entre *S. schroederi* e *S. crassum* reflete um isolamento antigo decorrente do fechamento do Mar de Tétis, correlacionado de forma direta a divergências fisiológicas adaptativas: *S. schroederi* possui estabilidade térmica adaptada a águas tropicais, enquanto *S. crassum* exibe limites estritamente temperados; além disso, *S. schroederi* distingue-se por apresentar células corticais significativamente mais largas e altas. Em escala global, as sequências de *psaA* obtidas para *S. schroederi* revelaram quase total identidade com um acesso de *S. asperum* da Tanzânia. Paralelamente, os dados de *psbA* mostraram identidade total com *Spatoglossum solieri* de Cabo Verde e extrema proximidade com espécimes do Caribe e da Polinésia Francesa. Esses conflitos taxonômicos evidenciam a necessidade de uma revisão filogenética global para o gênero. Em suma, este trabalho estabelece as primeiras sequências moleculares de referência para *S. schroederi* em sua área de ocorrência típica, confirma a natureza monotípica e plástica da espécie no Brasil, define seus limites morfométricos e fornece subsídios essenciais para futuros estudos evolutivos, biogeográficos e de conservação de macroalgas.

Palavras-chave: Sistemática; filogenia; morfometria; plasticidade; macroalgas.

Abstract

The brown algal genus *Spatoglossum* comprises 21 species, however, it remains little explored under molecular approaches. In the Western Atlantic, *Spatoglossum schroederi* presents a wide distribution, being mainly present along almost the entire Brazilian coast. Historically, the morphological variability of the species, especially in the aspect of the margin and width of the branches, raised hypotheses about the existence of a species complex. This work analyzed the taxonomic identity of *S. schroederi* through phylogenetic analyses with the plastid markers *psaA* and *psbA*, and morphometric characterization. Specimens spanning multiple ecoregions (Fernando de Noronha, Paraíba, Bahia, Espírito Santo, and Rio de Janeiro) were analyzed. Maximum Likelihood phylogenetic reconstructions grouped the Brazilian populations into a single strongly supported clade, without internal genetic structuring, and confirming the phenotypic plasticity of the species. The evident phylogenetic distinction between *S. schroederi* and *S. crassum* reflects an ancient isolation resulting from the closure of the Tethys Sea, directly correlated to adaptive physiological divergences: *S. schroederi* possesses thermal stability adapted to tropical waters, while *S. crassum* exhibits strictly temperate limits; furthermore, *S. schroederi* distinguishes itself by presenting significantly wider and taller cortical cells. On a global scale, the *psaA* sequences obtained for *S. schroederi* revealed near-total identity with an accession of *S. asperum* from Tanzania. Concurrently, the *psbA* data showed total identity with *S. solieri* from Cape Verde and extreme proximity to specimens from the Caribbean and French Polynesia. These taxonomic conflicts evidence the need for a global phylogenetic revision for the genus. In short, this work establishes the first reference molecular sequences for *S. schroederi* in its typical area of occurrence, confirms the monotypic and plastic nature of the species in Brazil, defines its morphometric limits, and provides essential data for future evolutionary, biogeographical, and macroalgae conservation studies.

Keywords: Systematics; phylogeny; morphometrics; plasticity; macroalgae.

Sumário

1. Introdução.....	10
2. Objetivos.....	15
2.1 Objetivo geral.....	15
2.2 Objetivos específicos.....	15
3. Hipóteses.....	15
4. Materiais e métodos.....	15
4.1 Área de estudo.....	15
4.2 Obtenção e preservação dos espécimes.....	17
4.3 Procedimentos moleculares.....	20
4.4 Caracterização morfométrica e variação percentual.....	21
5. Resultados.....	22
5.1. Análises moleculares.....	22
5.2 Caracterização morfométrica de <i>Spatoglossum schroederi</i>	26
5.3 Descrição morfológica.....	34
5.4 Variação Percentual.....	39
5.5 Análise de componentes principais.....	39
6. Discussão.....	41
7. Conclusões.....	49
8. Referências.....	50

1. Introdução

As algas pardas da ordem Dictyotales Bory são importantes componentes dos ecossistemas costeiros, principalmente nos trópicos e subtropicais (Nassar et al., 2013), onde representam a alta diversidade de algas pardas em conjunto com espécies de Fucales (Bringloe et al., 2020). São fonte de alimento e substrato a diversos organismos (Lewis & Kensley, 1982), e apresentam produtos naturais conhecidos pelo seu potencial biotecnológico, como atividade antiviral, antitumoral, anti-inflamatória, anticoagulante, antifúngica e antibiótica, dentre outras (De Paula et al., 2011).

A família Dictyotaceae é a única pertencente à ordem e engloba 369 espécies (Guiry & Guiry, 2026), as quais compartilham características como ciclo de vida isomórfico, crescimento terminal polístico e oogamia (Silberfeld et al., 2010). Essas algas integram o clado SSDO (Sphacelariales, Syringodermatales, Dictyotales e Onslowiales), cuja divergência ocorreu há aproximadamente 145–200 milhões de anos, separando-se da linhagem que deu origem à Coroa de Radiação das algas pardas, que abriga as ordens como Laminariales, Fucales e Ectocarpales (Bringloe et al., 2020).

Classificações taxonômicas baseadas somente na morfologia nem sempre refletem com precisão os limites de espécie (De Clerck et al., 2013), existindo espécies crípticas, pseudocrípticas e casos de plasticidade fenotípica, bastante pronunciada em Dictyotales (De Clerck, 2003). A plasticidade é uma rápida resposta do genótipo a fatores bióticos (ex: herbivoria) e abióticos-naturais (sazonais ou pontuais, como temperatura, sedimento, salinidade e profundidade) ou antropogênicas, capaz de gerar diferentes fenótipos (Beebee & Rowe, 2008).

As primeiras revisões taxonômicas de gêneros da família Dictyotaceae baseadas em evidência molecular começaram no final do século XX e foram intensificadas no século XXI, direcionadas a gêneros como *Dictyota* J.V. Lamouroux (ex.: De Clerck et al., 2006), *Padina* Adanson (ex.: Ni-Ni-Win et al., 2008) e *Lobophora* J. Agardh (ex.: Sun et al., 2012). Desde então, estudos filogenéticos têm resultado na descrição de novos gêneros, como *Canistrocarpus* De Paula & De Clerck e *Rugulopteryx* De Clerck & Coppejans (De Clerck et al., 2006) e *Lindauera* W. A. Nelson & J. E. Sutherland (Nelson & Sutherland, 2023), novas espécies (Ex.: Vieira et al., 2022) e reorganizações sistemáticas (Vieira et al., 2016). Além disso, a amostragem global de sequências moleculares e sua disponibilização no GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) permitiram o refinamento no conhecimento da

distribuição geográfica de espécies (Ex.: Tronholm et al., 2010), estudos de filogeografia (Tronholm et al., 2012) e o registro de espécies introduzidas (Lopes-Filho et al., 2017). Entretanto, alguns gêneros continuam recebendo pouca atenção.

O gênero *Spatoglossum* Kützing possui 21 espécies (Guiry & Guiry, 2026), porém permanece pouco estudado filogeneticamente. O gênero conta somente com 39 sequências de DNA (relativas a cinco espécies) disponíveis no Genbank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>), enquanto gêneros como *Dictyota*, *Lobophora* e *Padina* ultrapassam mil sequências moleculares depositadas cada um (>4.000 sequências somente de *Dictyota*). *Spatoglossum schroederi* (C. Agardh) Kützing (Figura 1), espécie alvo deste estudo, não possui sequências moleculares depositadas na plataforma.



Figura 1. *Spatoglossum schroederi*. Material-tipo (LD48482). Imagem cedida pelo Botaniska museet (LD), Universidade de Lund.

A taxonomia da maioria das espécies de *Spatoglossum* se restringe principalmente à morfologia (Ex.: Lluch et al., 2004; Kitayama, 2011). No entanto, a escassez de caracteres macroscópicos em *Spatoglossum* dificulta a distinção morfológica entre espécies (Kitayama, 2011), e características vegetativas podem ser afetadas pela idade da alga e pelo ambiente (Tanaka, 1992), tornando a determinação imprecisa e podendo levar a erros de identificação.

Portanto, é necessária a análise das estruturas reprodutivas para distinguir as espécies (Tanaka, 1992), o que pode ser um problema ao identificar espécimes não-férteis, além da dificuldade de diferenciar oogônios de esporângios em Dictyotaceae por permanecerem não divididos (Tanaka, 1991). Estudos de fenologia indicam a escassez de gametófitos comparado à abundância de esporófitos em diversas populações e em diversos gêneros de Dictyotaceae (Ex: Aragay et al., 2016), o que pode estar relacionado à falta de conhecimento sobre os gametângios de certas espécies de *Spatoglossum*.

Dentre os poucos trabalhos de filogenia molecular que incluem o gênero, Hwang et al. (2004a) constataram que *Spatoglossum pacificum* Yendo se agrupa com espécies de *Dictyopteris* J.V. Lamouroux, e Bittner et al. (2008) e Kawai et al. (2020) demonstraram, respectivamente, que *Zonaria stipitata* Tanaka & K. Nozawa e *Punctaria mageshimensis* Tak. Tanaka se agrupam com espécies de *Spatoglossum*, sendo incluídas ao gênero.

Somente duas espécies de *Spatoglossum* são citadas no Atlântico Ocidental: *S. schroederi*, com distribuição quase cosmopolita, porém com registros concentrados no Atlântico Ocidental, e *Spatoglossum asperum* J. Agardh, registro que não consta nas bases de dados (Figura 2), porém foi identificado em Guadalupe por Bittner et al., 2008, embora a espécie possua registros concentrados no Indo-Pacífico, para onde foi descrita originalmente. A ocorrência de apenas essas duas espécies no Atlântico Ocidental contrasta significativamente com a maior diversidade do gênero observada em outras regiões, como o Pacífico Oriental (Galápagos e costa adjacente; 7 spp.), Japão (4 spp.) e Austrália (3 spp.) (Guiry & Guiry, 2026).

Spatoglossum schroederi apresenta 1.761 registros de ocorrência (dados filtrados obtidos nas bases GBIF, Obis, *SpeciesLink*, Macroalgal Herbarium Consortium e JABOT, em 2024), uma quantidade superior ao número de registros de todas as outras espécies do gênero somadas. Dentre esses, 892 registros são na costa do Brasil, onde a espécie ocorre desde o estado do Piauí à Santa Catarina (Széchy & De Paula, 2015). A amplitude da distribuição de uma única espécie ao longo de uma costa tão extensa sugere que a diversidade real do gênero no Brasil pode estar subestimada. Oliveira-Filho (1977) e Széchy (1986) sinalizaram a necessidade de revisão taxonômica de *S. schroederi*, afirmando que pelo menos dois grupos parecem existir sob o mesmo nome. Atualmente, a espécie permanece como a única do gênero citada para o Brasil (Széchy & De Paula, 2015).

Na literatura, *Spatoglossum schroederi* está presente principalmente em listas de espécies de floras locais, porém com descrições breves (ex: Joly, 1957; 1965; Yoneshigue-

Braga, 1970). Descrições aprofundadas sobre a morfologia de espécimes estão disponíveis em dissertações e teses não publicadas. Os dados presentes nesses estudos indicam grande variação na morfologia (Ex: margem variando de lisa a ondulada, levemente denteada a abundantemente denteada e irregular).

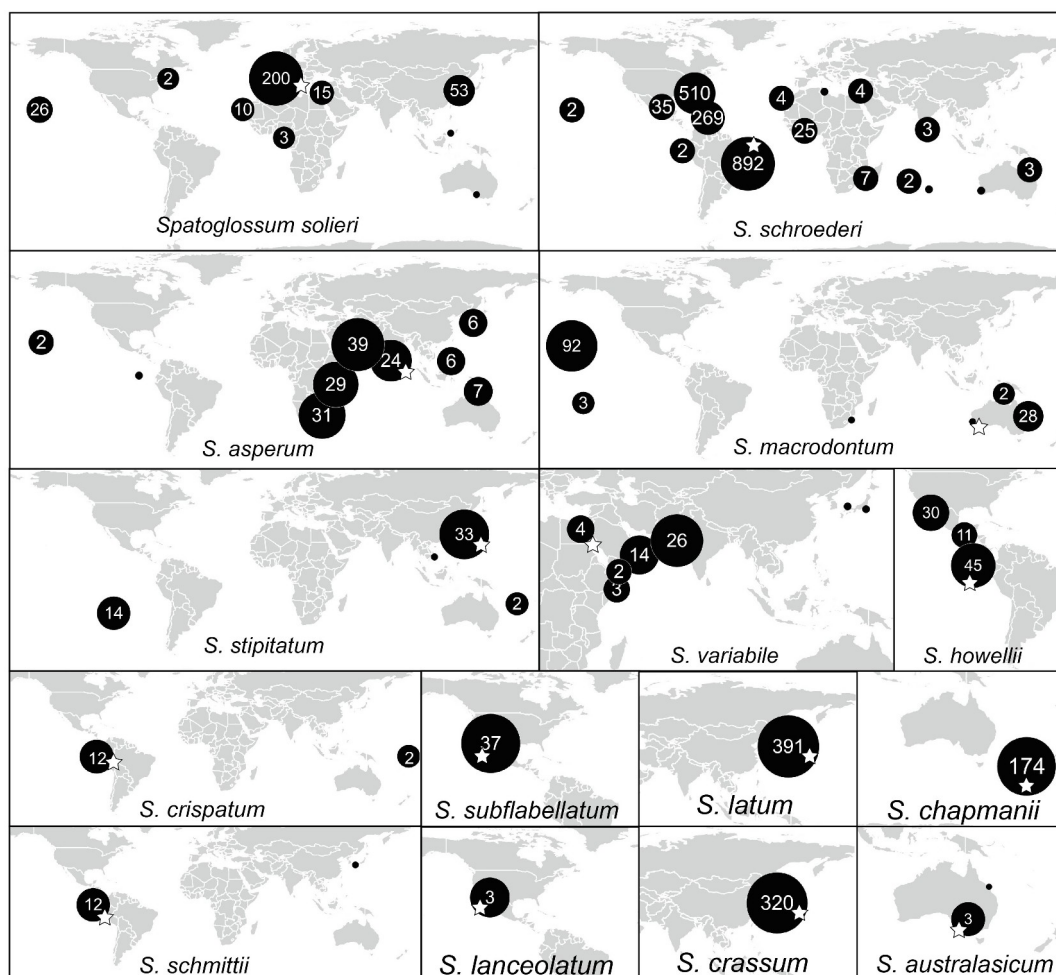


Figura 2. Distribuição de espécies de *Spatoglossum*. Dados obtidos em 2024 no GBIF, Obis, SpeciesLink, Macroalgal Herbarium Consortium e JABOT. Valores dentro das circunferências significam o número de registros; localidades-tipo foram representadas pelo símbolo de estrela.

Espécies com ampla distribuição necessitam de investigação, pois o conhecimento taxonômico deficitário pode estar gerando uma distribuição artificialmente ampliada, com um nome sendo utilizado equivocadamente para abranger numerosas (e distintas) espécies de distribuição restrita e filogeneticamente pouco relacionadas (Darling & Carlton, 2018). Embora a literatura historicamente atribuísse uma ampla distribuição global a *Dictyota dichotoma* (Hudson) J.V.Lamouroux com registros desde regiões tropicais até temperadas quentes, dados

moleculares obtidos por Tronholm et al. (2010) restringiram a ocorrência natural da espécie ao nordeste do Atlântico. Silberfeld et al. (2013) constataram que, embora dados presentes na literatura sugeressem uma distribuição ampla para a maioria das espécies de *Padina*, as espécies descritas recentemente são restritas a áreas geográficas pequenas, assim como ocorre com a maioria das espécies de *Lobophora* (Vieira et al., 2017). Somente uma espécie de *Lobophora* era citada para o Atlântico Ocidental (*Lobophora variegata* (J.V. Lamouroux) Womersley ex E.C. Oliveira) até Schultz et al. (2015) demonstrarem, por evidências moleculares e morfológicas, que na verdade se tratava de pelo menos cinco espécies distintas. De modo similar, Tronholm et al. (2012) estudaram populações de *Dictyota crenulata* J. Agardh e constataram ser um complexo de quatro espécies. Portanto, os avanços na delimitação de outros táxons em Dictyotaceae com base em dados moleculares indicam um elevado potencial para a identificação de novos táxons e ocorrências no gênero *Spatoglossum*.

2. Objetivos

2.1 Objetivo geral

- Analisar identidade taxonômica de *Spatoglossum schroederi* ao longo da costa brasileira.

2.2 Objetivos específicos

- Analisar a filogenia do gênero *Spatoglossum* incluindo sequências de *S. schroederi*.
- Investigar a existência de divergência genética entre populações de *S. schroederi* na costa do Brasil;
- Caracterizar a variabilidade fenotípica dos espécimes.

3. Hipóteses

- *Spatoglossum schroederi* é a única espécie entre os espécimes analisados (H_0) ou há uma diversidade semi-críptica entre os espécimes, indicando se tratar de um complexo de espécies (H_1);
- Existe divergência genética a nível populacional entre as regiões do Brasil;
- Os espécimes formam grupos morfológicos e/ou genéticos com correspondência geográfica às ecorregiões do litoral brasileiro.

4. Materiais e métodos

4.1 Área de estudo

A heterogeneidade ambiental do litoral brasileiro influencia a riqueza de sua flora marinha (Oliveira Filho, 1977), que se distribui por dois reinos, duas províncias e quatro ecorregiões (Spalding et al., 2007). Enquanto a Plataforma Norte e o Rio Grande do Sul apresentam baixa riqueza de macroalgas devido à elevada turbidez e ao predomínio de praias arenosas, a província do Atlântico Sudoeste Tropical (ecorregiões Fernando de Noronha/Atol das Rocas, Nordeste e Leste do Brasil) destaca-se pela alta diversidade favorecida por águas transparentes e substratos consolidados (Oliveira-Filho, 1977; Horta et al., 2001). A transição para o reino América do Sul Temperada ocorre na região de Cabo Frio (RJ), uma barreira biogeográfica moldada pela ressurgência, avançando pela província do Atlântico Sudoeste Temperado Quente (ecorregião Sudeste do Brasil), cuja abundância de costões rochosos e ilhas sustenta uma elevada biodiversidade (Horta et al., 2001).

As localidades amostradas nesse estudo (Figura 3) integram a província Atlântico Sudoeste Tropical (ID 14), no Atlântico Tropical, incluindo as ecorregiões Fernando de Noronha e Atol das Rocas (ID 74), Nordeste do Brasil (ID 75) e Leste do Brasil (ID 76). A transição para o reino da América do Sul Temperada é marcada pela província Atlântico Sudoeste Temperado Quente (ID 47), situando as amostras do Rio de Janeiro na ecorregião Sudeste do Brasil (ID 180).

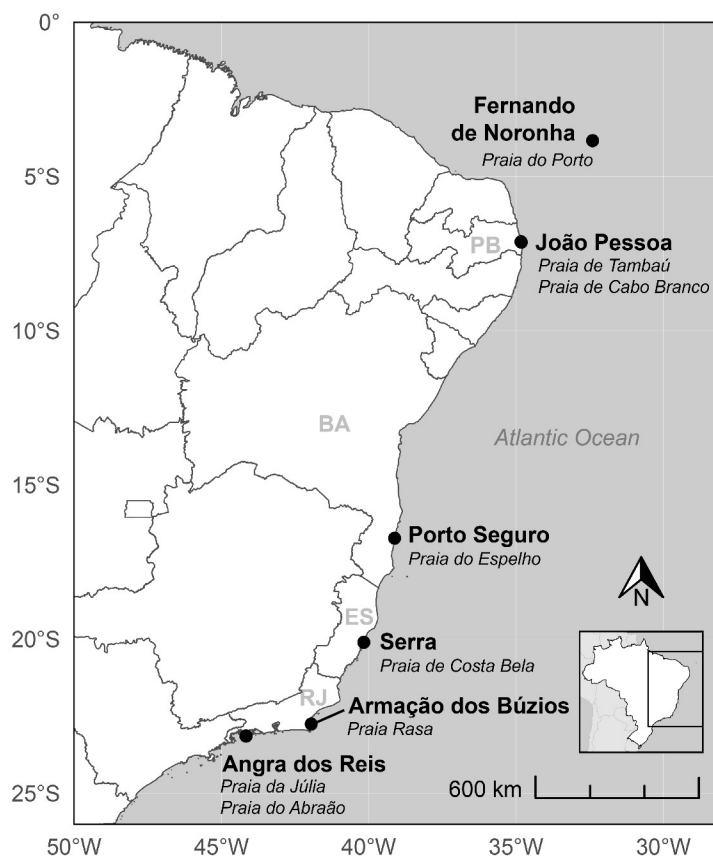


Figura 3. Localidades de coleta dos espécimes analisados.

4.2 Obtenção e preservação dos espécimes

Foram analisados 35 espécimes de *S. schroederi* (Tabela 1), provenientes de Fernando de Noronha (Praia do Porto, n=6), Paraíba (Praia de Tambaú, n=4; Praia de Cabo Branco, n=6), Bahia (Praia do Espelho, n=6), Espírito Santo (Serra, Costa Bela, n=6) e Rio de Janeiro (Angra dos Reis: Praia de Júlia e do Abraão, n=6; Armação dos Búzios: Praia Rasa, n=1).

Amostras congeladas da Bahia e do Arquipélago de Fernando de Noronha coletadas entre 2023 e 2025 foram cedidas pelo Laboratório MiMar (UNIRIO), enquanto os espécimes do Rio de Janeiro, coletados em 2003 e 2014, foram obtidos por empréstimo junto ao Herbário Prof. Jorge Pedro Pereira Carauta (HUNI), da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO). Adicionalmente, devido à escassez de dados sobre estruturas reprodutivas na literatura, a amostragem foi complementada com a análise de espécimes férteis também depositados no HUNI, provenientes de Penha (PB), Garça Torta (AL), Boa Viagem (PE), Coqueiro (PI) e Pirambúzios (RN).

Foi realizada a coleta no Espírito Santo envolvendo a aplicação de um protocolo experimental para minimizar a degradação do DNA e otimizar o sucesso da amplificação (Figura 4). Nesta, as algas foram mantidas em recipiente contendo água do mar e triadas imediatamente na praia (Figura 4a, b), onde foram retiradas porções dos talos destinadas aos estudos moleculares. Estas porções foram transportadas em gelo seco ao laboratório, maceradas em nitrogênio líquido (Figura 4c, d) e armazenadas no ultrafreezer a -80 °C.

Tabela 1. Espécimes analisados.

Voucher	Local de coleta	Data	Coletores	Código	<i>psaA</i>	<i>psbA</i>
HUNI8066	Praia do Porto, Fernando de Noronha	7 jul. 2025	S Nascimento	JCP1606	X	-
				JCP1607	X	X
HUNI8067	Praia do Porto, Fernando de Noronha	5 jun. 2025	S Nascimento	JCP1610	X	-
				JCP1611	X	-
				JCP1612	X	-
HUNI8061	Praia de Cabo Branco, João Pessoa, Paraíba	8 out. 2023	B Araújo	JCP1600	X	X
HUNI8065	Praia de Tambaú, João Pessoa, Paraíba	8 out. 2023	B Araújo	JCP1601	X	X
				JCP1602	X	-
				JCP1603	X	-
HUNI8064	Praia do Espelho, Porto Seguro, Bahia	13 jan. 2024	S Nascimento	JCP1604	X	X
				JCP1606	X	X
HUNI8069	Praia de Costa Bela, Serra, Espírito Santo	18 abr. 2025	ACP Lannes- Vieira; JC De Paula	JCP1613	X	X
				JCP1614	X	-
				JCP1615	X	-
				JCP1616	X	-
				JCP1617	X	-
HUNI3257	Praia Rasa, Armação dos Búzios, Rio de Janeiro	17 mar. 2014	EAP Lopes- Filho; JC De Paula	JCP1619	-	X
HUNI7838	Praia da Julia, Angra dos Reis, Rio de Janeiro	30 jul. 2003	JC De Paula; V Cassano	-	-	-
HUNI7852	Praia da Julia, Angra dos Reis, Rio de	30 jul. 2003	JC De Paula; V Cassano	-	-	-

Voucher	Local de coleta	Data	Coletores	Código	<i>psaA</i>	<i>psbA</i>
	Janeiro					
HUNI4603	Ilhas Macedo, Angra dos Reis, Rio de Janeiro	10 dez. 2003	JC De Paula; V Cassano	-	-	-
HUNI8070	Praia da Penha, João Pessoa, Paraíba	23 abr. 2015	EAP Lopes-Filho; JC De Paula	-	-	-
HUNI0854	Praia da Garça Torta, Maceió, Alagoas	25 jul. 2012	EAP Lopes-Filho; J Araújo; JC De Paula	-	-	-
HUNI8073	Praia de Boa Viagem, Recife, Pernambuco	25 mai. 2016	EAP Lopes-Filho; JC De Paula	-	-	-
HUNI8074	Praia de Coqueiro, Luís Correia, Piauí	8 jun. 2016	EAP Lopes-Filho; JC De Paula	-	-	-
HUNI8063	Praia de Pirambúzios, Nísia Floresta, Rio Grande do Norte	5 nov. 2022	ACS Coração	-	-	-



Figura 4. Coleta, triagem, transporte no gelo seco e maceração com nitrogênio líquido.

4.3 Procedimentos moleculares

A extração do DNA genômico foi realizada com o kit *NucleoSpin Plant II* (Macherey-Nagel). A concentração foi determinada por fluorimetria (Qubit) e os genes plastidiais *psaA* e *psbA* foram amplificados por *Polymerase Chain Reaction* (PCR) utilizando iniciadores descritos na literatura (Tabela 2). A PCR foi realizada em misturas de reação de 25 µL, compostas por 1 U de Platinum II Taq DNA Polymerase (Invitrogen), 1x de tampão proprietário e *GC enhancer*, MgCl₂ 2,0 mM, BSA 0,8 mg/mL, dNTPs 0,32 mM, 0,32 µM de cada *primer* e 3 µL de DNA molde diluído. O protocolo de termociclagem consistiu em: desnaturação inicial a 95 °C por 5 minutos, seguido de 10 ciclos de: 95 °C por 30 segundos (desnaturação), anelamento iniciando em 50 °C e reduzindo 0,5 °C por ciclo, e extensão a 72 °C por 30 segundos; mais 35 ciclos de 95 °C por 30 segundos, anelamento a 45 °C por 30 segundos e extensão a 72 °C por 30 segundos; extensão final com 72 °C por 5 minutos. O sequenciamento tradicional (capilar) foi realizado pela Macrogen Inc (Seul, Coréia do Sul).

Tabela 2. Iniciadores utilizados.

Código	F/R	Sequência (5'-3')	Referência
psaA130F	F	AACWACWACTTGGATTTGGAA	Yoon et al. (2002)
psaA-P2.2	R	TCDGCRTTYTGRAACCAYTC	Kawai et al. (2015)
psaA-D1	F	AGTGCHCAAGTHGTTTGGCC	Kawai et al. (2020)
psaA-D3	R	TCACTTAVCCATAAACCCWCC	
psbA-F	F	ATGACTGCTACTTTAGAAAGACG	Yoon et al. (2002)
psbA-R2	R	TCATGCATWACTTCCATACCTA	

As sequências foram editadas no *software* MEGA 12 (Kumar et al., 2024), e alinhadas por Muscle junto a sequências de *Spatoglossum* spp. disponíveis no GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>). As distâncias genéticas foram calculadas por *p-distance* no mesmo *software*. A análise de Máxima Verossimilhança (ML) foi realizada no IQ-TREE 3 (Wong et al. 2026). O modelo de substituição nucleotídica de melhor ajuste foi selecionado automaticamente pelo ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al. 2017) de acordo com o Critério de Informação Bayesiano (BIC). Os modelos selecionados foram TPM3u+F+G4 (*psaA*) e GTR+F+I (*psbA*). O suporte de ramo foi avaliado utilizando 1.000 réplicas do teste de razão de verossimilhança aproximado de Shimodaira–Hasegawa (SH-aLRT) e bootstrap ultrarrápido (UFBoot) (Hoang et al. 2018). A árvore filogenética resultante foi visualizada no FigTree v1.4.4 (Rambaut 2018).

4.4 Caracterização morfométrica e variação percentual

A morfometria foi baseada em caracteres descritos na literatura (Joly, 1965; Széchy & Cordeiro-Marinho, 1991; Ouriques, 1997; Rodrigues, 2015), realizada com o auxílio de estereoscópio e microscópio óptico, e seguiu o protocolo de esforço amostral proposto (Tabela 3, Figura 5). A caracterização morfométrica foi obtida pelo cálculo do Intervalo de Confiança de 95% (IC95) no *software* R (R Core Team, 2025).

As variáveis morfométricas foram categorizadas nos grupos Vegetativo e Reprodutivo para a avaliação da variação percentual (razão entre a amplitude absoluta e a média aritmética de cada variável). Os dados foram submetidos à transformação logarítmica (Log10 +1) e as médias de variação percentual foram comparadas por Teste T de Student utilizando o pacote *rstatix* (Kassambara, 2025). A estrutura multivariada dos dados foi explorada por meio da Análise de Componentes Principais (PCA), utilizando o pacote *factoextra* no *software* R (R Core Team, 2025). As médias das medições por 11 variáveis vegetativas de cada indivíduo foram padronizadas via Z-score para equalizar o peso de variáveis em diferentes escalas (cm e μm) na PCA.

Tabela 3. Protocolo de esforço amostral padronizado para os caracteres morfométricos analisados.

Variável morfométrica			N	Variável morfométrica			N
Comprimento do talo	TLen	1		Altura das células medulares	MedH	10	
Largura dos ramos (porção mediana)	BWm	3		Largura das células medulares	MedW	10	
Largura das dicotomias	BWd	3		Diâmetro dos esporângios*	spoD	10	
Comprimento das interdicotomias	IdL	3		Altura dos esporângios	spoH	10	
Espessura basal	BTh	5		Diâmetro dos soros de anterídios	antD	10	
Espessura mediana	MTh	5		Altura dos anterídios	antH	10	
Espessura apical	ATh	5		Largura dos anterídios	antW	10	
Altura das células corticais	CortH	10		Diâmetro dos oogônios*	oogD	10	
Largura das células corticais	CortW	10		Altura dos oogônios	oogH	10	

N = número de medições por indivíduo; * = Vista superficial.

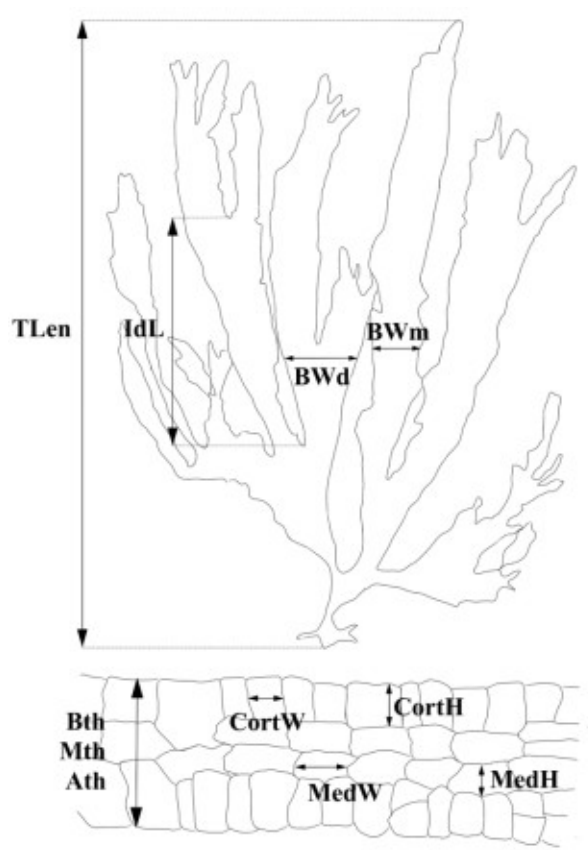


Figura 5. Variáveis morfométricas vegetativas.

5. Resultados

5.1. Análises moleculares

Foram obtidas 23 sequências de DNA (*psaA*=16; *psbA*=7) a partir de 17 espécimes de *S. schroederi* (Figura 6). Os alinhamentos finais totalizaram 581 posições (27 sequências) de *psaA* e 831 posições (20 sequências) de *psbA*. As análises de ML revelaram uma topologia consistente para o conjunto de amostras de *S. schroederi* da costa brasileira (Figuras 8 e 9), agrupadas em um único clado em ambos os marcadores, com UFBoot de 100 (*psaA*) e 94 (*psbA*).



Figura 6. Aspecto geral dos espécimes sequenciados. (a) Praia de Cabo Branco, PB; **(b-d)** Praia de Tambaú, PB; **(e,f)** Praia do Espelho, BA; **(g-k)** Praia do Porto, Fernando de Noronha; **(l-p)** Praia de Costa Bela, ES; **(q)** Praia Rasa, RJ. **Escala:** 2,0 cm.

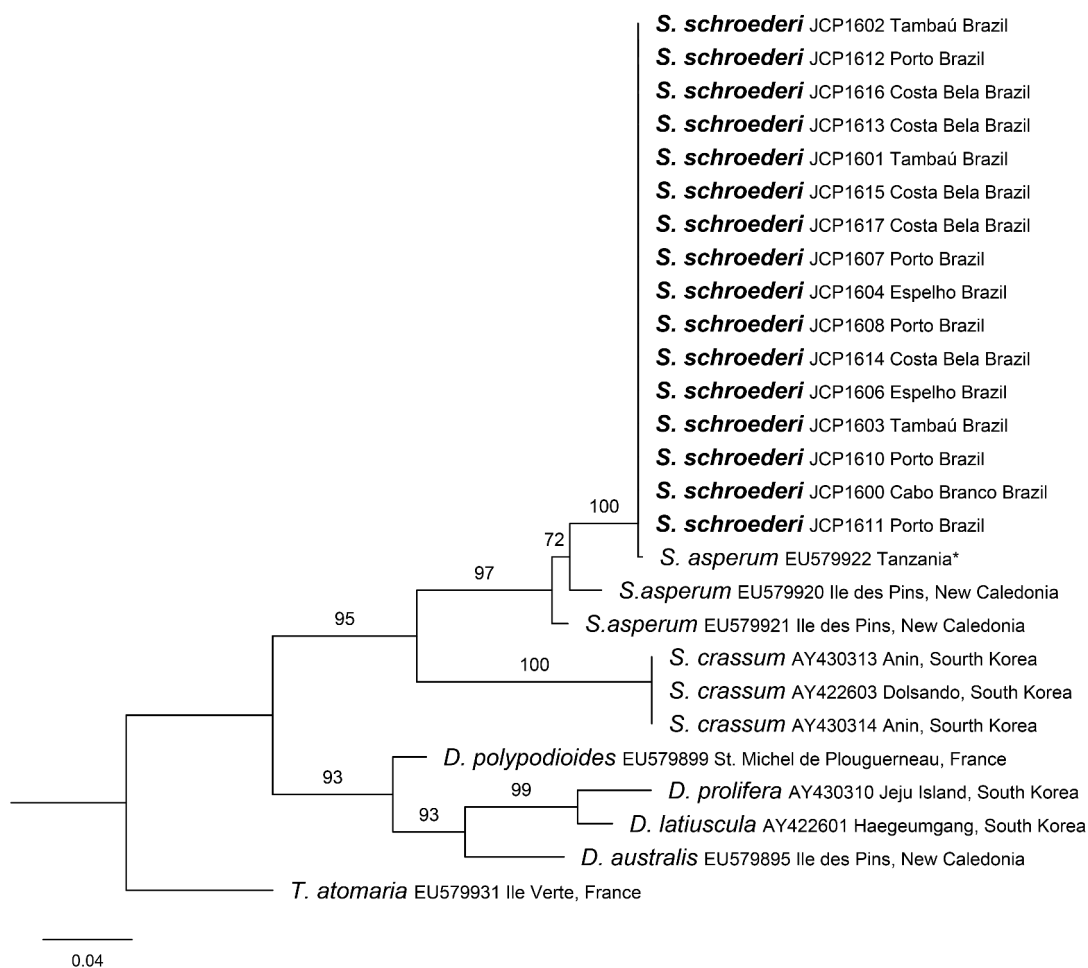


Figura 7. Árvore de Máxima Verossimilhança baseada em sequências de *psaA*. O alinhamento final totalizou 581 posições (27 sequências). O modelo evolutivo utilizado foi o TPM3u+F+G4. Valores de suporte calculados por UFBoot.

As sequências de *psaA* de *S. schroederi* apresentaram similaridade quase total (uma base de diferença) com a sequência de *S. asperum* (EU579922) (Figura 9b). No entanto, as três sequências de *S. asperum* consideradas na análise foram alocadas em diferentes clados cada uma. As sequências de *S. asperum* da Nova Caledônia (EU579920 e EU579921) correspondentes aos espécimes da Figura 9c e d apresentaram distância genética de 2,4% entre si.

As sequências de *psbA* geradas neste estudo foram idênticas a única sequência de *psbA* de *S. solieri* (MW225852) disponível no Genbank, além de se agruparem com sequências de *Spatoglossum* sp. do Panamá (Caribe) e da Polinésia Francesa (Figura 8), apresentando 0,1% e 0,3% de distância genética, respectivamente.

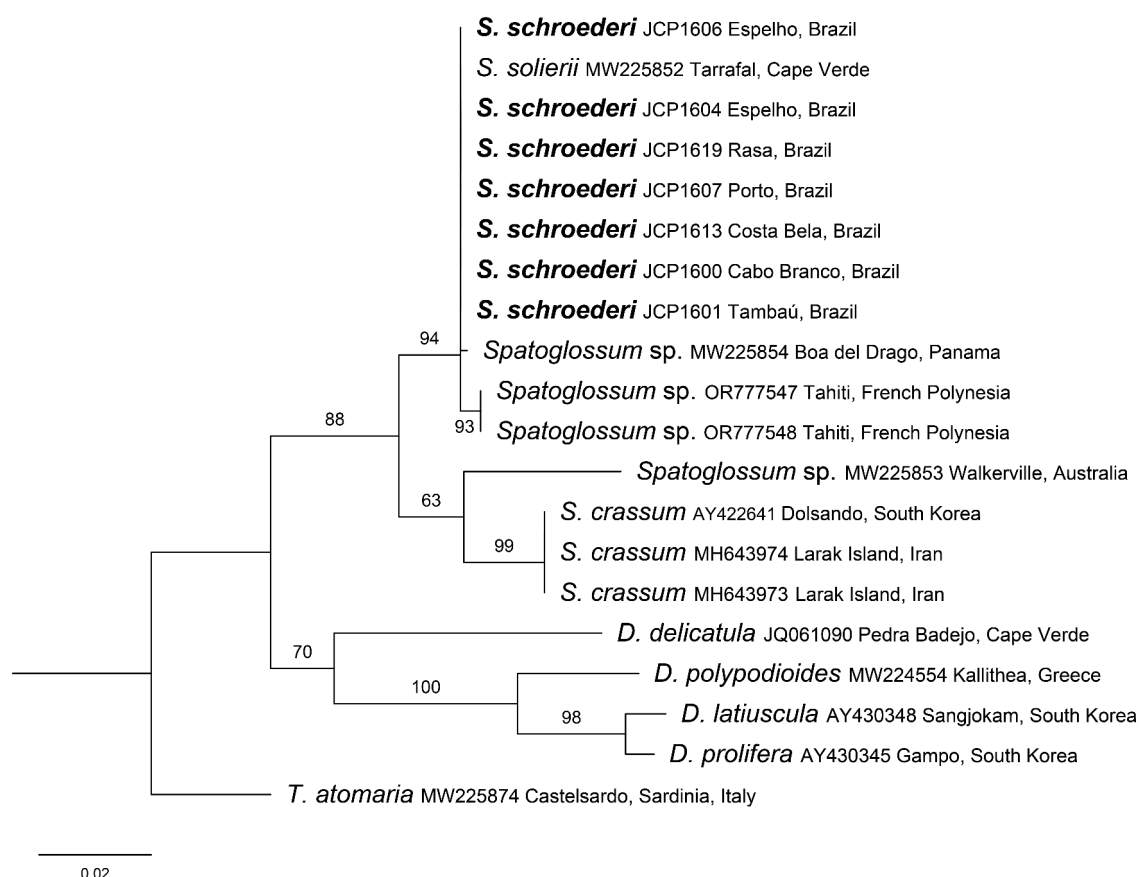


Figura 8. Árvore de Máxima Verossimilhança baseada em sequências de *psbA*. O alinhamento final totalizou 831 posições (20 sequências). O modelo evolutivo utilizado foi o GTR+F+I. Valores de suporte calculados por UFBoot.



Figura 9. Espécimes de *Spatoglossum asperum* correspondentes às sequências de *psa4* depositadas no GenBank. A. Material-tipo (Sri Lanka). B. Tanzânia (EU579922). C. Nova Caledônia (EU579921). D. Nova Caledônia (EU579920). Imagens cedidas pelo *Muséum national d'Histoire naturelle* (França).

5.2 Caracterização morfométrica de *Spatoglossum schroederi*

Dos 35 espécimes utilizados na caracterização morfológica, 29 corresponderam a esporófitos, cinco gametófitos (três femininos e dois masculinos) e um espécime não-fértil. Os intervalos de confiança (IC 95%) obtidos por variável encontram-se na Tabela 4. Os aspectos morfológicos e reprodutivos gerais de *S. schroederi* para a costa brasileira encontram-se devidamente documentados nas Tabelas 5–7. As variações e semelhanças interespecíficas dentro do gênero *Spatoglossum* podem ser avaliadas em detalhes nas Tabelas 8–9.

Tabela 4. Caracterização morfométrica de *S. schroederi* baseada no IC 95%.

Variável morfométrica	IC 95%	Amplitude	Variável morfométrica	IC 95%	Amplitude
Comprimento do talo (cm)	17.2 – 21.5	10 – 35	Altura da célula medular	31 – 33	13 – 62
Largura dos ramos	1.5 – 1.9	0.4 – 7.2	Largura da célula medular	64 – 68	25 – 110
Largura das dicotomias	1.9 – 2.4	0.6 – 7.2	Diâmetro dos esporângios	82–85	60–113
Comprimento das interdicotomias	2.9 – 3.8	0.8 – 8.2	Altura dos esporângios	64–66	30–100
Espessura basal (µm)	316 – 344	185 – 600	Soros de anterídios (diâmetro)	307–381	250–500
Espessura da porção mediana	146 – 160	45 – 270	Altura dos anterídios	59–69	25–100
Espessura apical	72 – 82	33 – 210	Largura dos anterídios	35–40	15–60
Altura da célula cortical	39 – 41	15 – 70	Diâmetro dos oogônios	89–98	63–125
Largura da célula cortical	34 – 35	18 – 53	Altura dos oogônios	55–62	35–88

Tabela 5. Morfologia de *Spatoglossum schroederi* do Brasil.

	Esse estudo	Gomes et al. (1989)	Széchy & Cordeiro- Marinho (1991)	Lopes (1993)	Ouriques (1997)	Nunes (1999)	Crispino (2000)	Rodrigues (2015)
Estado	Noronha, PB, ES BA, ES, RJ		RJ	PE	SC	BA	ES	AL
Comprimento (cm)	10–35	10–26.5	up to 20	–32	–26,5	6–25	–31	9–20
Aspecto da Margem	lisa a abundantemente e denteada	-	denteada	pouco denteada	lisa ou denteada	pouco denteada	lisa, ondulada ou pouco denteada	irregular
Pelos feofíceos	presente	presente	presente	presente	presente	presente	presente	presente
Proliferações	presente (M/S) -		presente (M)	presente (M)	presente (M/S)	presente (M)	presente	presente (M)
Largura do ápice (cm)	0.2–2.0	0.9–1.5	-	-	-	-	-	0.5–1
Largura da porção mediana (cm)	0.4–7.2	1.5–3.0	0.5–3.5	up to 4	1.3–3.2	0.5–2	1.0–3.5	1.2–3.5(5)
Largura da base (cm)	0.2–0.7	0.6–1.5	-	-	0.5–1.0	-	-	0.8–1.3
Largura da base (cm)	0.6–7.2	-	-	-	-	-	-	1.2–5
Número de camadas celulares								
Porção apical	2–3	2–6	4	4	3–4	4	-	3–4
Porção mediana	4–8	4–7	6–9	5–8	6–10	-	7	6
Porção basal	up to 26	–20	–20	–15	–23	–15	–20	-

Tabela 5. Continuação.

	Esse estudo	Gomes et al. (1989)	Széchy & Cordeiro- Marinho (1991)	Lopes (1993)	Ouriques (1997)	Nunes (1999)	Crispino (2000)	Rodrigues (2015)
Localidade	Noronha, PB, BA, ES, RJ	ES	RJ	PE	SC	BA	ES	AL
Espessura apical (µm)	33–210	105–146	110	85–129	110–151	98–162	-	67.5–90
Espessura na porção mediana (µm)	45–270	167–230	112–316	148–170	132–290	145–210	157–281	125–175
Espessura basal (µm)	até 600	281–362	410	277–370	331–429	220–380	229–467	-

Tabela 6. Esporângios de *Spatoglossum schroederi* do Brasil.

	Esse estudo	Gomes et al. (1989)	Széchy & Cordeiro- Marinho (1991)	Lopes (1993)	Ouriques (1997)	Nunes (1999)	Crispino (2000)	Rodrigues (2015)
Esporângio								
Diâmetro (µm)	60–113	59–87	-	-	65–126	-	36–77	75–87.5
Altura	30–100	81–105	106–128	-	78–112	-	-	-
Largura	-	-	60–145	-	61–98	-	-	-
Disposição	isolados ou agrupados (2–4)	-	isolados ou agrupados (2–4)	isolados ou agrupados (2–3)	isolados ou agrupados (2–4)	isolados ou agrupados (2–4)	isolados ou agrupados	isolados ou agrupados
Shape	arredondado a elíptico	-	-	-	-	-	-	arredondado a ovalado
Position	inclusos	-	inclusos ou pouco projetados	Inclusos ou meio-inclusos	inclusos	inclusos	inclusos	inclusos
Stalk cell	ausente	-	ausente	-	ausente	-	-	ausente

Tabela 7. Anterídios de *Spatoglossum schroederi* do Brasil.

	Esse estudo	Lopes (1993)	Ouriques (1997)	Nunes (1999)	Crispino (2000)	Rodrigues (2015)
Sori (diâmetro)	250–500	-	-	-	-	125–500
Altura	25–100	63–100	64–109	-	-	-
Largura	15–60	52–67	26–52	52–68	20–48	-
Posição	incluso	-	incluso	incluso	meio-incluso	incluso
Célula pedicelar	ausente	-	ausente	-	-	ausente

Tabela 8. Comparação morfológica entre *S. schroederi* e *Spatoglossum* spp. com sequências disponíveis no GenBank.

	<i>S. schroederi</i>	<i>S. solieri</i>	<i>S. asperum</i>	<i>S. asperum</i>	<i>S. asperum</i>	<i>S. crassum</i>	<i>S. crassum</i>	<i>S. crassum</i>
Localidade	Brasil	Mediterrâneo	Paquistão	Mianmar	Japão	Japão	Coréia do Sul	Irã
Comprimento do talo (cm)	10–35	38	até 35	10–37	até 28	25–40(60)	até 30	10–15
Aspecto da margem	lisa a denteada	inteira ou erodida irregularmente	dentes diminutos	inteira ou com dentes diminutos	denteada	inteira	inteira	denteada
Largura dos ramos (cm)	0.4–7.2	0.5–7.5	5.5	1.0–5.7	1–6	0.6–1.8	1.5–2.0	3–8
Comprimento das interdicotomias	0.8–8.2	-	-	1.5–9.2	-	-	-	-
Pêlos feofíceos	presente	presente	presente	presente	presente	ausente	ausente	ausente
Proliferações	presente (M/S)	-	presente (M)	presente (M/S)	presente (M)	-	-	presente (M)
Camadas celulares do ápice	2–3	-	-	-	-	-	-	-
Camadas porção mediana (ou não especificado*)	4–8	4–6	4–7*	5–7*	3–7*	-	5–6*	-
Camadas celulares da base	até 26	até 8	-	-	-	-	-	-
Nervura basal rudimentar	presente	presente		-	-	-	presente	ausente
Referência	Este estudo	Lluch et al., 2004	Aisha et al., 2010	Kyaw, 2012	Kitayama, 2011	Tanaka, 1991	Hwang et al., 2004	Sadeghi et al., 2020

M=Marginal; S=Superficial; *=Região do talo não especificada no estudo original.

Tabela 8. Continuação.

	<i>S. schroederi</i>	<i>S. solieri</i>	<i>S. asperum</i>	<i>S. asperum</i>	<i>S. asperum</i>	<i>S. crassum</i>	<i>S. crassum</i>	<i>S. crassum</i>
Localidade	Brasil	Mediterrâneo*	Paquistão	Mianmar	Japão	Japão	Coréia do Sul	Irã
Espessura no ápice (µm)	33–210	-	-	-	-	-	-	-
Espessura na porção mediana	45–270	100–220	-	-	110–150	-	300–600	140–250
Espessura na base	até 600	260	-	-	-	–600	600	-
Altura da célula cortical	15–70	-	34–46(68)	-	34–70	50–60	36–54	25–30
Largura da célula cortical	18–53	-	23–34	20–56	24–48	15–20	20–36	15–25
Altura da célula medular	13–62	-	23–80	-	22–50	50–80	40–70	20–40
Largura da célula medular	25–110	-	(34)80–114	40–124	30–74	-	-	55–115
Referência	Este estudo	Lluch et al., 2004	Aisha et al., 2010	Kyaw, 2012	Kitayama, 2011	Tanaka, 1991	Hwang et al., 2004	Sadeghi et al., 2020

*=Descrito com base em material de diversas localidades do Mediterrâneo.

Tabela 9. Estruturas reprodutivas de *Spatoglossum* spp.

	<i>S. schroederi</i>	<i>S. schroederi</i>	<i>S. solieri</i>	<i>S. asperum</i>	<i>S. asperum</i>	<i>S. asperum</i>	<i>S. crassum</i>	<i>S. crassum</i>
Origem do material	Brasil	Brasil	Mediterrâneo*	Paquistão	Mianmar	Japão	Japão	Coreia do Sul
Esporângios								
Diâmetro (µm)	60–113	65–126	68–160**	-	224–440	-	70–100	-
Altura	30–100	78–112		68–102 (114)	-	72–98	80–145	100–150
Largura	-	61–98	56–120	(57) 68–80	70–100	64–105	-	60–100
Disposição	isolados ou agrupados (2-4)	isolados ou agrupados (2-4)	isolados	espalhados	isolados ou agrupados (2-4)	espalhados	espalhados	isolados ou em pares
Forma	redondo ou elíptico	-	redondo ou elíptico	esférico a oblongo	esférico a oval	esférico	cônico	cônico ou oval
Posição	imerso	imerso	imerso	imerso	parcial ou totalmente imerso	imerso	imerso	imerso
Célula pedicelar	ausente	-	presente	ausente	-	ausente	presente	ausente
Referência	Este estudo	Ouriques, 1997	Lluch et al., 2004	Aisha et al., 2010	Kyaw, 2012	Kitayama, 2011	Tanaka, 1991	Hwang et al., 2004

*=Material de diversas localidades do Mediterrâneo; **=O que foi referido pelos autores como largura, foi considerado diâmetro neste estudo.

Tabela 9. Continuação

	<i>S. schroederi</i>	<i>S. schroederi</i>	<i>S. solieri</i>	<i>S. crassum</i>	<i>S. crassum</i>
Origem do material	Brasil	Brasil	Mediterrâneo*	Japão	Coreia do Sul
Anterídios					
Soros (diâmetro)	250–500	-	-	até 600	-
Altura	25–100	64–109	40–72	70–80	54–94
Largura	15–60	26–52	28–42	20–30	14–56
Posição	imerso	imerso	imerso	imerso ou parcialmente imerso	imerso ou parcialmente imerso
Célula pedicelar	ausente	ausente	1–2	presente	presente
Oogônios					
Diâmetro	63–125	40–54	68–128**	40–60	-
Altura	35–88	52–92	-	80–120	60–98
Largura	-	33–57	-	-	30–60
Disposição	isolados ou agrupados (4–20)	agrupados (4–21)	isolados ou agrupados (2–10)	agrupados (4–30)	agrupados (2–18)
Forma	redondo ou elíptico	-	redondo ou elíptico; mais alto do que largo	elíptico ou cilíndrico	sub esférico ou elíptico
Posição	imerso	imerso	parcialmente imerso	parcialmente imerso	imerso
Célula pedicelar	ausente	presente***	1–2(3)	presente	presente
Referência	Este estudo	Ouriques, 1997	Lluch et al., 2004	Tanaka, 1991	Hwang et al., 2004

*=Material de diversas localidades do Mediterrâneo; **=O que foi referido pelos autores como “largura”, foi considerado diâmetro neste estudo; ***=Com base nas ilustrações.

5.3 Descrição morfológica

Espécimes com 10–35 cm de comprimento, fixos ao substrato por aglomerado de rizoides unisseriados ramificados. Ramos com ramificação subdicotômica a irregular, medindo (0,4) 1,5–1,9 (7,2) cm de largura na porção mediana. Margem lisa a denteada (Figura 10), com ou sem proliferações marginais (comuns em regiões de injúria) (Figura 11 e 12); proliferações superficiais raras. Talo polistromático (Figura 13 e 14), com pelos feofíceos distribuídos no talo. Córtex composto por uma camada de células. Número de camadas medulares variável: 2–3 (4) no ápice, (3) 4–5 (7) na porção mediana e até 26 camadas na região basal. Espessura máxima absoluta da porção basal de 600 μm . Presença de duas camadas medulares centrais com células maiores no centro da porção basal, semelhante a uma nervura rudimentar (Figura 14, h, l). Estruturas reprodutivas espalhadas em ambas as faces do talo, sésseis, imersas na camada cortical e sem paráfises. Esporângios com (60) 82–85 (113) μm de diâmetro, isolados ou em pequenos grupos de 2–4 (Figura 15). Oogônios com (63) 89–98 (125) μm de diâmetro, geralmente em grupos de 4–8 (20), ou isolados em algumas porções do talo (Figura 16, a-e). Anterídios com (25) 59–69 (100) μm de altura e (15) 35–40 (60) μm de largura, agrupados em soros (Figura 16, f-l).



Figura 10. Variação no aspecto da margem dos espécimes analisados. (a) Margem variando de lisa a denteada; **(b)** Detalhe dos dentes na porção apical; **(c)** Margem abundantemente denteada; **(d)** Detalhe da porção apical; **(e)** Detalhe da margem na dicotomia; **(f)** Margem lisa; **(g)** Margem com dentes esparsos. **(h)** Margem abundantemente denteada. **Localidades:** (a, b, f) Espelho, BA; (c-e, g, h) Porto, Fernando de Noronha. **Escalas:** a, c, f, g: 2,0 cm; b, d, e, h: 2,0 mm.

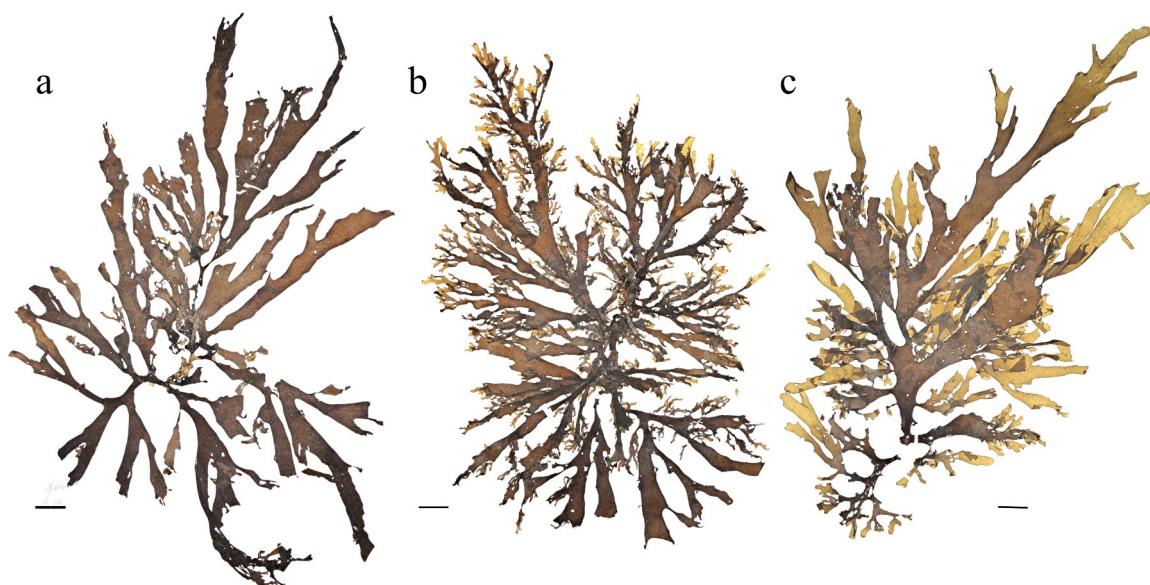


Figura 11. Variação na abundância de proliferações em espécimes da Praia de Cabo Branco (PB). (a) Proliferações escassas; **(b)** Proliferações diminutas abundantes; **(c)** Proliferações expandidas. **Escalas:** 2,0 cm.

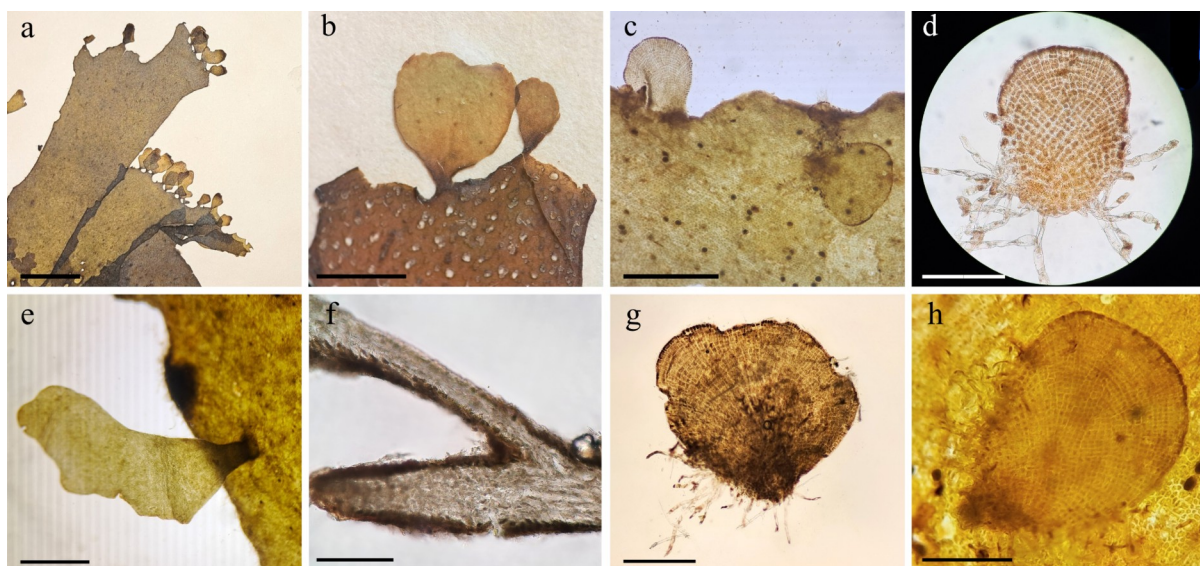


Figura 12. Proliferações em *S. schroederi*. (a-c, e) Proliferações marginais e superficiais; (d, g, h) Detalhes das proliferações com rizoides e meristema. f) Corte transversal mostrando continuidade histológica entre ramo principal e proliferação. Escalas: (a) 1,0 cm; (b) 2,5 mm; (c) 400 μ m (d, g, h) 200 μ m; (e) 2,0 mm; (f) 100 μ m.

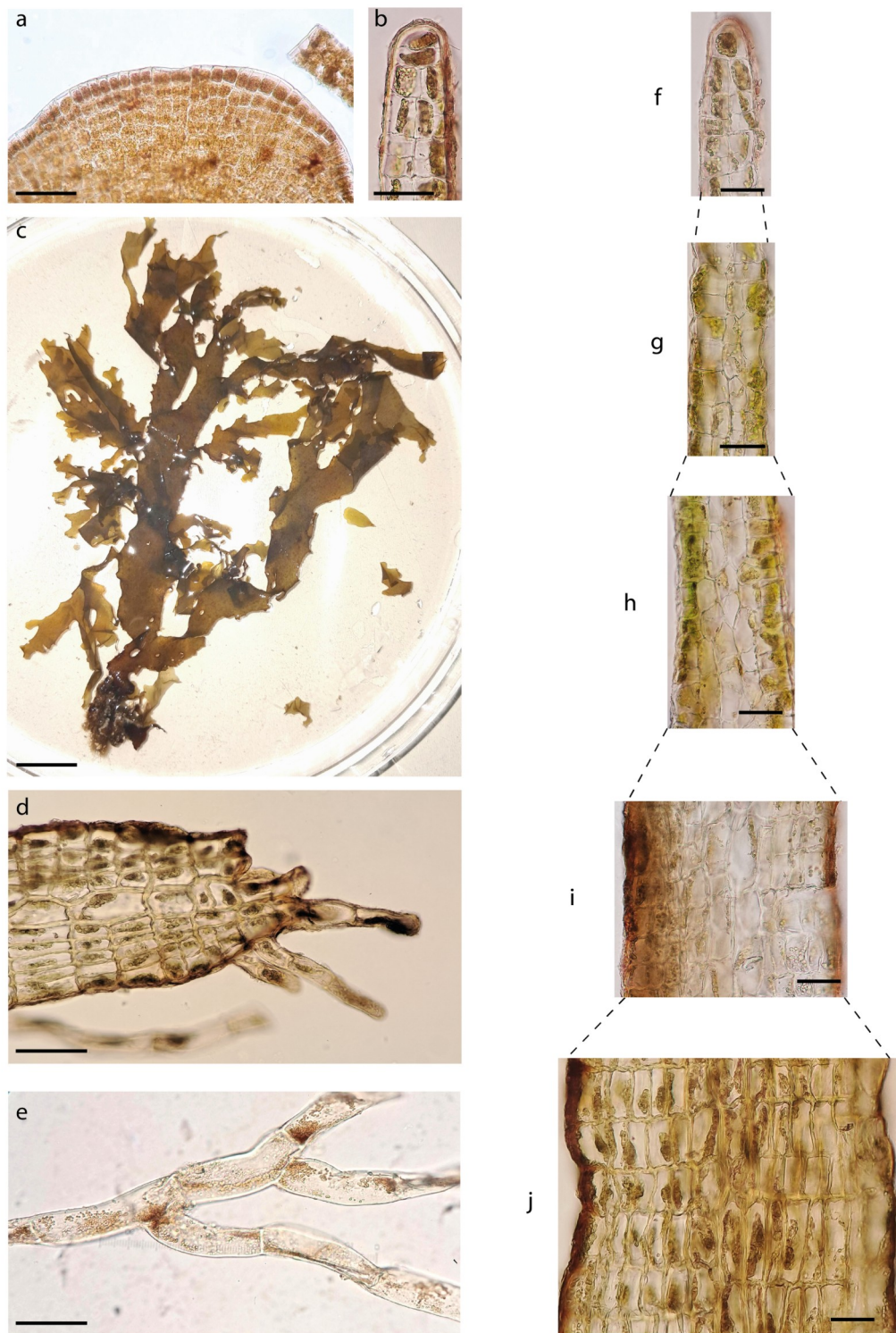


Figura 13. Morfologia vegetativa de *Spatoglossum schroederi*. Espécime da Praia de Cabo Branco (PB). **(a)** Detalhe do meristema apical formado por uma fileira de células; **(b)** Corte longitudinal do meristema apical mostrando divisão anticlinal; **(c)** Aspecto geral; **(d)** Corte transversal próximo à porção basal; **(e)** Rizoides unisseriados. **(f-j)** Cortes longitudinais do ápice à porção basal mostrando o aumento do número de camadas celulares em direção à base. **Escala:** **(a, d)** 100 µm; **(b)** 50 µm; **(c)** 1 cm; **(e-j)** 50 µm.

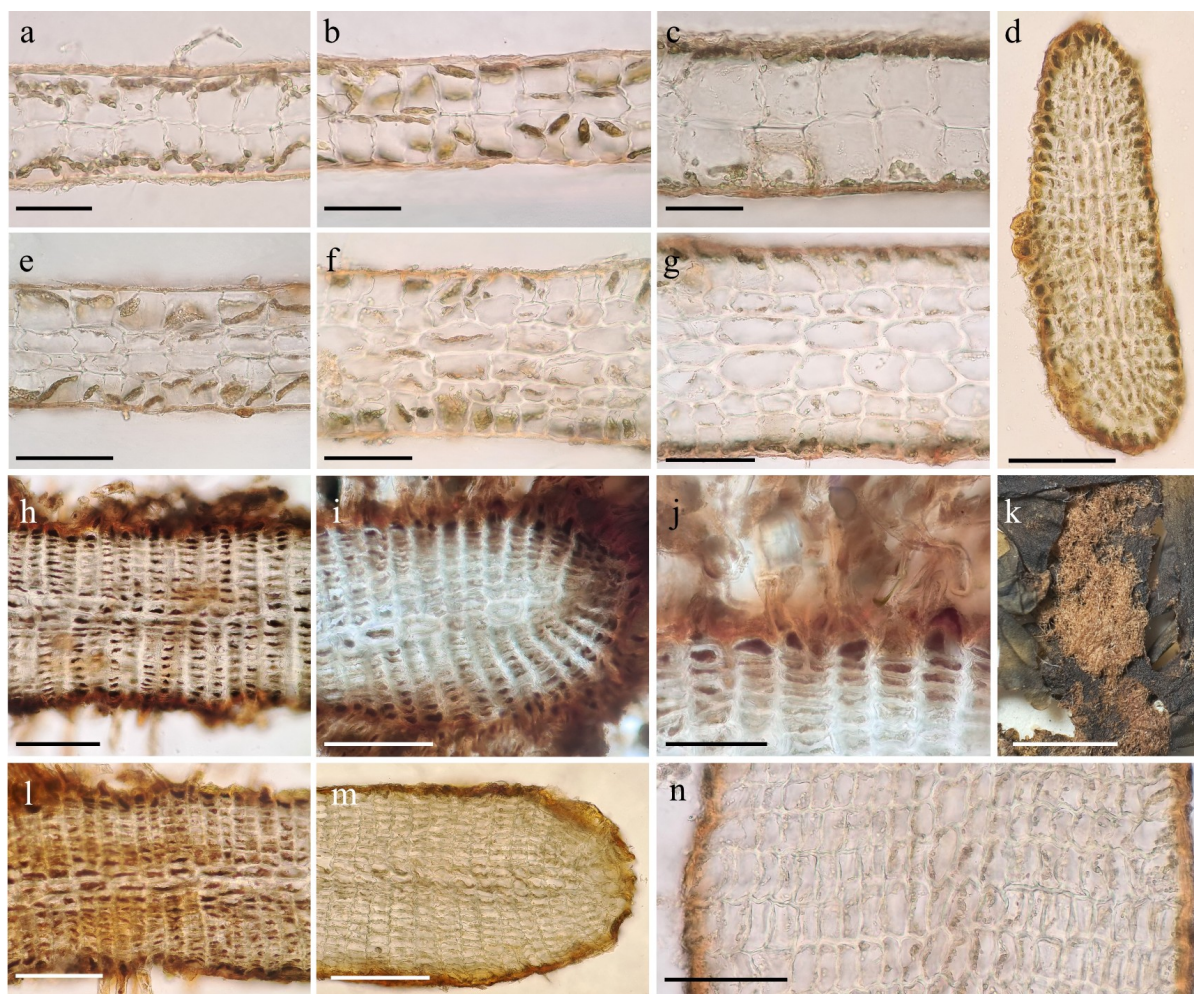


Figura 14. Cortes anatômicos transversais de *Spatoglossum schroederi*. (a-c) porção apical; (d) base da proliferação; (e-g) porção mediana; (h-j, l-n) porção basal. Localidades: (a, d, e) Espelho, BA; (b, f, l) Tambaú, PB; (c, g-j) Costa Bela, ES; (k) Porto, Fernando de Noronha; (m, n) Angra dos Reis, RJ. Escala: (a-c) 50 μ m; (d, h, i, l, m) 200 μ m; (e-g, j, n) 100 μ m; (k) 3,0 mm.

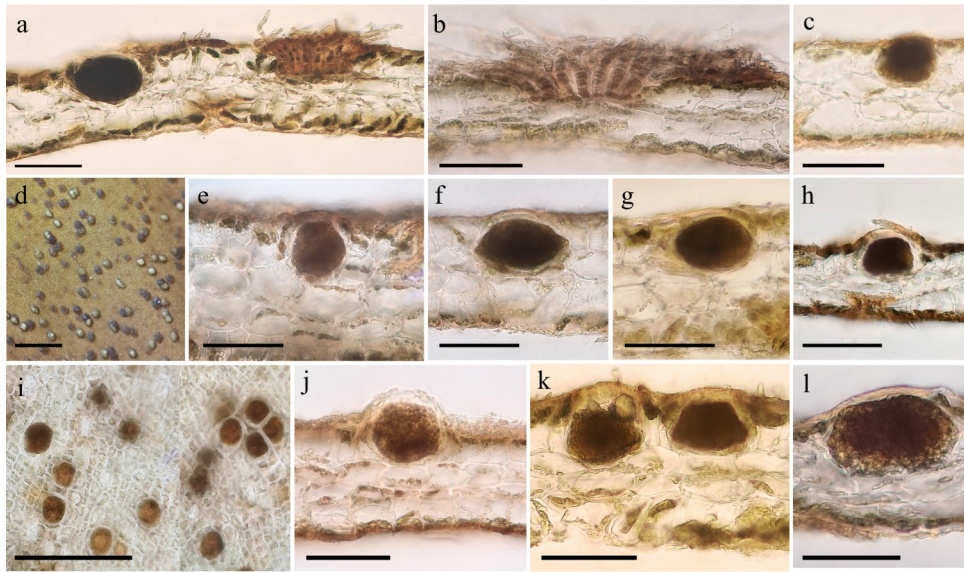


Figura 15. Esporângios de *S. schroederi*. (a) Corte transversal mostrando esporângio incluído (característico de *Spatoglossum*) e pelos feofíceos; (b) Detalhe do tufo de pelos; (c, e-h, j-l) Esporângios em corte transversal; (d, i) Esporângios em vista superficial. **Localidades:** (a, b, j) Espelho, BA; (c, l) Angra dos Reis, RJ; (d) Garça Torta, AL; (e) Coqueiro, PI; (f) Porto, Fernando de Noronha; (g) Pirambúzios, RN; (h) Cabo Branco, PB; (i, k) Boa Viagem, PE. **Escala:** (a-c, e-h, j-l) 100 μ m; (d) 500 μ m; (i) 400 μ m

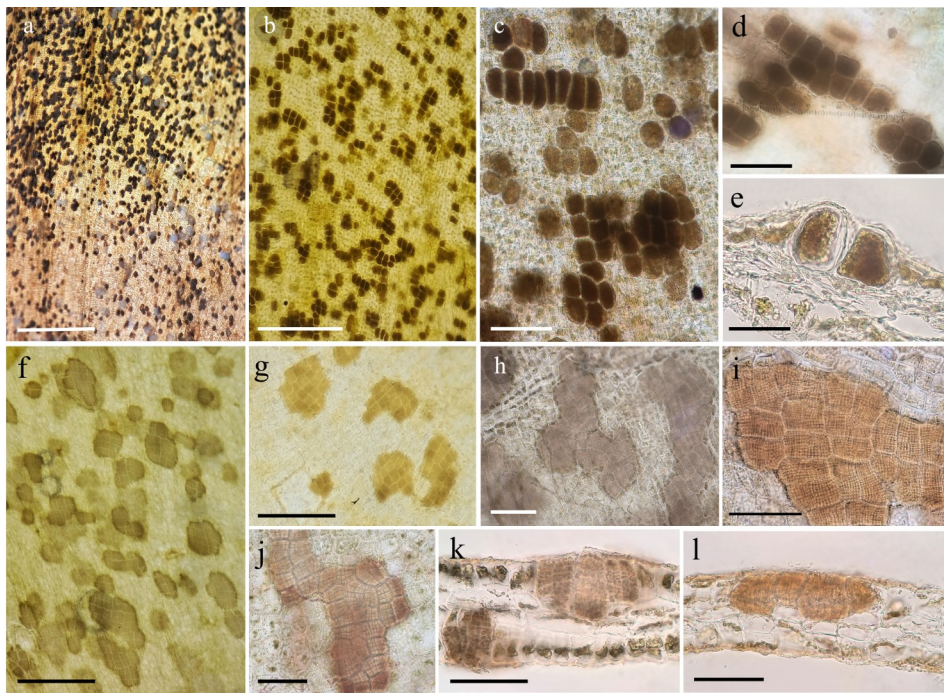


Figura 16. Gametângios de *S. schroederi*. (a-d) Vista superficial dos oogônios agrupados. (e) Corte transversal com oogônios sésseis e imersos no talo; (f-j) Vista superficial de soros de anterídios. (k, l) Anterídios em corte transversal, sésseis e imersos na camada cortical. **Localidades:** (a-c, e) Penha, PB; (d) Garça Torta, AL; (f) Boa Viagem, PE; (g, i, l) Ilha Grande, RJ; (h, k) Garça Torta, AL; (j) Costa Bela, ES; **Escala:** (a) 1,0 mm; (b) 300 μ m; (c, d) 150 μ m; (e, k, l) 100 μ m; (f, g) 400 μ m; (h, j) 50 μ m.

5.4 Variação Percentual

Os caracteres vegetativos exibiram uma variação percentual média 104,63% maior que os reprodutivos, apresentando uma diferença estatisticamente significativa ($p < 0,001$; Figura 17). A largura dos ramos na porção mediana (BWm) apresentou a maior variação (~400%). Entre os caracteres vegetativos, a largura cortical (CortW) apresentou variação percentual similar aos traços reprodutivos (abaixo de 100%). Os menores índices de variação foram registrados para as dimensões dos anterídios (anthH e antW), com valores inferiores a 60%.

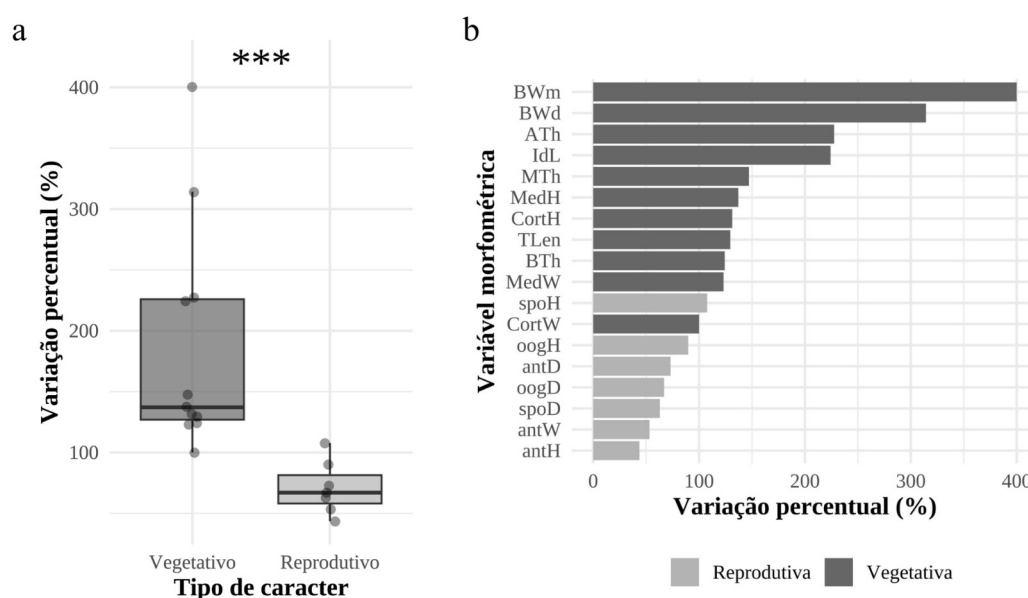


Figura 17. Variação percentual dos caracteres morfométricos em *Spatoglossum*. (a) comparação das médias globais entre as categorias vegetativas e reprodutivas, evidenciando diferença significativa ($p < 0,001$). **(b)** Variação percentual discriminada por variável morfométrica individual.

5.5 Análise de componentes principais

A Análise de Componentes Principais (PCA) revelou um cenário de intensa sobreposição morfológica entre as populações analisadas, indicando que as variáveis vegetativas e anatômicas compartilhadas possuem grande amplitude de variação comum ao longo do litoral brasileiro (Figura 18). Juntos, os dois primeiros eixos acumulam somente 53,6% da variabilidade dos dados (PC1: 31,6% e PC2: 22,0%). Não foi possível delimitar agrupamentos morfométricos exclusivos ou descontínuos para as regiões analisadas. Indivíduos posicionados mais à direita compartilham maiores valores para os caracteres de espessura do talo e dimensões celulares (ATh, MTh, BTh, MedH, MedW, CortH e CortW). Espécimes do Espírito Santo (ES) e de Pernambuco (NOR – F. de Noronha) estão amplamente

distribuídos nesse espectro, mas dividem esse mesmo espaço com representantes da Paraíba (PB) e da Bahia (BA). No PC2, variação é explicada principalmente pelo comprimento e largura dos ramos (TLen, BWm, BWd e IdL), cujos vetores apontam para o quadrante superior esquerdo. A população da Paraíba (PB) reflete bem essa amplitude, estendendo-se verticalmente e sobrepondo-se aos indivíduos da Bahia. A população do Rio de Janeiro (RJ) concentra-se majoritariamente no quadrante inferior esquerdo, caracterizada por valores proporcionalmente menores na maioria das medidas. Contudo, mantém uma forte área de intersecção com indivíduos da Bahia e da Paraíba, além de apresentar um único espécime atípico (*outlier*) (Figura 19) isolado no extremo superior esquerdo, impulsionado por dimensões discrepantes de largura e comprimento interdicotômico (BWd e IdL).

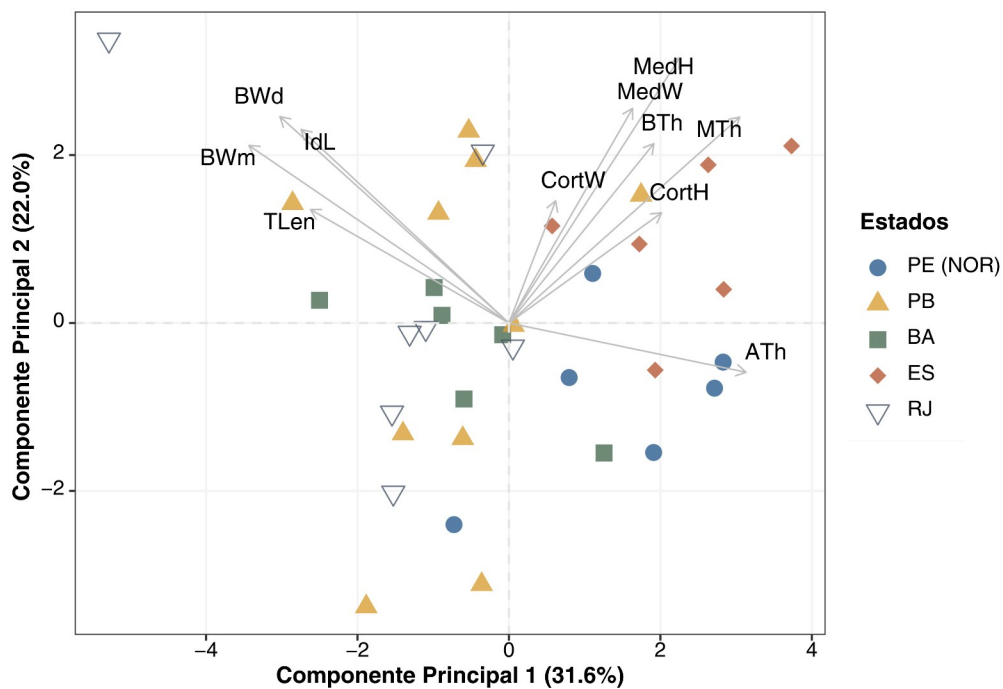


Figura 18. Análise de Componentes Principais (PCA) demonstrando intensa sobreposição morfológica entre as populações analisadas.



Figura 19. Espécime atípico de Angra dos Reis, Rio de Janeiro, isolado no extremo superior esquerdo na PCA, impulsionado por dimensões discrepantes de largura e comprimento interdicotômico (BWd e IdL). **Escala:** 2,0 cm.

6. Discussão

Spatoglossum schroederi foi descrito inicialmente como *Zonaria schroederi* por Agardh (1824) (Figura 20) a partir de amostras coletadas por Marcus Schroeder na “costa do Brasil”, e enviadas pelo naturalista Mertens (1764–1831), como consta na descrição original. Martius (1828), ao descrever material também enviado por Mertens, indica que a alga foi encontrada na costa oriental do Brasil. O mapa da porção oriental do Brasil de Eschwege & Martius (1834) abrange do Rio de Janeiro a Pernambuco, englobando o interior de Minas Gerais e da Bahia. Ao delimitar essa região oriental, Martius destacou acidentes geográficos específicos situados entre o Rio de Janeiro e a Bahia, como os rios Paraíba do Sul, Doce, Jequitinhonha, Pardo e Rio de Contas, além da Serra do Espinhaço (MG/BA) (Martius, 1840-1869). Em contrapartida, estados como São Paulo e Piauí foram integrados às regiões meridional e setentrional do país. A única correspondência de Mertens localizada no acervo de Agardh, datada de 1816, não faz menção a algas brasileiras. Entretanto, em 1853, foi publicada uma correção à tradução francesa da narrativa de viagem do Príncipe de Wied (1782–1867) (que esteve no Brasil entre 1815 e 1817, com obra original alemã de 1820). Esta retificação

apresenta uma lista de algas coletadas em Porto Seguro (BA), identificadas por Mertens, na qual consta *Spatoglossum schroederi*. Tais registros também aparecem em Martius et al. (1833). Portanto, conclui-se que o município de Porto Seguro representa o nível de refinamento mais preciso a ser atribuído à localidade-tipo da espécie.

Quanto ao coletor Marcus Schröder, não há registros detalhados sobre sua passagem pelo Brasil. Supõe-se que não tenha sido um naturalista, mas possivelmente um marinheiro, comerciante ou empregado de Wied, dada a menção frequente de seu nome ao lado do Príncipe em espécimes comunicados por Mertens em Martius et al. (1833). As únicas algas em que Schroeder aparece isoladamente como coletor são *S. schroederi* e variedades de *Sargassum vulgare*, embora todas constem na obra de Wied-Neuwied (1853).

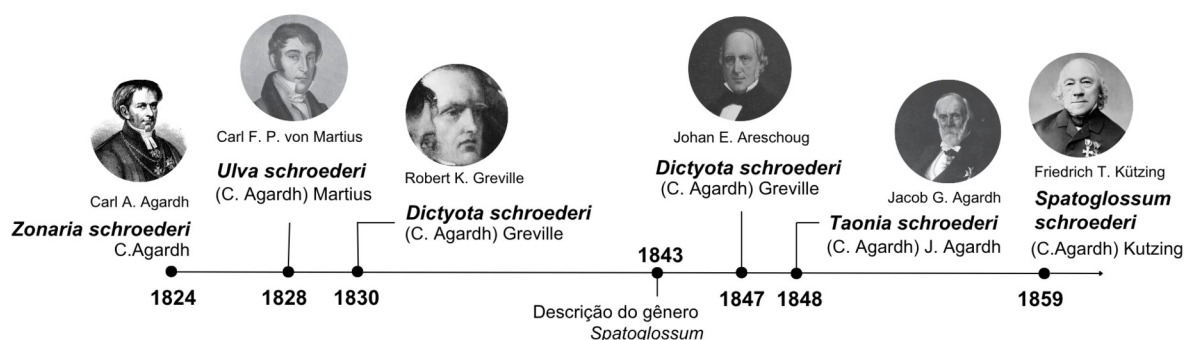


Figura 20. Síntese do histórico taxonômico de *Spatoglossum schroederi*.

Greville (1830) classificou *Zonaria schroederi* como uma espécie de *Dictyota*, o que foi seguido por Areschoug (1847) ao descrever um espécime de Pernambuco (Figura 21a). Areschoug destacou a similaridade com *Dictyota solieri* (= *Spatoglossum solieri*), diferenciando-o pelos segmentos mais estreitos e alongados. Porém, em 1843, Kützing havia proposto o gênero *Spatoglossum* com base em três espécies: *Spatoglossum solieri*, *Spatoglossum guineense* (= *Dictyota guineensis*) e *Spatoglossum flabelliforme*, diferenciando o gênero pelo arranjo alternado das células medulares, critério contestado por J. Agardh devido à sua variabilidade.

Ao incluir *S. schroederi* no gênero em 1859, Kützing baseou-se em amostras de Vera Cruz (México), coletadas por Liebmann (Figura 21b). Agardh (1894) propôs a descrição de *S. areschougii* com base nos materiais descritos por Areschoug e Kützing, argumentando que a forma membranosa de Martius (Figura 1) diferia daquela mais firme e denteada ilustrada por esses autores. Contudo, Collins & Hervey (1917) propuseram a sinonímia ao evidenciar que

espécimes das Bermudas exibiam ambas as formas de talo e os dentes marginais característicos de ambas as espécies, bem como gradações intermediárias.



Figura 21. Espécimes considerados por J. Agardh ao descrever *Spatoglossum areschougii*. (a) Areschoug (1847) (LD48488); (b) Kützinger (1859) (LD48489).

As reconstruções filogenéticas realizadas nesse estudo confirmam que as amostras de *S. schroederi* analisadas integram uma única linhagem ao longo de uma vasta extensão geográfica, do Sudeste ao Nordeste do Brasil, incluindo o arquipélago de Fernando de Noronha. Embora Nauer et al. (2020), ao utilizarem o marcador molecular COI-5P, tenham identificado uma quebra genética entre as regiões Nordeste e Sudeste do Brasil em populações de *Hypnea pseudomusciformis* Nauer, Cassano & Oliveira, associada à barreira histórica da Cadeia Vitória-Trindade, não foi possível detectar uma estruturação semelhante nas sequências obtidas de *S. schroederi*. Os marcadores selecionados neste estudo podem não ter fornecido a resolução suficiente para uma análise intraespecífica, ou as barreiras oceanográficas que limitam outras espécies podem não ser efetivas para *S. schroederi*. A uniformidade genética observada entre as populações continentais e as de Fernando de Noronha sugere alta conectividade ou um evento de colonização insular recente. Esse padrão de ampla distribuição geográfica com baixa ou nula divergência genética possui similaridade com o reportado para certas linhagens de *Lobophora* (Puk et al., 2020), sugerindo um mecanismo de dispersão de longa distância.

Embora Wynne (2022) tenha citado o primeiro registro de *S. asperum* no Oceano Atlântico, esse registro não consta nas bases de dados consultadas (Figura 2). Bittner et al. (2008) geraram uma sequência de *psbA* de *S. asperum* (EU579922) do voucher FRA0088 identificado pelos autores como sendo de Guadalupe, no Caribe. Porém, ao realizar a consulta do material depositado, observa-se que na etiqueta consta Konoluehi (Tanzânia) como local de coleta (Figura 22). Logo, a ocorrência no Atlântico dessa espécie típica do Oceano Índico deve ser reconsiderada.

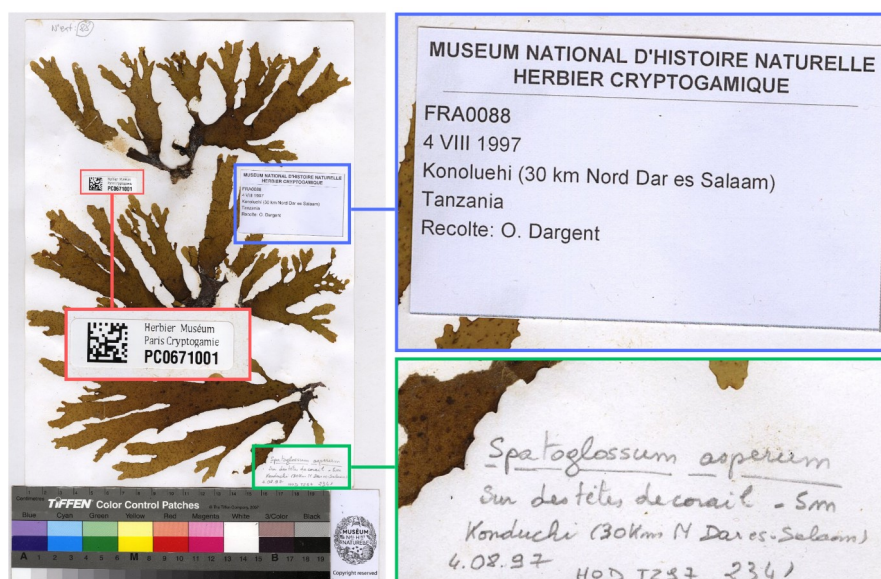


Figura 22. Espécime atribuído por Bittner et al. (2008) como voucher da sequência de *S. asperum* (EU579922) depositada no Genbank.

Essa sequência de *S. asperum* da Tanzânia ter sido alocada no mesmo clado das sequências de *S. schroederi* do Brasil, com apenas um nucleotídeo de diferença, sugere um equívoco de identificação do espécime, ou reforça uma relação muito próxima entre essas espécies de distinção morfológica elusiva. A ampla sobreposição de caracteres vegetativos e conhecimento escasso sobre as estruturas reprodutivas de *S. asperum*, principalmente gametângios, dificulta a delimitação taxonômica clássica. No entanto, o problema taxonômico de *S. asperum* parece ser ainda mais complexo devido às três sequências sob o nome da espécie estarem alocadas cada uma em um clado diferente (Figura 7).

Spatoglossum solieri, a espécie-tipo do gênero, possui somente duas sequências depositadas no Genbank. A única sequência de *psbA*, de Cabo Verde, ter sido alocada no clado de *S. schroederi* sugere também um equívoco de identificação, sendo necessária a geração de

mais sequências da espécie, de preferência da localidade-tipo, em Córsega, no Mar Mediterrâneo. No caso de novas sequências moleculares serem realmente de *S. solieri*, o nome *S. schroederi* deveria prevalecer em função do princípio da prioridade, visto tratar-se da descrição mais antiga. Historicamente, *S. schroederi* e *S. solieri* eram diferenciados principalmente pelo aspecto da margem (lisa ou denteada) e outras características morfológicas externas, como proliferações raras ou ausentes em *S. solieri* (De Toni, 1895). Price et al. (1978) sugeriram a conspecificidade entre *S. solieri* e *S. schroederi* pois essas características são muito variáveis e não permitem distinguir de fato as espécies. A distinção se tornou mais robusta quando Lluch et al. (2004) descreveram os oogônios de *S. solieri* sinalizando a presença de 1-2(3) células pedicelares, anterídios também pedicelados e esporângios com célula latero-basal (porém de difícil visualização). Embora Ouriques (1997) tenha ilustrado oogônios com uma célula pedicelar, não foi possível visualizar células basais em nenhuma das estruturas reprodutivas de *S. schroederi* neste estudo.

Vieira et al (2022) indicam um alto grau de endemismo do gênero *Lobophora* na Polinésia Francesa, especificamente resultante de colonizações antigas via Indo-Pacífico Central e subsequente isolamento. As sequências de *Spatoglossum* sp. Agrupadas no clado de *S. schroederi* sugere que a percepção de um fluxo gênico interrompido (fechamento do istmo do Panamá) pode estar sendo obscurecida por uma baixa resolução do marcador utilizado, visto que sequências de *cox3* separam com altos níveis de suporte espécimes de *Spatoglossum* do Nordeste do Brasil e da Polinésia Francesa (L. B. Mamedio, comunicação pessoal, 3 de Dezembro de 2025). No entanto, a distinção clara entre as sequências da Polinésia e do Atlântico em relação ao Índico sugere que o marcador possui alguma resolução.

A distinção molecular entre *S. schroederi* e *S. crassum* reflete o isolamento antigo entre essas espécies, o que corrobora resultados documentados sobre o Indo-Pacífico ter sido o centro de diversidade global para a ordem Dictyotales: com a abertura do Oceano Atlântico e o fechamento do Mar de Tétis, linhagens adaptadas a águas quentes dispersaram-se para as Américas (Vieira et al., 2021). Muitas dessas linhagens mantiveram seu nicho térmico original, o que facilitou sua fixação no Nordeste brasileiro, onde as temperaturas (~28–30°C) são estáveis e similares às condições ancestrais. A linhagem tropical teria desenvolvido um limite térmico elevado, diferente das espécies temperadas como *S. crassum*, que mostra senescência em temperaturas acima de 20°C (Hwang et al., 2004b). Vitales et al. (2019) investigaram a filogeografia (*cox1* e *rbcL-rbcS*) do complexo de espécies *Dictyota fasciola* (Roth)

J.V.Lamouroux e *D. mediterranea* (Schiffner) G. Furnari na zona de transição entre o Atlântico Leste e o Mediterrâneo, e demonstraram que populações do Atlântico se mostraram muito mais homogêneas do que as populações do Mediterrâneo (populações ancestrais), refletindo uma colonização em que as linhagens ainda não tiveram tempo de acumular diversidade nucleotídica significativa. Os autores destacam a baixa variabilidade genética encontrada no Atlântico, apesar da grande distância entre os locais de amostragem, sugerindo um efeito fundador recente ou um gargalo populacional severo durante a expansão para o Atlântico (Vitales et al., 2019).

As análises morfométricas apresentaram resultados que se alinham aos dados disponíveis na literatura sobre a espécie no Brasil. Contudo, foi possível observar uma amplitude maior quanto a largura dos ramos (0,4 – 7,2 cm); até então, a maior largura (5,0 cm) havia sido documentada por Rodrigues (2015) na dicotomia de espécimes de Alagoas. Com isso, *S. schroederi* apresenta variação semelhante a *S. solieri* e *S. asperum* quanto a essa característica (Tabela 5). Um dos caracteres diagnósticos de *S. crassum* de Japão e Coreia do Sul são os ramos estreitos (0.6 – 2.0 cm) (Tanaka, 1991; Hwang et al., 2004b). No entanto, Sadeghi et al., (2020) realizaram a confirmação molecular (*rbcL* e *psbA*) da espécie nas Ilhas de Larak (Irã) e descreveram ramos com até 8,0 cm de largura em *S. crassum*, refletindo a alta plasticidade fenotípica em *Spatoglossum*, como observado em *S. schroederi* (este estudo). Tronholm et al. (2010) demonstraram que, em *Dictyota*, medidas como largura do talo e comprimento das interdicotomias são altamente plásticas e não devem ser usadas isoladamente para delimitação de espécies. Esse padrão parece se aplicar a *Spatoglossum*: a grande variação nas dimensões dos ramos parece não refletir diversidade genética, mas sim uma resposta plástica. Isso corrobora com a maior variação percentual observada nos caracteres morfométricos vegetativos de *S. schroederi*. Porém, a largura das células corticais apresentou variação próxima às estruturas reprodutivas (<100%) nos espécimes analisados. As células corticais de *S. schroederi* são mais largas (até 53 µm) e atingem maiores alturas (até 70 µm) do que em *S. crassum* (até 36 µm) (Hwang et al., 2004b).

A maior espessura da base conhecida para *S. schroederi* era de 467 µm (Crispino, 2000), identificada em espécimes do Espírito Santo. Neste estudo, um espécime de Tambaú (PB) apresentou 600 µm de espessura na porção basal, demonstrando que a espécie pode atingir espessuras de talo tão altas como observadas em *S. crassum* (Tanaka, 1991). Vieira et al., (2020) demonstraram que em *Lobophora* a espessura do talo e o número de camadas podem

ser bons caracteres diagnósticos em algumas espécies. Em *D. dichotoma*, a a variação no número de camadas pode depender da disponibilidade de nutrientes Hörnig et al. (1992). Embora a estrutura da medula em *Dictyota* seja um caráter importante para diferenciar grandes grupos de espécies, pode induzir ao erro porque duplicações raras e locais de células medulares podem ocorrer nas partes basais de muitas espécies (Tronholm et al., 2010).

Embora os esporângios dos espécimes analisados neste estudo tenham variado de 60 a 113 µm (IC95 82–85) de diâmetro, Sansón et al. (2002) citaram esporângios de *S. schroederi* nas Ilhas Canárias com 204 µm de diâmetro e Aisha et al. (2010) com 466–607 µm no Paquistão. É necessário que seja realizada a revisão dessas identificações. No entanto, as dimensões dos esporângios não parecem bons diagnósticos devido à alta sobreposição dos valores entre as espécies. Apesar disso, os esporângios de *S. crassum* tendem a ser mais altos do que os esporângios de *S. schroederi*, *S. solieri* e *S. asperum* (Tabela 6).

A nervura rudimentar na porção basal já foi observada em *S. solieri* e *S. crassum*. De acordo com Hwang et al. (2004a, b), a nervura rudimentar em *S. crassum* origina-se da camada cortical, diferente de *Dictyopteris*, onde a célula gerada pela divisão periclinal da célula cortical passa pelo alargamento longitudinal e divide-se transversalmente. O resultado desse processo em *Dictyopteris* é que o arranjo das células da medula se torna muito irregular, contrastando com o arranjo regular observado na porção basal de *Spatoglossum*. Logo, a morfogênese da nervura basal é um critério melhor para distinguir os dois gêneros do que a simples presença ou ausência de uma nervura (Hwang. et al., 2004b).

Na costa do Brasil, foram identificados três ecótipos de *H. pseudomusciformis* (Nauer et al., 2020). Essa variação ocorre em níveis genéticos, morfológicos e fisiológicos, correlacionando-se com as diferentes zonas da costa brasileira: a Zona Tropical, a Zona de Transição e a Zona Subtropical, onde as algas apresentaram diferenças visíveis em tamanho e forma dependendo do local. Tronholm et al. (2010) enfatizaram a elevada plasticidade fenotípica em *Dictyota dichotoma*, com morfotipos distintos coexistindo no mesmo habitat. Os autores observaram que a transição entre talos largos e quase filamentosos ocorre de forma contínua, criando intermediários que tornam qualquer distinção intraespecífica altamente arbitrária. Essa ampla sobreposição de caracteres morfométricos entre as espécies demonstra que a morfologia, isoladamente, é insuficiente para a diagnose de espécimes menos típicos, sendo imprescindível a integração de dados moleculares para uma identificação taxonômica segura. A variação morfológica em *S. schroederi*, por ter apresentado alta sobreposição entre

as localidades, não seria determinada por isolamento geográfico, mas sim por fatores intrínsecos ou respostas plásticas a microambientes específicos, como respostas a fatores ecológicos localizados, podendo ainda representar diferentes estágios de desenvolvimento.

Pouco se sabe sobre o desenvolvimento em espécies de *Spatoglossum*. No único estudo encontrado sobre o tema, Hwang et al. (2004b) descreveram a temperatura da água como o principal fator regulador da fenologia de *S. crassum* na Coreia do Sul. Segundo os autores, o ciclo é anual, com crescimento macroscópico iniciado durante o resfriamento na faixa de 15–18°C, desacelerando em períodos abaixo de 10°C e atingindo o auge vegetativo e reprodutivo (30–40 cm) com o retorno térmico aos 15–18°C, enquanto valores superiores a 20°C induzem senescência imediata e rápida perda de biomassa. Durante o pico do verão (agosto a setembro), quando a água é mais quente, a espécie não existe como talo adulto macroscópico, mas sobrevive como germinantes microscópicos ou esporos nas rochas sombreadas (Hwang et al., 2004b). Os espécimes de menor tamanho de *S. schroederi* identificados neste trabalho podem corresponder a indivíduos jovens em crescimento (quando inteiros), ou senescentes que passaram por danos mecânicos causados por predação e/ou outros fatores de estresse.

A influência do hidrodinamismo na arquitetura das macroalgas é evidenciada por Stewart e Carpenter (2003), cujo estudo com *Dictyopteris undulata* e *Zonaria farlowii* confirmam que a divergência morfológica entre populações de habitats expostos e protegidos das ondas é reflexo da plasticidade fenotípica. Por meio de experimentos manipulativos, os autores demonstraram que ambientes de baixa energia hidrodinâmica induzem a expansão lateral das lâminas, e estabeleceram o fluxo hídrico como o principal modulador das variações morfológicas observadas.

As proliferações em zonas de injúria, registradas em *S. schroederi* (Figura 12) e *S. asperum* (Kyaw, 2012), sugerem um mecanismo de resiliência morfológica. Nesses casos, o tecido lesionado retorna ao estado meristemático, favorecendo a regeneração após danos mecânicos (Ex.: por herbivoria), sugerindo que a fragmentação desencadeia sinalizações fisiológicas que reativam a divisão celular em tecidos previamente diferenciados (Alstyne, 1989). Tanaka et al. (2017) demonstraram que a perda ou isolamento da célula apical em *Dictyota dichotoma* gera a diferenciação de células epidérmicas em novas células iniciais apicais, demonstrando um mecanismo de dominância apical em que a sinalização da região superior inibe brotamentos laterais até que haja o dano. Diferentemente de *D. dichotoma*, fragmentos de *D. kunthii* tendem a perder turgidez, descolorir e deteriorar; contudo, a espécie

produz plântulas superficiais que garantem a propagação vegetativa (Bulboa et al., 2025). O presente estudo também registrou em *S. schroederi* a ocorrência de plântulas, caracterizadas pela continuidade histológica entre as camadas medulares da proliferação e ramo principal e com rizoides na base, indicando função como propágulos vegetativos.

A variação da presença ou ausência de dentes na margem em *S. schroederi*, além das formas gradativas, com dentes abundantes ou escassos, ou ainda de margem lisa nos ramos principais e denteada na proliferação, pode estar associada ao estágio de desenvolvimento do talo e das proliferações. Nesse sentido, hipotetiza-se que a margem denteada seja um caráter ontogenético transitório, mais abundante em indivíduos jovens ou proliferações recentes, tendendo à margem lisa conforme o ramo se expande e amadurece, porém, estudos futuros de cultivo são necessários para confirmar essa transição morfológica. A presença de células meristemáticas no ápice dos dentes marginais também aponta que estes sejam a origem de novos ramos ou proliferações.

7. Conclusões

O presente estudo analisou a identidade taxonômica de *Spatoglossum schroederi* na costa brasileira, onde foi validada a hipótese nula (H0) de que os espécimes analisados pertencem a uma única espécie. As análises de Máxima Verossimilhança demonstraram que as populações amostradas integram um clado único e com altos valores de suporte em ambos os marcadores plastidiais utilizados (*psaA* e *psbA*). Além disso, a ausência de estruturação filogenética interna nesse clado indica a ausência de divergência genética significativa em nível populacional, contrariando as suspeitas prévias de descontinuidade genética ao longo dessa extensão costeira. Porém, destaca-se a necessidade do uso de marcadores moleculares de maior resolução para investigar possíveis processos de estruturação ainda não identificados. Do ponto de vista morfológico, a caracterização morfométrica revela uma acentuada plasticidade fenotípica que ocorre independentemente da uniformidade genética evidenciada, justificando as dificuldades taxonômicas históricas baseadas exclusivamente em caracteres vegetativos. Por fim, os dados moleculares gerados trazem discussões taxonômicas de relevância global para a ordem Dictyotales. A quase total identidade entre as sequências de *S. schroederi* obtidas neste estudo e a sequência de *S. asperum* da Tanzânia, associada ao fato de que as sequências de *S. asperum* disponíveis no GenBank se distribuíram em clados distintos, evidencia a necessidade de revisão taxonômica. Da mesma forma, a proximidade genética e a identidade de sequências

encontradas em relação a *S. solieri* e a espécimes da região do Caribe e Polinésia Francesa reforçam a urgência de estudos filogenéticos globais para reavaliar os limites e a real distribuição geográfica das espécies de *Spatoglossum*. Além disso, a clara separação molecular encontrada entre *S. schroederi* e *S. crassum* reflete o isolamento antigo devido ao fechamento do Mar de Tétis. Em suma, este trabalho estabelece as primeiras sequências moleculares de referência para *Spatoglossum schroederi* na sua área de ocorrência típica, comprova a identidade monotípica e altamente plástica da espécie na costa brasileira e fornece uma base sólida para futuros estudos biogeográficos, evolutivos e de conservação das macroalgas pardas no Atlântico Ocidental.

8. Referências

- Agardh, C. A. *Systema algarum*. Lundae: Literis Berlingianis, 1824. p. [i]-xxxvii, [1]-312.
- Agardh, J. G. *Analecta algologica, observationes de speciebus algarum minus cognitae earumque dispositione. Continuatio I. Lunds Universitets ÅrsSkrift, Andra Afdelningen*, v. 29, n. 9, p. 1-144, 2 pl., 1894.
- Aisha, K.; Shameel, M.; Imran, M. Taxonomy of the genus *Spatoglossum* (Dictyophyceae, Phaeophycota) in the coastal waters of Karachi. *Pakistan Journal of Marine Sciences*, v. 19, p. 33-44, 2010.
- Aragay, J.; Vitales, D.; Gómez Garreta, A.; Ribera Siguan, M. A.; Steen, F.; De Clerck, O.; Garnatje, T.; Rull Lluch, J. Phenological and molecular studies on the introduced seaweed *Dictyota cyanoloma* (Dictyotales, Phaeophyceae) along the Mediterranean coast of the Iberian Peninsula. *Mediterranean Marine Science*, v. 17, n. 3, p. 766–776, 2016.
- Areschoug, J. E. *Iconographia phycologica seu phycearum novarum et rariorum icones atque descriptiones*. Göteborg, 1847. p. 1-6, pl. I-X.
- Beebee, T.; Rowe, G. *An introduction to molecular ecology*. 2. ed. New York: Oxford University Press, 2008.
- Bittner, L.; Payri, C. E.; Couloux, A.; Cruaud, C.; De Reviers, B.; Rousseau, F. Molecular phylogeny of the Dictyotales and their position within the Phaeophyceae, based on nuclear, plastid and mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 49, n. 1, p. 211–226, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.06.018>.

- Bringloe, T. T.; Starko, S.; Wade, R. M.; Vieira, C.; Kawai, H.; De Clerck, O.; Verbruggen, H. Phylogeny and Evolution of the Brown Algae. *Critical Reviews in Plant Sciences*, v. 39, n. 4, p. 281–321, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/07352689.2020.1787679> .
- Bulboa, C.; Contreras-Porcia, L.; Remonsellez, J. P.; Mora, C.; Gomez, K.; Godoy, N.; Agurto, C.; Rogel, C. Vegetative Propagation of *Dictyota kunthii* (Dictyotales, Phaeophyceae) Through Thallus Fragmentation and Ligulae: Potential Alternatives for Cultivation. *Plants*, v. 14, n. 21, p. 3387, 2025. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/plants14213387> .
- Collins, F. S.; Hervey, A. B. The algae of Bermuda. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, v. 53, p. 1-195, 6 pl., 1917.
- Crispino, Lilian Mós Blois. *Feofíceas do litoral do Espírito Santo*. 2000. 193 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2000.
- Darling, J. A.; Carlton, J. T. A Framework for Understanding Marine Cosmopolitanism in the Anthropocene. *Frontiers in Marine Science*, v. 5, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00293> .
- De Clerck, O.; Guiry, M.; Leliaert, F.; Samyn, Y.; Verbruggen, H. Algal Taxonomy: A Road to Nowhere? *Journal of Phycology*, v. 49, p. 215–225, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/jpy.12020> .
- De Clerck, O.; Leliaert, F.; Verbruggen, H.; Lane, C. E.; De Paula, J. C.; Payo, D. A.; Coppejans, E. A revised classification of the Dictyoteae (Dictyotales, Phaeophyceae) based on rbcL and 26s ribosomal DNA sequence analyses. *Journal of Phycology*, v. 42, p. 1271-1288, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00279.x>
- De Paula, J.; Vallim, M.; Teixeira, V. What are and where are the bioactive terpenoids metabolites from Dictyotaceae (Phaeophyceae). *Revista Brasileira de Farmacognosia*, v. 21, p. 216–228, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S0102-695X2011005000079>.
- De Toni, G. B. *Sylloge algarum omnium hucusque cognitarum*. Vol. 3, Fucoideae. Patavii: Sumptibus auctoris, 1895.
- Eschwege, W. L.; Martius, C. F. P. *Karte von Ost-Brasilien*. Munich, 1834.

- Gomes, C. A.; Yoneshigue-Valentim, Y.; Maurat, M. C. S.; Mitchell, G. J. P. Feofíceas do litoral norte do Estado do Espírito Santo. *Ínsula*, Florianópolis, n. 19, p. 143-168, 1989.
- Greville, R. K. *Algae britannicae*, or descriptions of the marine and other inarticulated plants of the British islands, belonging to the order Algae; with plates illustrative of the genera. Edinburgh & London: McLachlan & Stewart; Baldwin & Cradock, 1830. p. [i]-lxxxviii, [1]-218, pl. 1-19.
- Guiry, M. D.; Guiry, G. M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, University of Galway, 2026. Disponível em: <https://www.algaebase.org>. Acesso em: 2 fev. 2026.
- Hoang, D. T.; Chernomor, O.; Von Haeseler, A.; Minh, B. Q.; Vinh, L. S. UFBoot2: Improving the Ultrafast Bootstrap Approximation. *Molecular Biology and Evolution*, v. 35, n. 2, p. 518–522, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/molbev/msx281>.
- Hörnig, I.; Gren, R.; Schnetter, R.; de Lara-Isassi, G.; Gilbert, W. J. New results on the taxonomy of *Dictyota dichotoma* (Phaeophyceae) in the Mediterranean Sea. *Nordic Journal of Botany*, v. 12, n. 5, p. 587-596, 1992.
- Hwang, I. K.; Kim, H. S.; Lee, W. J. Confirmation on taxonomic status of *Spatoglossum pacificum* Yendo (Dictyotaceae, Phaeophyceae) based on morphology and plastid protein-coding genes. *Algae*, v. 19, p. 161–170, 2004a. Disponível em: <https://doi.org/10.4490/ALGAE.2004.19.3.161>.
- Hwang, I. K.; Kim, H. S.; Lee, W. J. Morphological characteristics of *Spatoglossum crassum* Tanaka (Dictyotaceae, Dictyotales), new to Korea. *Algae*, v. 19, p. 191–198, 2004b. Disponível em: <https://doi.org/10.4490/ALGAE.2004.19.3.191>.
- Joly, A. B. Contribuição ao conhecimento da flora ficológica marinha da Baía de Santos e Arredores. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo*, Botânica, n. 14, p. 3-199, 1957.
- Joly, A. B. Flora marinha do litoral norte do estado de São Paulo e regiões circunvizinhas. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo*, Botânica, n. 21, p. 5-393, 1965.
- Kalyaanamoorthy, S.; Minh, B. Q.; Wong, T. K. F.; Von Haeseler, A.; Jermini, L. S. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods*, v. 14, p. 587–589, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nmeth.4285>.
- Kassambara, A. *rstatix: Pipe-friendly framework for basic statistical tests*. 2025. R package version 0.7.3. Disponível em: <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.rstatix>.

- Kawai, H.; Hanyuda, T.; Draisma, S. G. A.; Müller, D. G. Molecular phylogeny of *Discosporangium mesarthrocarpum* (Phaeophyceae) with a reinstatement of the order Discosporangiales. *Journal of Phycology*, v. 43, n. 1, p. 186–194, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00308.x>.
- Kawai, H.; Hanyuda, T.; Draisma, S. G.; Wilce, R. T.; Andersen, R. A. Molecular phylogeny of two unusual brown algae, *Phaeostrophion irregulare* and *Platysiphon glacialis*, proposal of the Stschapoviales ord. nov. and Platysiphonaceae fam. nov., and a re-examination of divergence times for brown algal orders. *Journal of Phycology*, v. 51, n. 5, p. 918–928, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/jpy.12332>.
- Kawai, H.; Terada, R.; Hanyuda, T. Molecular phylogeny of *Punctaria mageshimensis* reveals evidence for its transfer to *Spatoglossum* as *S. mageshimense* (Dictyotales, Phaeophyceae). *Phycological Research*, v. 68, p. 117–124, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/pre.12417>.
- Kumar, S.; Stecher, G.; Suleski, M.; Sanderford, M.; Sharma, S.; Tamura, K. MEGA12: Molecular evolutionary genetics analysis version 12 for adaptive and green computing. *Molecular Biology and Evolution*, v. 41, n. 12, p. msae263, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/molbev/msae263>.
- Kützing, F. T. *Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange*. Leipzig: F.A. Brockhaus, 1843. p. [part 1]: [i]-xxxii, [1]-142, [part 2:] 143–458, pl. 1–80.
- Kützing, F. T. *Tabulae phycologicae; oder, Abbildungen der Tange*. Nordhausen: Gedruckt auf kosten des Verfassers, 1859. v. IX, p. i–vii, 1–42, 100 pl.
- Kyaw, S.; Soe-Htun, U. The morphology and distribution of *Spatoglossum asperum* J. Agardh from Myanmar. *Mawlamyine University Research Journal*, v. 2, n. 1, p. 1–9, 2012.
- Lewis, S.; Kensley, B. Notes on the ecology and behaviour of *Pseudamphithoides incurvaria* (Just) (Crustacea, Amphipoda, Ampithoidae). *Journal of Natural History*, v. 16, p. 267–274, 1982.
- Lluch, J.; Ribera, A.; Garreta, A. New data on the reproductive structures of *Spatoglossum solieri* (Dictyotales, Phaeophyceae). *Botanica Marina*, v. 47, p. 281–286, 2004. Disponível em: <https://doi.org/10.1515/BOT.2004.033>.
- Lopes, A. S. *Estudos taxonômicos dos representantes da ordem Dictyotales (Phaeophyta) da praia de Serrambi – município de Ipojuca (Estado de Pernambuco – Brasil)*. 1993.

- Dissertação (Mestrado em Botânica) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 1993.
- Lopes-Filho, E. A. P.; Salgueiro, F.; Nascimento, S. M.; Gauna, M. C.; Parodi, E. R.; Campos De Paula, J. Molecular evidence of the presence of *Dictyota dichotoma* (Dictyotales: Phaeophyceae) in Argentina based on sequences from mtDNA and cpDNA and a discussion of its possible origin. *New Zealand Journal of Botany*, v. 55, p. 293-305, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/0028825X.2017.1326387>.
- Martius, C. F. P. von. *Icones plantarum cryptogamicarum quas in itinere annis mdcccxvii-mdcccxx per Brasiliam jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae regis augustissimi instituto collegit et descripsit Carol. Frideric. Philip. Monachii* [Munich]: impensis auctoris, 1828. p. fasc. 1: 1-30, pl. 1-14.
- Martius, C. F. P. von. Tabulae physiognomicae. Brasiliae regiones iconibus expressas descripsit deque vegetatione illius terrae uberius. In: MARTIUS, C. F. P. VON; EICHLER, A. W.; URBAN, I. (ed.). *Flora brasiliensis*. Monacchi et Lipsiae: R. Oldenbourg, 1840-1869. v. 1, pars 1.
- Martius, C. F. P. von; Eschweiler, F. G.; Nees von Esenbeck, C. G. D. *Flora brasiliensis, seu, enumeratio plantarum in Brasilia: Tam sua sponte quam accedente cultura provenientium*. Sumptibus J. G. Cottae, 1833. v. 1, pars 1.
- Nassar, C. A.; Pedrini, A. G.; Nunes, J. M. C. Características Gerais das algas pardas. In: PEDRINI, Alexandre Gusmão (ed.). *Macroalgas (Ocrófitas multicelulares) marinhas do Brasil*. Rio de Janeiro: Technical Books Editora, 2013. p. 35-52. (Série Flora Marinha do Brasil, v. 3).
- Nauer, F.; Naves, M.; Plastino, E. M.; Cassano, V.; Oliveira, M. C. Ecotypes of *Hypnea pseudomusciformis* revealed by physiological, morphological, and molecular data. *Journal of Applied Phycology*, v. 32, p. 4399–4409, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02267-x>.
- Ni-Ni-Win; Hanyuda, T.; Arai, S.; Uchimura, M.; Prathep, A.; Draisma, S. G. A.; Phang, S. M.; Abbott, I. A.; Millar, A. J. K.; Kawai, H. A taxonomic study of the genus *Padina* (Dictyotales, Phaeophyceae) including the descriptions of four new species from Japan, Hawaii, and the Andaman Sea. *Journal of Phycology*, v. 47, n. 5, p. 1193–1209, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.01054.x>.

- Nunes, J. M. C. *Flora ficológica marinha bentônica do estado da Bahia, Brasil*. 1999. Tese (Doutorado em Ciências) – Universidade de São Paulo, São Paulo, 1999.
- Oliveira Filho, E. C. de. *Algas marinhas bentônicas do Brasil*. 1977. Tese (Livre Docência) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1977. p. 1-406.
- Ouriques, L. C. *Feofíceas do litoral do Estado de Santa Catarina*. 1997. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 1997.
- Price, J. H.; John, D. M.; Lawson, G. W. *Seaweeds of the western coast of tropical Africa and adjacent islands: II. Phaeophyta*. London: British Museum (Natural History), 1978.
- Puk, L. D.; Vieira, C.; Roff, G.; Rebentisch, J.; Placer, Re.; Hariam, S. Cryptic diversity in the macroalgal genus *Lobophora*. *Marine Biology*, v. 167, p. 188, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03802-x>.
- R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2025. Disponível em: <https://www.r-project.org/>.
- Rambaut, A. *FigTree*. Version 1.4.4. Edinburgh: University of Edinburgh, 2018. Computer software.
- Rodrigues, S. *Estudos dos representantes da ordem Dictyotales no litoral do Estado de Alagoas*. 2015. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2015.
- Sadeghi, M.; Fakheri, B. A.; Sohrabipour, J.; Bagheri, A.; Samsampour, D. Confirming the presence of two brown algae as new records in the Persian Gulf. *Iranian Journal of Fisheries Sciences*, v. 19, n. 5, p. 2560–2572, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.22092/ijfs.2020.122495>.
- Sansón, M.; Reyes, J.; Afonso-Carrillo, J.; Muñoz, E. Sublittoral and deep-water red and brown algae new from the Canary Islands. *Botanica Marina*, v. 45, p. 35-49, 2002. Disponível em: <https://doi.org/10.1515/BOT.2002.005>.
- Schultz, N.; Lane, C.; Gall, L.; Gey, D.; Bigney, A.; Reviers, B.; Rousseau, F.; Schneider, C. A barcode analysis of the genus *Lobophora* (Dictyotales, Phaeophyceae) in the western Atlantic Ocean with four novel species and the epitypification of *L. variegata* (J.V. Lamouroux) E.C. Oliveira. *European Journal of Phycology*, v. 50, p. 481–500, 2015.
- Silberfeld, T.; Bittner, L.; Fernández-García, C.; Cruaud, C.; Rousseau, F.; Reviers, B.; Leliaert, F.; Payri, C.; Clerck, O. Species Diversity, Phylogeny and Large Scale

- Biogeographic Patterns of the Genus *Padina* (Phaeophyceae, Dictyotales). *Journal of Phycology*, v. 49, p. 130–142, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/jpy.12027>.
- Silberfeld, T.; Leigh, J. W.; Verbruggen, H.; Cruaud, C.; De Reviers, B.; Rousseau, F. A multi-locus time-calibrated phylogeny of the brown algae (Heterokonta, Ochrophyta, Phaeophyceae): Investigating the evolutionary nature of the “brown algal crown radiation.” *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 56, n. 2, p. 659–674, 2010.
- Spalding, M. D.; Fox, H. E.; Allen, G. R.; Davidson, n.; Ferdaña, Za.; Finlayson, M.; Halpern, Bs.; Jorge, Ma.; Lombardi, A.; Lourie, Sa.; Martin, Kd.; Mcmanus, E.; Molnar, J.; Recchia, Ca.; Robertson, J. Marine ecoregions of the world. *BioScience*, v. 57, p. 573–583, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.1641/B570707>.
- Stewart, H. L.; Carpenter, R. C. The effects of morphology and water flow on photosynthesis of marine macroalgae. *Ecology*, v. 84, p. 2999–3012, 2003. Disponível em: <https://doi.org/10.1890/02-0092>.
- Sun, Z.; Hanyuda, T.; Lim, P. E.; Tanaka, J.; Gurgel, C. F. D.; Kawai, H. Taxonomic revision of the genus *Lobophora* (Dictyotales, Phaeophyceae) based on morphological evidence and analyses rbcL and cox3 gene sequences. *Phycologia*, v. 51, n. 5, p. 500–512, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.2216/11-85.1>.
- Széchy, M. T. M. *Feofíceas do litoral norte do estado do Rio de Janeiro, Brasil*. 1986. 366 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 1986.
- Széchy, M. T. M.; Cordeiro-Marinho, M. Feofíceas do litoral norte do estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Hoehnea*, v. 18, p. 205–241, 1991.
- Tanaka, A.; Hoshino, Y.; Nagasato, C.; Motomura, T. Branch regeneration induced by sever damage in the brown alga *Dictyota dichotoma* (dictyotales, phaeophyceae). *Protoplasma*, v. 254, n. 3, p. 1341–1351, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00709-016-1025-4>.
- Tanaka, J. A new species of *Spatoglossum* from Japan. *Phycologia*, v. 30, n. 6, p. 574–581, 1991. Disponível em: <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-30-6-574.1>.
- Tronholm, A.; Steen, F.; Tyberghein, L.; Leliaert, F.; Verbruggen, H.; Ribera Siguan, Ma.; De Clerck, O. Species delimitation, taxonomy, and biogeography of *Dictyota* in Europe. *Journal of Phycology*, v. 46, p. 1301–1321, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2010.00908.x>.

- Tronholm, A.; Leliaert, F.; Sansón, M.; Afonso-Carrillo, J.; Tyberghein, L.; Verbruggen, H.; De Clerck, O. Contrasting Geographical Distributions as a Result of Thermal Tolerance and Long-Distance Dispersal in Two Allegedly Widespread Tropical Brown Algae. *PLOS ONE*, v. 7, n. 1, p. e30813, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030813>.
- Van Alstyne, K. L. Adventitious branching as a herbivore-induced defense. *Marine Ecology Progress Series*, v. 56, p. 169–176, 1989. Disponível em: <https://doi.org/10.3354/meps056169>.
- Vitales, D.; Aragay, J.; Garnatje, T.; Gómez Garreta, A.; Rull Lluch, J. Phylogeography of *Dictyota fasciola* and *Dictyota mediterranea* (Dictyotales, Phaeophyceae): unexpected patterns on the Atlantic-Mediterranean marine transition and taxonomic implications. *PeerJ*, v. 7, p. e6916, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.7717/peerj.6916>.
- Vieira, C.; Camacho, O.; Wynne, M.; Mattio, L.; Anderson, R.; Bolton, J.; Sansón, M.; D'hondt, S.; Leliaert, F.; Fredericq, S.; Payri, C.; Clerck, O. Shedding new light on old algae: Matching names and sequences in the brown algal genus *Lobophora* (Dictyotales, Phaeophyceae). *Taxon*, v. 65, p. 689–707, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.12705/654.1>.
- Vieira, C.; Camacho, O.; Sun, Z.; Fredericq, S.; Leliaert, F.; Payri, C.; De Clerck, O. Historical biogeography of the highly diverse brown seaweed *Lobophora* (Dictyotales, Phaeophyceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 110, p. 81–92, 2017.
- Vieira, C.; D'hondt, S.; De Clerck, O.; Payri, C. E. Taxonomy of *Spatoglossum* from the western Atlantic. *Journal of Phycology*, v. 56, n. 3, p. 569–583, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/jpy.12986>.
- Vieira, C.; De Clerck, O.; De Ramon N'Yeurt, A.; Costa, S.; D'hondt, S.; Kawai, H.; Reviers, B.; Rousseau, F.; Payri, C. E. Diversity, systematics and biogeography of French Polynesian *Lobophora*. *European Journal of Phycology*, v. 58, n. 2, p. 226–253, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/09670262.2022.2092216>.
- Vieira, C.; Steen, F.; D'hondt, S.; Costa, S.; Couloux, A.; Cruaud, C.; De Reviers, B.; Rousseau, F.; Leliaert, F.; Payri, C.; De Clerck, O. Global biogeography and diversification of brown seaweeds. *Journal of Biogeography*, v. 48, n. 4, p. 703–715, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/jbi.14047>.

- Wied-Neuwied, Maximilian Alexander Philipp, Prinz von. *Brésil: Quelques corrections indispensables à la traduction française de la description d'un voyage au Brésil par le Prince Maximilien de Wied-Neuwied*. Frankfurt am Main: Heinrich Ludwig Brönnner, 1853.
- Wong, T. K. F.; Ly-Trong, N.; Ren, H.; Demotte, P.; Baños, H.; Roger, Aj.; Susko, E.; Bielow, C.; De Maio, N.; Goldman, N.; Hahn, Mw.; Dos Reis, M.; Vinh, Ls.; Huttley, G.; Lanfear, R.; Minh, Bq. IQ-TREE 3: phylogenomic inference software using complex evolutionary models. *Molecular Biology and Evolution*, v. 43, n. 5, p. msag117, 2026. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/molbev/msag117>.
- Wynne, M. J. Checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical Western Atlantic: fifth revision. *Nova Hedwigia Beiheft*, v. 153, p. [1]-180, 2022.
- Yoneshigue-Braga, Y. Flora marinha bentônica da Baía de Guanabara e cercanias: II - Phaeophyta. *Publicações do Instituto de Pesquisas da Marinha*, Rio de Janeiro, n. 45, p. 1-31, 1970.
- Yoon, H. S.; Hackett, J. D.; Pinto, G.; Bhattacharya, D. The single, ancient origin of chromist plastids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 99, n. 24, p. 15507-15512, 2002. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.242379899>.