UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO – UNIRIO

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE - CCS

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS – IBIO

PROGRAMA DE PÓS – GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS – PPGBIO

Amanda Cunha de Souza Coração

Estratégias de defesa contra herbivoria em duas espécies de rodófitas calcificadas, *Dichotomaria marginata* (J.Ellis & Solander) Lamarck e *Arthrocardia variabilis* (Harvey) Weber-van Bosse

Rio de Janeiro

2025

Amanda Cunha de Souza Coração

Estratégias de defesa contra herbivoria em duas espécies de rodófitas calcificadas, *Dichotomaria marginata* (J.Ellis & Solander) Lamarck e *Arthrocardia variabilis* (Harvey) Weber-van Bosse

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas

Orientador: Dr. Joel Campos de Paula

Coorientadora: Dra. Valéria Laneuville Teixeira

Rio de Janeiro

2025

Catalogação informatizada pelo(a) autor(a)

C Cunha de Souza Coração, Amanda
Estratégias de defesa contra herbivoria em duas espécies de rodófitas calcificadas, Dichotomaria marginata (J.Ellis & Solander) Lamarck e Arthrocardia variabilis (Harvey) Weber-van Bosse / Amanda Cunha de Souza Coração. -- Rio de Janeiro : UNIRIO, 2025.
148

Orientador: Joel Campos de Paula.
Coorientador: Valéria Laneuville Teixeira.
Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2025.

1. Ecologia de Macroalgas. 2. Algas Calcificadas. 3. Herbivoria. I. Campos de Paula, Joel , orient. II. Laneuville Teixeira, Valéria, coorient. III. Título.

Amanda Cunha de Souza Coração

ESTRATÉGIAS DE DEFESA CONTRA HERBIVORIA EM DUAS ESPÉCIES DE RODÓFITAS CALCIFICADAS, Dichotomaria marginata (J.Ellis & Solander) Lamarck **E** Arthrocardia variabilis (Harvey) Weber-van Bosse

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical) da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, como requisito para obtenção do título de Doutora em Ciências Biológicas.

Aprovada em 31 de julho de 2025.

Banca Examinadora

Documento assinado digitalmente
gov.br
Joel Campos de Paula
Data: 19/09/2025 16:28:06-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Dr(a). Joel Campos de Paula (Orientador)
(Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro/UNIRIO)

Documento assinado digitalmente
gov.br
RAQUEL DE ALMEIDA FERRANDO NEVES
Data: 19/09/2025 16:39:47-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Dr(a). Raquel de Almeida Ferrando Neves
(Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro/UNIRIO)

Documento assinado digitalmente
gov.br
SILVIA MATTOS NASCIMENTO
Data: 19/09/2025 17:39:16-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Dr(a). Silvia Mattos Nascimento
(Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro/UNIRIO)

Documento assinado digitalmente
gov.br
DIANA NEGRAO CAVALCANTI
Data: 19/09/2025 18:39:14-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Dr(a). Diana Negrão Cavalcanti
(Universidade Federal Fluminense/UFF)

Documento assinado digitalmente
gov.br
PAULO CESAR DE PAIVA
Data: 22/09/2025 15:53:14-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Dr(a). Paulo Cesar de Paiva
(Universidade Federal do Rio de Janeiro/UFRJ)

Dedico este trabalho a todas as mulheres que me antecederam, caminharam ao meu lado ou virão depois de mim. Suas vozes, ações e descobertas tornaram possível chegar até aqui e seguir adiante, sempre abrindo espaço para muitas outras.

AGRADECIMENTOS

Uma das coisas que mais prezo na minha vida é a capacidade de reconhecer e retribuir. Este sentimento tem enorme potência, e não seria justo celebrar a finalização deste trabalho sem expressar minha profunda gratidão. Em primeiro lugar, eu não concluiria este ciclo sem o amparo da minha família: minha mãe Maria de Fátima, meu pai Luiz Armando, e minhas irmãs Maria Eduarda e Gabriela. Dentre todas as experiências vividas ao longo do doutorado, eles estiveram ao meu lado o tempo todo, permitindo que eu mantivesse o foco no que mais importante neste momento: minha formação profissional. A eles, dedico a minha vida.

Também não poderia deixar de mencionar dois mestres que foram decisivos na minha trajetória e que me inspiram continuamente a valorizar o conhecimento: o Professor Joel Campos de Paula e a Professora Valéria Laneuville Teixeira. Meu primeiro contato com a pesquisa, ainda na graduação, foi graças a uma oportunidade concedida pelo Prof. Joel no Laboratório de Biologia e Taxonomia de Algas. Desde então, foi ali que me desenvolvi e amadureci intelectualmente. O LABIOTAL se tornou meu lar acadêmico, e serei eternamente grata por fazer parte deste espaço e por contar com a orientação do Prof. Joel desde o início da minha jornada profissional em 2014. Por outro lado, foi essencial para o meu crescimento profissional e pessoal ter uma referência feminina, e é exatamente isso que a Professora Valéria representa. O acolhimento, os conselhos sobre a vida científica, a força admirável, a abertura de caminhos que eu nem imaginava possíveis, e a amizade que cultivo com carinho e respeito. Eu sou profundamente grata por tê-los comigo neste percurso e ao final dele.

Uma das maiores dádivas que este doutorado e a convivência no laboratório me proporcionaram foi o grupo mais leal e inspirador que já conheci na minha vida acadêmica. Por isso, preciso destacar essas mulheres incríveis: Ana Lannes, Jenifer Santana e Amanda Chyaromont. Para além do companheirismo enquanto pós-graduandas e co-orientadas, elas me apoiaram em desafios pessoais que jamais imaginei enfrentar, me apoiaram em várias conversas, suportaram meus momentos difíceis, toparam as saídas de campos malucas (inclusive em outra cidade), e tornaram os meus dias de trabalho mais leves, especialmente

nas nossas conversas na hora do almoço e no herbário. Quero que saibam que este trabalho não seria o mesmo sem o auxílio de vocês e que vocês têm morada permanente no meu coração.

A definição do projeto de doutorado envolvendo algas vermelhas calcificadas, ecologia marinha e produtos naturais surgiu de uma paixão por este grupo, e ao longo do caminho, rendeu valiosas colaborações científicas. Agradeço especialmente às mulheres que me impulsionaram, muitas vezes sem perceber, a crescer e ocupar espaços: Dra. Sandra Zorat, Dra. Juliana Barreto, Dra. Eliane Marinho Soriano, e Dra. Raquel Neves. Também sou imensamente grata às minhas amigas Clarissa Naveira, Agatha Moreira, Fernanda Oliveira, e Lauriza pela constância e apoio emocional para não enlouquecer durante o doutorado. Todas vocês são exemplos de cientistas e pessoas inspiradoras.

Agradeço ao Laboratório de Fitoquímica e Farmacognosia e à Central Analítica do Departamento de Produtos Naturais e Alimentos da UFRJ pela realização das análises químicas. Expresso ainda minha gratidão à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) pela concessão da bolsa Doutorado Nota 10, da qual me orgulho, e à UNIRIO pelo financiamento das saídas de campo e diárias que possibilitaram a apresentação dos resultados desta tese em diversos eventos científicos. Por fim, agradeço à banca avaliadora pela leitura atenta e contribuições.

"*In the end, we will conserve only what we love; we will love only what we understand; and we will understand only what we are taught*"

Baba Dioum (1968)

RESUMO

Macroalgas vermelhas calcificadas, o grupo mais diverso de algas biomineralizadoras, desempenham papéis ecológicos essenciais nos ambientes bentônicos, onde a herbivoria é uma pressão seletiva importante. Esta tese investigou as estratégias de defesa estrutural e química de duas macroalgas vermelhas calcificadas *Dichotomaria marginata* (fracamente calcificada) e *Arthrocardia variabilis* (fortemente calcificada) contra a herbivoria. O primeiro capítulo apresentou uma revisão sistemática e bibliométrica sobre a ecologia de macroalgas calcificadas no contexto de interações mediadas quimicamente, com dados coletados em seis bases científicas e analisados sob o protocolo PRISMA e o programa IRAMUTEq. O segundo capítulo apresentou a análise química dos extratos brutos em diclorometano das duas espécies e a discussão acerca dos experimentos de herbivoria com os extratos e os talos descalcificados de *A. varibilis* contra o caranguejo *Pachygrapsus transversus*. As redes moleculares indicaram presença de substâncias fenólicas, fitoesteróis e terpenóides, embora *D. marginata* tenha apresentado maior diversidade química e redução significativa do consumo pelo caranguejo. *Arthrocardia variabilis* apresentou efeito anti-herbivoria em quantidades elevadas de extrato e maior consumo quando descalcificadas, evidenciando a importância da defesa estrutural. Os resultados demonstraram que as defesas estrutural e química podem atuar de forma sinérgica nas macroalgas vermelhas calcificadas, variando em função do grau de calcificação. Assim, a espécie altamente calcificada dependendo primariamente do $CaCO_3$ e menos de metabólitos para proteção, enquanto a espécie menos calcificada dependendo principalmente da diversidade e abundância de metabólitos. Por fim, a tese apresenta um jogo didático desenvolvido, envolvendo organismos bentônicos, distúrbios ambientais e possíveis ações de mitigação, conectando a pesquisa científica à educação e à divulgação científica, e aborda a contribuição de mulheres para o desenvolvimento da ficologia no Brasil em artigo anexado.

Palavras-chave: Algas Calcárias, Interação Ecológica, Calcificação, Mulheres na Ciência.

ABSTRACT

Calcified red macroalgae, the most diverse group of biomineralizing algae, play essential ecological roles in benthic environments, where herbivory is an important selective pressure. This thesis investigated the structural and chemical defense strategies of two calcified red macroalgae, *Dichotomaria marginata* (weakly calcified) and *Arthrocardia variabilis* (highly calcified), against herbivory. The first chapter presented a systematic and bibliometric review on the ecology of calcified macroalgae in the context of chemically mediated interactions, with data collected from six scientific databases and analyzed following the PRISMA protocol and IRAMUTEq software. The second chapter presented the chemical analysis of crude dichloromethane extracts of both species and discussed the herbivory experiments using the extracts and the decalcified thalli of *A. variabilis* against the crab *Pachygrapsus transversus*. Molecular networks indicated the presence of phenolic substances, phytosterols, and terpenoids, although *D. marginata* showed greater chemical diversity and a significant reduction in crab consumption. *Arthrocardia variabilis* exhibited anti-herbivory effects only at high extract concentrations and showed higher consumption when decalcified, highlighting the importance of structural defense. The results demonstrated that structural and chemical defenses can act synergistically in calcified red macroalgae, varying according to the degree of calcification. Thus, the highly calcified species relies primarily on $CaCO_3$ and less on metabolites for protection, whereas the weakly calcified species depends mainly on the diversity and abundance of metabolites. Finally, the thesis presented an educational game developed involving benthic organisms, environmental disturbances, and possible mitigation actions, connecting scientific research with education and science outreach and addressed the contribution of women to the development of phycology in Brazil in an attached article.

Key-words: Calcareous Algae, Ecological Interaction, Calcification, Women in Science

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL **13**

CAPÍTULO I: How the Ecology of Calcified Red Macroalgae is Investigated under a Chemical Approach? A Systematic Review and Bibliometric Study **23**

CAPÍTULO II: Chemical and structural deterrence to herbivory in two Rhodophyta species with distinct calcification **68**

ABSTRACT **70**

INTRODUCTION **71**

MATERIALS AND METHODS **74**
CHEMICAL EXTRACTION 74
GRADUAL DECALCIFICATION OF *Arthrocardia varibilis* THALLI 75
HERBIVORY ASSAYS 75

RESULTS AND DISCUSSION **77**
CHEMICAL PROFILE OF *Dichotomaria marginata* AND *Arthrocardia variabilis* 77
HERBIVORY EXPERIMENTS 83

CONCLUSION **88**

BIBLIOGRAPHIC REFERENCES **89**

SUPPLEMENTARY MATERIAL **101**

CAPÍTULO III: Mina Marinha: Uma ferramenta lúdica para educação sobre ecossistemas costeiros **102**

INTRODUÇÃO **102**

MATERIAIS E MÉTODOS **104**

APLICAÇÃO **105**

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS **106**

CONCLUSÃO GERAL **108**

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS **111**

ANEXO I: Mulheres ao mar: seis décadas de contribuições de pesquisadoras brasileiras na construção do conhecimento sobre macroalgas marinhas **123**

RESUMO **123**

INTRODUÇÃO **124**

MATERIAIS E MÉTODOS **126**

RESULTADOS E DISCUSSÃO **127**
Porcentagem de homens e mulheres: geral, por região federativa e área de atuação 127
Mulheres associadas a programas de Pós-Graduação e na formação de novos pesquisadores 130

Relação do avanço nas políticas femininas no Brasil e presença das mulheres na academia científica 131
Pioneiras na ficologia marinha brasileira 133
Outras ficólogas notáveis e suas contribuições para a ficologia marinha 136
As mulheres no cultivo comercial de macroalgas e a relação com o empoderamento feminino 138
CONCLUSÃO **139**
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS **140**

INTRODUÇÃO GERAL

A biomineralização de carbonato de cálcio ($CaCO_3$) é uma estratégia encontrada em diferentes linhagens de macroalgas marinhas, como Phaeophyceae, Ulvophyceae e, principalmente, Florideophyceae (Hofmann e Bischof, 2014). Dentre essas, as rodófitas calcificadas destacam-se pela sua diversidade morfológica, ampla distribuição geográfica e relevância ecológica. Essas apresentam talo com uma coloração rosada ou avermelhada com frondes articuladas/geniculadas ou frondes não articuladas/não-geniculadas (Johansen, 1981). Neste filo, ao menos três subclasses apresentam a biomineralização de carbonato de cálcio: Corallinophycidae (Corallinales, Corallinapetrales, Hapalidales, Rhodogorgonales e Sporolithales), Nemaliophycidae (Nemaliales) e Rhodymeniophycidae (Nemastomatales, Peyssonneliales) (Guiry e Guiry, 2025).

O processo de calcificação envolve diferentes formas de mineralização de $CaCO_3$ (calcita, aragonita, dolomita), em diferentes ordens e ocorre em distintas áreas no talo (Nelson, 2009; Nash *et al.*, 2019). Por exemplo, Nemaliales e Nemastomatales depositam aragonita, enquanto as espécies de Corallinales apresentam uma alta proporção de calcita de magnésio em sua superfície celular e intercelular (Johnson *et al.*, 2014). Ao discutir sobre algas calcárias, Corallinales é a ordem mais referenciada devido ao seu grande número de espécies (cerca de 764) e à presença de calcificação em todas elas (Littler, 1976; Guiry e Guiry, 2025).

A calcificação na ordem Corallinales é um processo mediado por matriz orgânica, onde o $CaCO_3$ é precipitado nas paredes celulares de forma extracelular, em um ambiente quimicamente controlado pelas atividades fisiológicas da alga, como fotossíntese e transporte de íons (Borowitzka, 1989; McCoy *et al.*, 2023). Cristais de calcita são primeiramente formados na lamela média e, posteriormente, nas paredes celulares primária e secundária, com orientação e densidade que variam conforme a idade do tecido e a espécie (Nash *et al.*, 2019). Essa deposição ocorre de maneira mais ativa nas camadas meristemáticas superficiais, indicando que o crescimento e a calcificação estão intimamente associados à atividade metabólica (Lewis e Diaz-Pulido, 2017; McCoy *et al.*, 2023). Desta forma, a taxa

de calcificação é mais elevada nas regiões mais jovens do talo, onde ocorrem divisão celular ativa e maior densidade de cloroplastos. Nesses locais, o aumento do pH extracelular resultante da fotossíntese favorece a nucleação e o crescimento de cristais de $CaCO_3$ (McCoy *et al.*, 2023). Apesar de serem as áreas mais ativamente envolvidas na calcificação, essas porções ainda possuem menos depósito total de biomineral. À medida que envelhecem, as células acumulam sucessivas camadas de cristais, tornando os tecidos mais antigos estruturalmente mais densos, rígidos e resistentes (Nash *et al.*, 2019; McCoy *et al.*, 2023).

A rigidez estrutural conferida pelo processo de calcificação é uma das vantagens deste tipo de talo, que, embora represente um custo energético elevado e diminuição da sua flexibilidade, oferece diversos benefícios com o aumento da resistência à abrasão, proteção contra herbivoria, maior estabilidade hidrodinâmica e papel estrutural em ambientes costeiros (Littler, 1976; Foster *et al.*, 1977; Smith *et al.*, 2012). Estima-se que cerca de 5 a 6% das macroalgas marinhas adotem essa estratégia de calcificação (Smith *et al.*, 2012). No entanto, a resistência dessas estruturas calcificadas é influenciada por sua composição mineralógica, especialmente pela presença de íons magnésio (Mg^{2+}) substituindo cálcio (Ca^{2+}) na estrutura. A calcita com alto teor de magnésio, comum em muitas rodófitas calcificadas, é o polimorfo de carbonato de cálcio mais solúvel em água do mar, tornando-se especialmente vulnerável em cenários de acidificação oceânica (Hofmann e Bischof, 2014).

Em contraste, formas de $CaCO_3$ como aragonita e dolomita são relativamente mais estáveis. Estudos recentes mostram que a deposição intracelular de dolomita ($CaMg(CO_3)_2$), em espécies como *Porolithon onkodes* (Heydrich) Foslie confere maior resistência à dissolução, mesmo em condições de pCO_2 elevado (~700 ppm), quando comparadas a algas ricas em Mg-calcita (Nash *et al.*, 2012). Essa estabilidade parece estar associada à menor porosidade da estrutura dolomítica e à sua menor reatividade química. Assim, a vulnerabilidade das rodófitas calcificadas à acidificação marinha depende não apenas da taxa de calcificação ou do teor de carbonato, mas também da natureza mineralógica da biomineralização envolvida.

Componentes essenciais em ecossistemas de regiões entre-marés e recifais, as macroalgas vermelhas calcificadas atuam como produtores primários, substratos para a colonização e abrigo para organismos em costões rochosos, além de estruturarem e

protegerem os recifes contra a erosão (McCook *et al.*, 2001; Nelson, 2009). Além disto, são cruciais em ciclos biogeoquímicos do carbono, pois são uma fonte importante de absorção de carbono nos oceanos (Van der Heijden e Kamenos, 2015; Cornwall *et al.*, 2023). Essas algas têm uma distribuição global, com maior abundância em ambientes tropicais e subtropicais, ocorrendo ao longo da zona eufótica (Nelson, 2009). Littler (1976) correlacionou a abundância de macroalgas calcárias nessas áreas com a concentração de carbonato de cálcio dissolvido na água do mar, temperatura e pressão parcial de dióxido de carbono. No entanto, essa correlação permanece incerta devido a exceções, como massivos bancos de algas coralináceas crostosas em águas subpolares (Hofmann e Bischof, 2014). Por todos esses motivos, existe uma ampla variedade de tipos de estudos ecológicos sobre algas calcárias vermelhas.

Embora o uso consolidado de morfologia, ciclo de vida e habitat seja fundamental para compreender a ecologia de macroalgas marinhas, diversos estudos têm se concentrado em compreender interações mediadas quimicamente envolvendo macroalgas (Whittaker e Feeny, 1971; McClintock e Baker, 2001). Além disso, os metabolitos secundários podem ter contribuído para a ocorrência de macroalgas em locais com alta diversidade de herbívoros, como em ambientes tropicais (Hay *et al.*, 1994; Amsler, 2008). Até o momento, estudos químicos em Rhodophyta revelaram a capacidade de sintetizar uma variedade de classes estruturais químicas, como terpenos, esteroides, policetídeos, polifenóis e acetogeninas (Maschek e Baker, 2008). No entanto, o que diferencia esses organismos das outras linhagens de macroalgas é a grande produção de compostos halogenados, compreendendo cerca de 90% dos metabólitos conhecidos contendo bromo e cloro (Maschek e Baker, 2008).

Algumas das substâncias descritas para macroalgas vermelhas calcificadas possuem propriedades ecológicas (ex., anti-incrustante, inibição da formação de biofilme, repelência de moluscos bivalves e efeito ictiotóxico) e propriedades biotecnológicas (antiviral, antitumoral, antifúngico, anti-inflamatório) (Manilal *et al.*, 2010; Blunt *et al.*, 2010; Teixeira, 2013). Embora haja uma grande quantidade de informações disponíveis sobre a química das algas vermelhas, há pouca informação na literatura sobre os metabólitos secundários e as atividades biológicas de macroalgas vermelhas calcificadas em comparação com algas verdes calcificadas (Ohsawa *et al.*, 2001; Martins *et al.*, 2012; Boopathy e Kathiresan, 2013).

Grande parte das pesquisas feitas a fim de discutir estratégias defesa física e química de algas calcificadas tiveram como foco clorofíceas calcificadas, especificamente, espécies do gênero *Halimeda*, com a predação como a principal interação ecológica nos ambientes tropicais (Hay, 1984; Schupp e Paul, 1994; Hay *et al.*, 1994; Hay, 1996). Paul e Hay (1986), estudaram macroalgas vermelhas e pardas, calcificadas ou não e avaliaram a atividade anti-herbivoria de diversas espécies. Este trabalho pioneiro levantou as hipóteses de que as defesas morfológicas podem não ser o bastante para defender a espécie em áreas de herbivoria intensa (e.g., ambientes tropicais), evidenciando a necessidade de uma suplementação com metabólitos secundários para uma defesa efetiva. Assim, a diversidade de herbívoros no habitat e adaptação de herbívoros para alimentar-se de organismos calcáreos (e.g., pH alcalino do estômago), pode ter selecionado espécies de macroalgas calcificadas com defesas químicas (Paul e Hay, 1986). Por outro lado, a mesma hipótese pode supor que herbívoros com partes bucais fracas podem ser tolerantes às defesas químicas e então, ter selecionado o processo de calcificação (Paul e Hay, 1986; Martone *et al.*, 2021). Desta forma, ambas as suposições favorecem a ideia de sinergia das defesas química e física de algas calcificadas para o sucesso evolutivo destas espécies.

A calcificação, além de estruturalmente reforçar o talo, pode dificultar a alimentação de herbívoros com mandíbulas menos adaptadas, funcionando como uma barreira mecânica (Littler, 1976; Padilla, 1989). Estudos sugerem que a presença de carbonato de cálcio, principalmente em formações densas e organizadas, reduz a palatabilidade da alga e oferece resistência ao dano físico (Hay *et al.*, 1994; Martone *et al.*, 2021). Entretanto, há evidências de que essa defesa isolada pode ser insuficiente frente a herbívoros especializados, como certos equinodermos (*Strongylocentrotus purpuratus* Stimpson 1857) ou peixes (*Siganus spinus* Linnaeus, 1758, *Ctenochaetus striatus* Quoy & Gaimard, 1825, e *Naso lituratus* Forster, 1801), que apresentam adaptações morfológicas e fisiológicas capazes de contornar essa barreira, como mandíbulas resistentes ou pH estomacal alcalino (Paul e Hay, 1986; Schupp e Paul, 1994; Martone *et al.*, 2021).

Experimentos recentes demonstram que a simples presença de carbonato de cálcio não necessariamente impede a herbivoria. Martone *et al.* (2021) mostraram que a remoção parcial de $CaCO_3$ do talo de algumas rodófitas articuladas, como *Corallina vancouveriensis* Yendo e *C. officinalis var. chilensis* (Decaisne) Kützing, não aumentou significativamente o consumo por ouriços-do-mar, enquanto em *Calliarthron tuberculosum* (Postels &

Ruprecht) E. Y. Dawson esse efeito foi evidente apenas após grandes reduções no conteúdo de carbonato. Esses resultados apontam que a morfologia do talo, e não apenas o grau de calcificação, pode ser um fator crítico na resistência à herbivoria. Diante deste cenário, os metabólitos secundários surgem como defesa adicional que podem ter evoluído como mecanismos de defesa induzida ou constitutiva, especialmente em regiões onde a competição e a pressão por consumo são elevadas (Hay, 1996; Amsler, 2008).

Além disso, um argumento frequentemente utilizado para justificar a baixa preferência por algas calcificadas seria seu suposto baixo valor nutricional, devido à alta proporção de componentes não nutritivos como o $CaCO_3$. No entanto, análises recentes contestam essa premissa. Haberman e Martone (2023) demonstraram que, embora algas calcificadas tenham menor valor calórico por unidade de massa seca em comparação com algas corticadas, os valores por unidade de volume, que são mais relevantes biologicamente, considerando o modo de alimentação dos herbívoros, são semelhantes ou até superiores em algumas espécies calcificadas. Isso implica que a dissuasão por herbívoros pode não estar relacionada ao valor calórico, mas sim a fatores como dureza estrutural, defesas químicas e digestibilidade.

No caso de *Halimeda*, por exemplo, estudos demonstraram que a tolerância à herbivoria pode ser altamente dependente de condições ambientais, como luz e nutrientes, que modulam o crescimento compensatório e a produção de segmentos após o dano (Castro-Sanguino *et al.*, 2017). Esses resultados sugerem que a capacidade de resposta a danos causados por herbívoros é plástica e mediada por fatores externos, como a disponibilidade de recursos, a estação do ano e o microhabitat ocupado pela alga, sendo maior, por exemplo, em ambientes com maior disponibilidade de nutrientes ou em estações mais quentes.

Em referência as algas calcárias vermelhas, foi observado atividade anti-incrustação em algas crostosas pela descamação da superfície do talo, sendo considerada uma defesa física (Villas Bôas e Figueiredo, 2004). Já para algas calcárias articuladas vermelhas e verdes, grande parte dos trabalhos utilizam a quantidade de carbonato de cálcio para discutir estratégia de defesa física (Padilla, 1989; Hay *et al.*, 1994). Apesar de haver espécies de rodófitas com volumoso conhecimento acerca dos metabólitos secundários, são escassos na literatura os trabalhos que buscam entender os processos de defesa química e física, sendo estes e seu possível sinergismo inconclusivos e não são detalhados quanto a herbivoria.

Assim, questões ecológicas sobre os papéis funcionais das rodófitas calcificadas nos costões rochosos não são compreendidos de forma adequada, gerando uma lacuna de informações sobre a atuação destas algas nas interações planta-herbívoro.

Uma das espécies-alvo deste estudo, *Dichotomaria marginata* (J. Ellis & Solander) Lamarck (Fig. 1), é uma alga vermelha calcificada da ordem Nemaliales e família Galaxauraceae, que apresenta ampla distribuição latitudinal (e.g., Brasil, México, Estados Unidos, Continente Asiático e Africano), mas limitado conhecimento acerca de seu perfil metabólico (Guiry e Guiry, 2025). A espécie apresenta um talo corticado, multiaxial e deposição de carbonato de cálcio entre a medula filamentosa e córtex pigmentado externo, com ramificações dicotômicas planas, bordas espessadas e medula filamentosa, características típicas do gênero *Dichotomaria*, o qual foi restaurado a partir da revisão do complexo *Galaxaura marginata* com base em dados genéticos e filogenéticos (Huisman *et al.*, 2004). Desta forma, *D. marginata* foi inicialmente descrita com o nome *Corallina marginata* J.Ellis & Solanderem e depois como *Galaxaura marginata* (Ellis & Solander) J.V.Lamouroux em 1816. Os talos podem atingir até 15 cm de comprimento e apresentam calcificação por aragonita predominantemente intercelular, variando entre 76% e 84% de cristais detectados (Ribeiro e Yokoya, 2023).

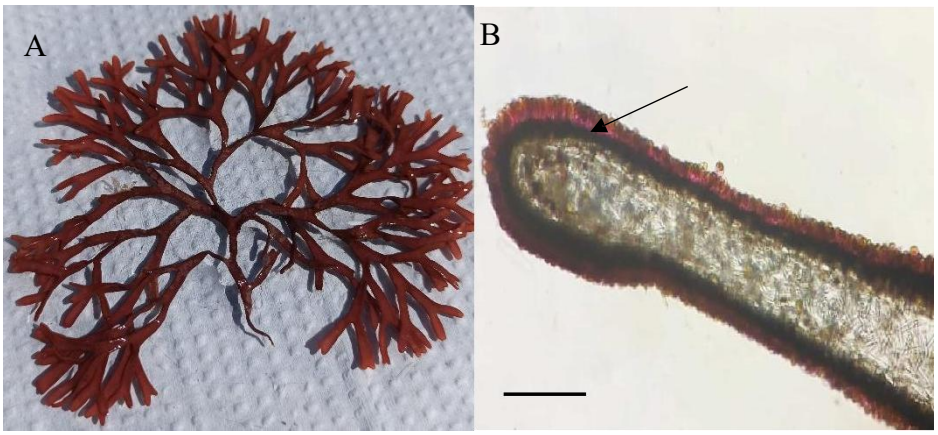


Figura 1: Fotografias autorais do (A) hábito da espécie *Dichotomaria marginata*, (B) corte transversal do talo exemplificando córtex e medula com seta indicando camada de calcificação. Barra de escala: 200 µm

Dichotomaria marginata ocorre em ambientes tropicais e subtropicais, colonizando substratos consolidados em costões rochosos e recifes de coral de águas rasas. No Brasil, é frequentemente registrada em regiões como Ubatuba (SP) e no litoral nordeste. Estudos

experimentais recentes demonstraram que a espécie responde negativamente a condições extremas de acidificação oceânica e aumento de temperatura, com redução significativa nas taxas de calcificação, crescimento e fotossíntese sob 1000 ppm de CO_2 e 30 °C (Ribeiro e Yokoya, 2023). Apesar disso, sua fisiologia foi mantida por meio de assimilação de nitrogênio e acúmulo de proteínas solúveis e carbono orgânico, indicando um certo grau de plasticidade bioquímica (Ribeiro e Yokoya, 2023). Além disso, os polissacarídeos sulfatados, como xilomananas e xilanas, presentes nesta macroalga apresentaram alta capacidade de adsorção de metais traço e poluentes emergentes, atuando como bioindicadores de contaminação marinha, sendo identificados cerca de 38 substâncias, incluindo fármacos, plastificantes e surfactantes (Garcia *et al.*, 2020).

Com relação às atividades associadas aos seus metabólitos secundários, a espécie possui registro de atividades neurotóxica com frações polares (Rozas e Freitas, 2008); antioxidante em ensaios de branqueamento de β-caroteno (Martins *et al.*, 2012); antibiótica contra *Vibrio* spp. (Liao *et al.*, 2003); antitumoral através de ensaios com derivados oxigenados de desmosterol (Sheu *et al.*, 1997); anti-inflamatória (Rozas e Freitas, 2007). Substâncias como o diterpeno fitol, um produto da degradação da clorofila, e demosterol, um esteróide encontrado comumente em algas vermelhas já foram registradas como produzidas por esta espécie (Garcia *et al.*, 2020). Além destes, os alcanos triacontane e icosano, os esteróides epicolesterol e ergosterol, os ácidos graxos palmitoleico, oleico, palmítico, mirístico, o éster etil palmitato, a lactona sesquiterpênica loliolida, entre outros, são substâncias identificadas em extratos hexânicos de *D. marginata* através da Cromatografia em fase gasosa acoplada a espectometria de massas (Ferreira *et al.*, 2012; Garcia *et al.*, 2020). Vázquez *et al.* (2011) estudaram outra espécie do gênero, a *Dichotomaria obtusata* (J.Ellis & Solander) Lamarck, e revelou a presença de substâncias lactônicas, triterpenos, esteróides, carboidratos, fenóis, taninos e polissacarídeos.

Diferente de *Dichotomaria marginata, Arthrocardia variabilis* (Harvey) Weber-van Bosse é a segunda espécie-alvo do projeto e apresenta alta precipitação de carbonato de cálcio em seu talo (Fig. 2). *Arthrocardia varibilis* é caracterizada por apresentar talos articulados composto por segmentos rígidos (intergenículo) intercalado por articulações não calcificadas (genículos), os quais permitem flexibilidade em ambientes de alta energia hidrodinâmica. Além disto, seu crescimento multiaxial forma uma camada medular e cortical compactadas e ambas fortemente calcificadas. Esta espécie tem a sua localidade tipo no

município de Cabo Frio – RJ, restrita ao Oceano Atlântico Ocidental e já foi denominada *Amphiroa variabilis* Harvey. Além disso, atualmente é a única espécie do gênero *Arthrocardia* com ocorrência na costa brasileira de acordo com a plataforma Flora do Brasil (2025) e *Algaebase* (Guiry e Guiry, 2025), apesar do registro de ocorrência de *Arthrocardia gardneri* Manza (sinonimizada como *Arthrocardia flabellata* (Kützing) Manza no momento presente) na Baía de Todos os Santos (Arantes *et al.*, 1995). Cabe ressaltar que o gênero *Arthrocardia* é considerado morfologicamente diverso e filogeneticamente complexo, apresentando necessidade de revisões taxonômicas baseadas em marcadores moleculares, como demonstrado pelo estudo pioneiro com barcoding do gene COI de gêneros de algas calcárias que identificaram diversas espécies crípticas na África do Sul (Kogame *et al.*, 2017).

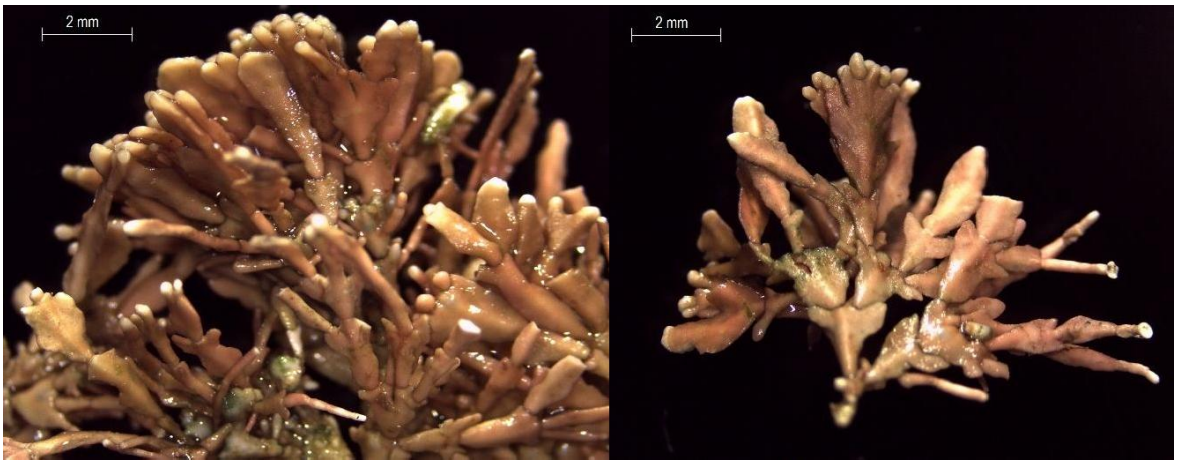


Figura 2: Hábito da espécie *Arthrocardia variabilis*.

Como demais coralináceas geniculadas, espécies do gênero *Arthrocardia* contribuem para a estrutura tridimensional dos ambientes bentônicos e para a oferta de substrato secundário para recrutas de invertebrados e outras algas, além de exercer papel importante na deposição de carbonato em ambientes tropicais e subtropicais (Johansen, 1971; Kundal, 2011). Com relação às atividades biológicas associadas ao perfil químico, *A. varibilis* não apresenta literatura publicada até o momento sobre seu perfil químico. Outra espécie do mesmo gênero apresenta atividade biológica como é o caso de *Arthrocardia carinata* (Kützing) H. W. Johansen que inibiu o crescimento de culturas de bactérias gram-positivas (Vlachos *et al.*, 1997). Além disso, espécies da mesma família Corallinaceae como a *Jania rubens* (Linnaeus) J.V.Lamouroux apresentou atividades bactericida, antifúngica, citotóxica

e anti-incrustante contra *Perna perna* Linnaeus, 1758 já relatadas (Awad, 2004; Medeiros *et al.*, 2007; Ali *et al.*, 2011). Assim, pressupõem-se que *A. variabilis*, uma alga nativa, possa ter um grande potencial biotecnológico e ecológico que ainda não foi investigado.

Do ponto de vista fisiológico, algas calcárias têm sido utilizadas em experimentos de acidificação oceânica, sendo consideradas um modelo relevante para avaliar os impactos de mudanças climáticas em macroalgas calcificadas. Estudos experimentais com *Arthrocardia corymbosa* (Lamarck) Decaisne procuraram investigar como as flutuações diurnas de pH interagem com os efeitos da acidificações oceânica e observaram redução de 62 % na taxa de crescimento desta macroalga em um valor de pH estático e reduzido, e a amplificação da redução da taxa de crescimento para 98% quando consideradas as flutuações de pH que ocorrem rotineiramente no local (Cornwall *et al.*, 2013; Roleda *et al.*, 2015). Tais resultados sugerem que esta espécie apresenta uma fisiologia sensível às mudanças de pH, o que a torna particularmente relevante para estudos sobre acidificação e mudanças climáticas em ecossistemas costeiros (Cornwall *et al.*, 2013; McGraw *et al.*, 2010)

Macroalgas vermelhas calcificadas representam um grupo de grande relevância ecológica e ambiental em ecossistemas marinhos tropicais e subtropicais, especialmente em costões rochosos e recifes rasos. Visto esta importância ecológica, faz-se necessário tornar acessível o conhecimento acadêmico produzido nesta tese para públicos não especializados, promovendo o diálogo com a sociedade e mantendo o rigor científico (Castro & Costa 2011; Massarani et al., 2022). Além de conectar a ciência com a socidade, a divulgação científica permite o desenvolvimento do pensamento crítico sobre importantes tópicos ambientais como acontece com a Ciência Océanica, a qual faz parte de iniciativas para o desenvolvimento sustentável coordenadas pela UNESCO (UNESCO, 2020).

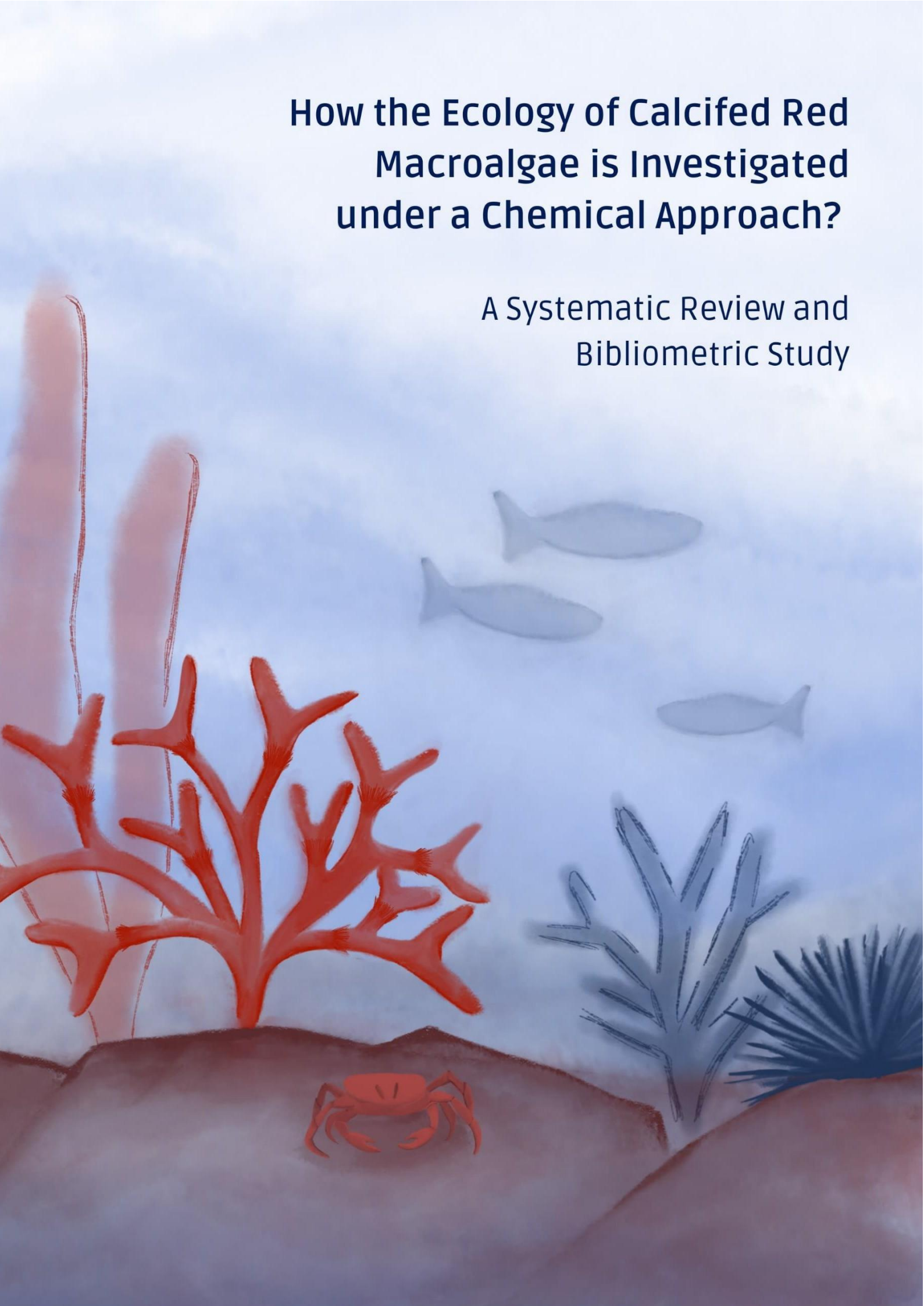
A divulgação científica pode ser feita por diversos meios como artigos, vídeos, podcasts, e redes sociais. Os jogos didáticos são uma ferramenta envolvente e participativa de divulgação científica que oferece a oportunidade de discussão de temas científicos, aumentando o interesse e a aprendizagem pelos mesmos (Soares, 2008). Nesse contexto, destaca-se também o papel fundamental de pesquisadoras brasileiras na construção e disseminação do conhecimento sobre macroalgas marinhas, como evidenciado pelo estudo que analisa a trajetória e o impacto da atuação feminina na ficologia nacional ao longo das últimas seis décadas (Anexo I).

Em suma, o presente trabalho propôs uma investigação sobre as estratégias de defesa contra herbivoria em duas espécies de rodófitas calcificadas com diferentes graus de calcificação: *Dichotomaria marginata* (Galaxauraceae, parcialmente calcificada) e *Arthrocardia variabilis* (Corallinaceae, fortemente calcificada), além da produção de um jogo didático para debate acerca dos organismos, distúrbios e ações de mitigações que podem ser encontrados/feitos em ambientes costeiros. Desta forma, este projeto teve como objetivos: 1) realizar uma revisão sistemática analisando qual é a influência da química das macroalgas vermelhas calcificadas na interação com outros organismos bentônicos marinhos; 2) avaliar o perfil químico de *D. marginata* e *A.variabilis* e observar se há diferenças, a partir de CLAE-MS/MS, quimiometria e construção de redes moleculares; 3) investigar a defesa física e química de ambas as algas com diferentes graus de calcificação contra o caranguejo *Pachygrapsus transversus*; 4) Desenvolver um jogo educativo que promova a aprendizagem sobre ecologia de ecossistemas costeiros, incluindo os distúrbios e estratégias de mitigação.

As hipóteses foram: 1) as duas espécies apresentam perfis químicos distintos; 2) a espécie de maior grau de calcificação (*A. variabilis*) contém extratos com pouca eficiência na restrição de ingestão pelo caranguejo, mas uma morfologia eficiente; 3) a espécie com menor grau de calcificação (*D. marginata*) apresenta extratos com maior eficiência na restrição de ingestão pelo caranguejo. A partir dessa abordagem multidimensional, espera-se não apenas elucidar as estratégias de defesa dessas macroalgas, mas também fortalecer a valorização das espécies marinhas brasileiras.

How the Ecology of Calcifed Red Macroalgae is Investigated under a Chemical Approach?

A Systematic Review and Bibliometric Study



Journal of Chemical Ecology (2024) 50:593–609
https://doi.org/10.1007/s10886-024-01525-7

REVIEW

How the Ecology of Calcified Red Macroalgae is Investigated under a Chemical Approach? A Systematic Review and Bibliometric Study

Amanda Cunha De Souza Coração[1] · Brendo Araujo Gomes[2] · Amanda Mendonça Chyaromont[3] · Ana Christina Pires Lannes-Vieira[1] · Ana Prya Bartolo Gomes[3] · Erick Alves Pereira Lopes-Filho[4] · Suzana Guimarães Leitão[5] · Valéria Laneuville Teixeira[6] · Joel Campos De Paula[1]

Received: 19 February 2024 / Revised: 15 June 2024 / Accepted: 18 June 2024 / Published online: 3 July 2024
© The Author(s), under exclusive licence to Springer Science+Business Media, LLC, part of Springer Nature 2024

Abstract

Characteristics such as calcareous morphology and life cycle are used to understand the ecology of calcified rhodophytes. However, there is limited information regarding their chemical profiles and biological activities. Therefore, a systematic review (PRISMA) was conducted to assess the influence of the chemistry of calcareous rhodophytes on ecological interactions in the marine environment. The keywords used were: ["Chemical AND [Ecology OR Interaction OR Response OR Defense OR Effect OR Cue OR Mediated OR Induce]"] AND ["Red Seaweed" OR "Red Macroalgae" OR Rhodophy?] AND [Calcified OR Calcareous] in Science Direct, Scielo, PUBMED, Springer, Web of Science, and Scopus. Only English articles within the proposed theme were considered. Due to the low number of articles, another search was conducted with three classes and 16 genera. Finally, 67 articles were considered valid. Their titles, abstracts, and keywords were analyzed using IRaMuTeQ through factorial, hierarchical and similarity classification. Most of the studies used macroalgae thallus to evaluate chemical mediation while few tested crude extracts. Some substances were noted as sesquiterpene (6-hydroxy-isololiolide), fatty acid (heptadeca5,8,11-triene) and dibromomethane. The articles were divided into four classes: Herbivory, Competition, Settlement/Metamorphosis, and Epiphytism. Crustose calcareous algae were associated with studies of Settlement/Metamorphosis, while calcified algae were linked to herbivory. Thus, the importance of chemistry in the ecology of these algae is evident,and additional studies are needed to identify the substances responsible for ecological interactions. This study collected essential information on calcified red algae, whose diversity appears to be highly vulnerable to the harmful impacts of ongoing climate change.

Keywords Calcareous macroalgae · Chemical ecology · Allelopathy · Rhodophytes · Herbivorous · Corals

Introduction

Carbonate skeletons and shells are produced by various marine organisms, including the three marine macroalgal lineages (Phaeophyceae, Ulvophyceae, and Eurhodophytina) (Hofmann & Bischof 2014). Calcification refers to different forms of calcium carbonate (CaCO3) mineralization (calcite, aragonite, dolomite) in distinct areas of the thallus such as cell or thallus surface, cell wall, or inside cells itself (Nelson 2009; Nash et al. 2019). Initially, this strategy imposes metabolic and physical disadvantages on photosynthetic organism, including interference in light absorption, reduced flexibility, and an energy cost for biomineral production (Smith et al. 2012). Moreover, CaCO3 crystals may take on rhomboidal or orthorhombic shapes, rendering them less soluble in seawater (Hofmann and Bischof 2014). This reduced solubility, combine with the Mg:CaCO3 ratio, may render the macroalgal thallus more susceptible to dissolution in an ocean acidification scenario (Hurd et al. 2014). Nevertheless, the benefits of enhancing thallus strength, increasing resistance to wave action, providing greater protection against predators, serving as a calcium storage, enabling metal co-precipitation, and improving nutrient absorption appear to outweigh the disadvantages. This is evident as approximately 5-6% of marine macroalgae are calcified (Littler 1976; Foster et al. 1977; Smith et al. 2012).

Extended author information available on the last page of the article

Calcified rhodophytes are unique organisms characterized by their calcareous thallus morphology, typically exhibiting a pinkish or reddish color, featuring either articulated/geniculate fronds or crustose/non-geniculate fronds (Johansen 1981). The calcification strategy has proven to be an evolutionary success for these organisms, having evolved independently within at least three subclasses: Corallinophycidae (Corallinales, Corallinapetrales, Hapalidales, Rhodogorgonales, and Sporolithales), Nemaliophycidae (Nemaliales), and Rhodymeniophycidae (Nemastomatales, Peyssonneliales). These three subclasses exhibit the greatest diversity among calcareous algae (Guiry and Guiry 2023). Fossil evidence traces calcareous red algae back to the Permian period, around 300 million years ago (Riding and Guo 1991). Abundant and well-documented calcareous red algae, primarily belonging to Corallinales, have been found from the Upper Cretaceous period, approximately 100 million years ago, up to the present-day (Barattolo 1991). It's worth noting that different orders of red macroalgae use distinct ways00 for depositing calcium carbonate. For example, Nemaliales and Nemastomatales deposit aragonite, while Corallinales species exhibit a high ratio of magnesium calcite on their cell surfaces and within the cell walls. This suggests a higher vulnerability to herbivory and potentially reduced ability to biomineralize in Nemaliales and Nemastomatales (Littler 1976; Johnson et al. 2014). When discussing calcareous algae, Corallinales is the most referenced order, boasting nearly 1,000 species, all of which display calcification (Littler 1976; Guiry and Guiry 2023).

Red calcified macroalgae are essential components in intertidal and reef ecosystems, serving as primary producers and providing substrates for settlement and shelter for organisms on rocky shores, structuring and protecting reefs from erosion (McCook et al. 2001; Nelson 2009), being an important source of carbon sink in the ocean (Van der Heijden & Kamenos 2015; Cornwall et al. 2023), as well as performing a wide range of biotic interactions (Morcom and Woelkerling 2000). These algae have a global distribution, with the highest abundance in tropical and subtropical environments, and occur throughout the euphotic zone (Nelson 2009). Littler (1976) correlated the abundance of calcareous macroalgae in these regions with the concentration of dissolved calcium carbonate in seawater, temperature, and partial pressure of carbon dioxide. However, this correlation remains unclear due to exceptions, such as massive banks of crustose coralline algae in subpolar waters (Hofmann and Bischof 2014).

Although morphology, life cycle, and habitat have long been used to understand the ecology of marine macroalgae, several studies have focused on exploring chemically mediated interactions involving macroalgae (Whittaker and Feeny 1971; McClintock and Baker 2001). Furthermore, secondary metabolites may have contributed to macroalgae occurrence in environments with a high diversity of herbivores, such as tropical regions (Hay et al. 1994; Amsler 2008). So far, chemical studies on Rhodophyta uncovered their ability to synthesize a diverse array of chemical structural classes, including terpenes, steroids, polyketides, polyphenols, and acetogenins, except for phlorotannins (Maschek and Baker 2001). However, what sets these organisms apart from other macroalgal lineages is their significant production of halogenated compounds, accounting for approximately 90% of the known metabolites, including bromine and chloride (Maschek and Baker 2001).

Some of the compounds found in red macroalgae exhibit ecological properties (*e.g.,* antifouling action, inhibition of biofilm formation, repellence of bivalve mollusks, and ichthyotoxic) and biotechnological properties (*e.g.,* antiviral, antitumor, antifungal, anti-inflammatory). (Blunt et al. 2010; Manilal et al. 2010; Teixeira 2013). Despite the abundance of information regarding the chemistry of red algae, there is scant literature available about the identification of secondary metabolites and their biological activities in red calcified macroalgae, especially when compared to green calcified algae (Ohsawa et al. 2001; Martins et al. 2012; Boopathy and Kathiresan 2013).

Most of the research carried out to discuss the physical and chemical defense of calcified macroalgae has primarily focused on calcified chlorophytes, specifically species of the genus *Halimeda,* with herbivory as the ecological interaction in tropical environments (Hay 1984; Schupp and Paul 1993; Hay et al. 1994; Hay 1996). Paul and Hay (1986) conducted a study involving several species of red and brown macroalgae, some of which were calcified, and evaluated their anti-herbivory activity. This work gave rise to hypotheses suggesting that morphological defenses might not suffice for these macroalgae in regions with high levels of herbivory (*i.e.,* tropical environment). It emphasized the necessity to supplement secondary metabolites for effective defense. Consequently, the diversity and adaptation of herbivory may lead to the selection of calcified algae species with chemical defense mechanisms over time. Simultaneously, herbivores with weak mouthparts and a tolerance for chemical defense may contribute to the selection of calcification (Paul and Hay 1986; Martone et al. 2021).

In acknowledgment of the ecological significance of calcified red macroalgae, this review endeavors to comprehend what is the influence of the chemistry of different calcified red macroalgae on the ecology of benthic organisms in relation to their interactions in the marine environment. To achieve this, information was gathered on the existing knowledge related to the chemical ecology of calcified red macroalgae, including insights into the most studied taxa, their biological activities, and potential substances or crude extracts responsible for these activities.

Materials and Methods

Study Design

This systematic review followed the PRISMA (Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses) guidelines (Page et al. 2021). The research question was formulated using the PICOS (problem, intervention, comparison, outcome, and scenario) framework as recommended by the PRISMA method: "Regarding ecological interactions (P) in the marine environment (S), what is the influence (O) of the chemistry (I) of different calcified red macroalgae on the ecology of benthic organisms? (C)." Given the specific focus of this systematic review, which centers on the examination of ecological interactions involving calcified red macroalgae and other benthic organisms, it was not registered in an electronic systematic reviews database.

Search Strategy

The systematic review was independently conducted, involving searches in six electronic databases: PubMed, Scielo, Science Direct, Scopus, Springer, and Web of Science. Each reviewer cross-checked the references in their respective database lists for potential discrepancies. When inconsistencies were identified, they were adjusted by aligning with majority of the authors. These searches encompassed studies up to July 2023. The initial search utilized the following keywords: ["chemical ecology" OR "chemical interaction" OR "chemical response" OR "chemical defense" OR "chemical effect" OR "chemical cue" OR "chemical mediated" OR "chemical induce"] AND ["red seaweed" OR "red macroalgae" OR "red algae" OR rhodophy?] AND [calcified OR calcareous].

After the initial search, limited number of valid articles were encountered suitable for information extraction and discussion. One plausible hypothesis was that many articles did not employ the terms "calcareous" or "calcified" when referring to this specific group of algae. Conducting a new search without these terms would encompass the entire clade of red algae and jeopardize the study's specificity. Therefore, building upon the results of the initial search, all discarded review articles underwent thorough critical evaluation to identify classes and families of calcified red algae with records of ecological interaction studies in the literature up to that point. Thus, a new search was executed by combining the initial keywords with the names of the identified classes and families. As a result, the combinations for the new search were as follows: ["chemical ecology" OR "chemical interaction" OR "chemical response" OR "chemical defense" OR "chemical effect" OR "chemical cue" OR "chemical mediated" OR "chemical induce"] AND [corallin? OR nemaniales OR peyssonneliales OR *Jania* OR *Amphiroa* OR *Lithophyllum* OR *Titanoderma* OR *Dichotomaria* OR *Galaxaura* OR *Tricleocarpa* OR *Sporolithon* OR *Phymatolithon* OR *Lithotrix* OR *Hydrolithon* OR *Ellisolandia* OR *Porolithon* OR *Lithothamnium* OR *Neogoniolithon*].

Eligibility Criteria

The searches were performed using titles, abstracts, and keywords of each article. Complete scientific articles written in English were eligible for inclusion, with no geographical restrictions. All other document types, such as reviews, books, case studies/reports, theses, dissertations, and others, were excluded. In this study, two rounds of article validation occurred during the search phase. In the first selection, two independent reviewers assessed all titles, abstracts, and keywords. Any discrepancies in this inclusion/exclusion phase were resolved through consensus, and when necessary, a third reviewer provided the final decision. In the second selection phase, which involved data extraction, the complete texts of the articles were reviewed by two evaluators. During this phase of inclusion/exclusion, any differences were resolved through consensus, or in cases where consensus could not be reached, a third reviewer made the final decision.

Inclusion and Exclusion Criteria

Articles that contained information pertaining to the influence of the chemistry of calcified red macroalgae on ecological interactions of marine organisms were considered. Articles exclusively focused on non-calcified algae, algae from other phyla, only fingerprints and chemical data without ecological interaction discussions, or those intended solely for biotechnological purposes (lacking ecological information) were disregarded.

Processing and Data Extraction

To compile the material, all identified articles were systematically organized into a table, including details such as the database source, title, publication year, and DOI. Duplicate entries were removed from the collected documents, and a new file was generated to consolidated all the information (Fig. 1). Two reviewers compiled data using a standardized spreadsheet, gathering specific details such as "article, algae family, cited species name, updated species name (following AlgaeBase), sampling site, chemical material, ecological interaction, and target species (updated following WoRMS)." The compiled data underwent cross-verification to ensure

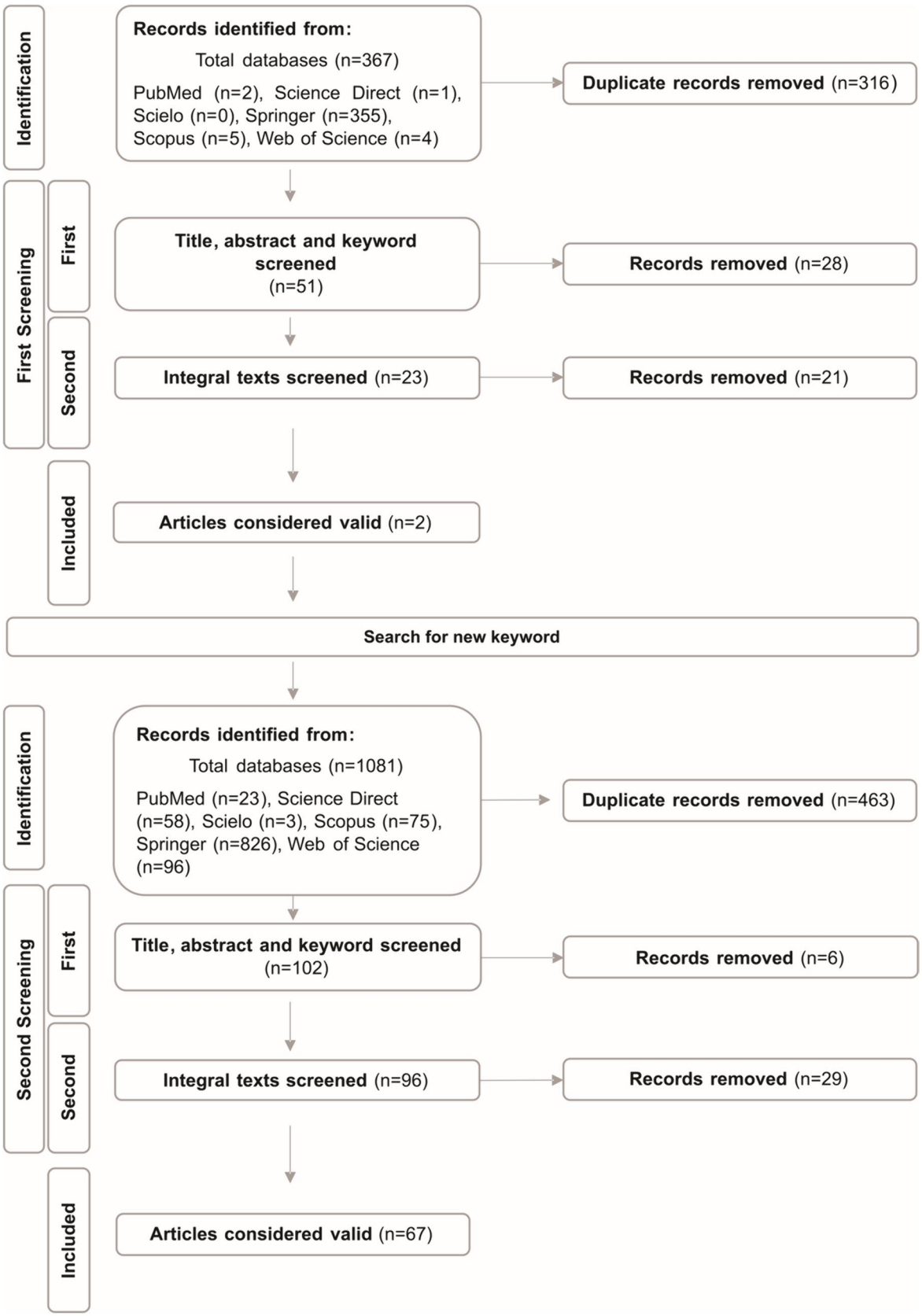


Fig. 1 Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analysis (PRISMA) workflow chart of the screening process

completeness and accuracy, with any discrepancies being addressed through discussion and resolved by consensus or, when necessary, by a third reviewer . Maps were generated to verify the spatial distribution of publications on the theme and the origins of the researched species, using their geographic coordinates and plotted in QGIS software (version 3.36 Maidenhead).

Bibliometric Analysis

For text content analysis, the IRaMuTeQ software v. 0.7 alpha 2 (Interface de R pour lês Analyses Multidimensionelles de Textes et de Questionnaires) was used. The articles were consolidated into a single text file (.txt) known as a textual corpus. Each article, including title, abstract, and keywords, underwent evaluation (Online Resource 1). The language and dictionary selected in the software for recognition of words was English, the character extension used was *utf_8_sig*, and the separation of the *corpus* into text segments was determined by *ucesize* 450. This approach facilitated the execution of multivariate analyses that enable both qualitative and quantitative assessment of the articles. Several evaluations were conducted, including similarity tree analysis, descending hierarchical classification (Reinert method), and factorial classifications.

The Current Frame on the Chemical Ecology of Calcified Red Macroalgae

After the search within the databases, 67 articles were found that discuss or mention any information about the ecology involving chemically mediated interactions of calcified red macroalgae. Among the orders featuring calcified red species, only Corallinales, Hapalidiales, Nemaliales, Peyssonneliales, and Sporolithales had species with reported biological activity (Online Resource 2). *Corallina* and *Amphiroa* were the most extensively studied genera in the collected literature (5 species each), followed by *Galaxaura* and *Lithophyllum* (3 species each), *Dichotomaria*,

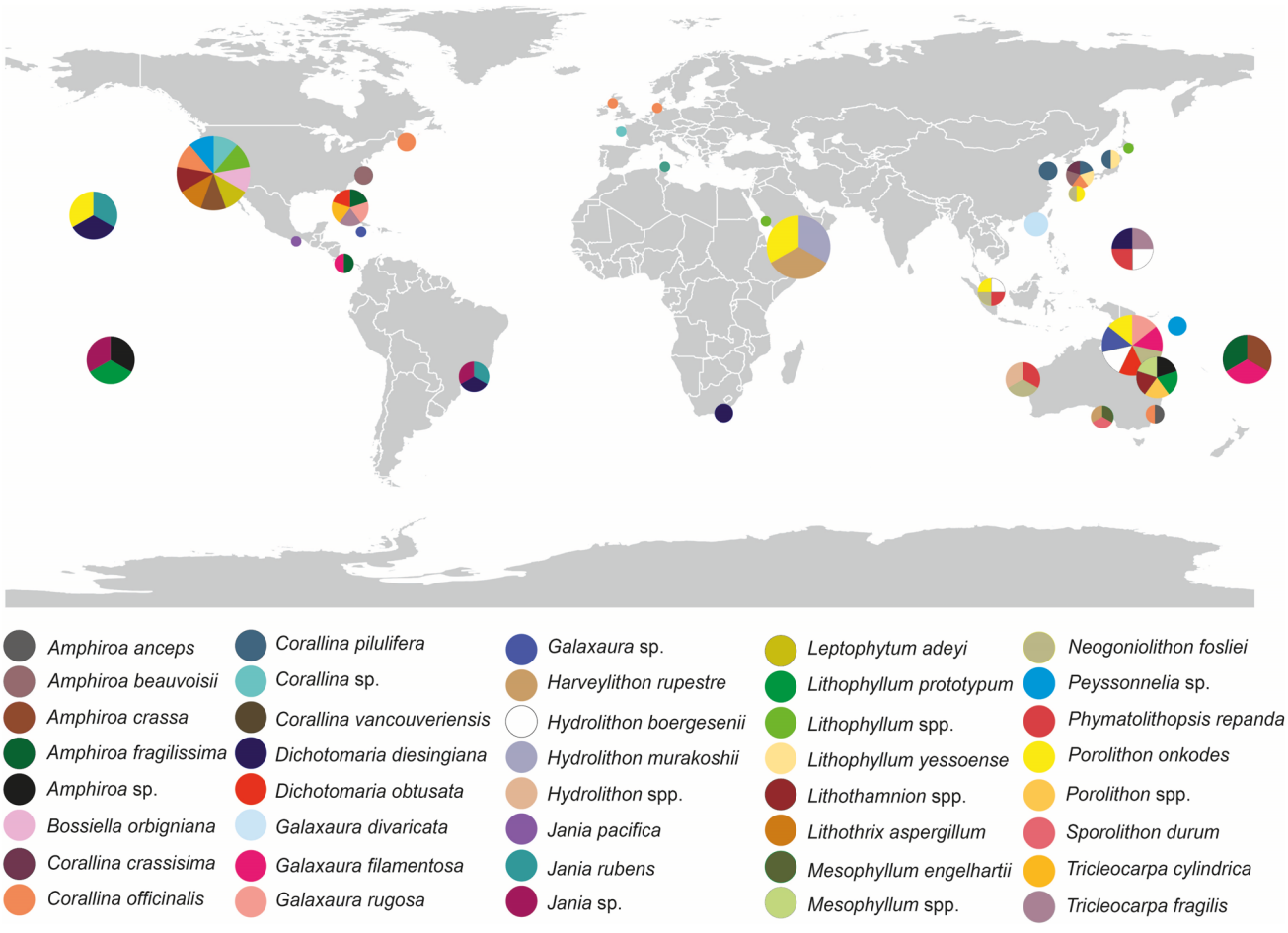


Fig. 2 Areas where calcified algae species were collected in the gathered papers (n= 67). The size of the circle represents the sampling effort in the area, and the division of the circles corresponds to the number of species found in the given area

Jania, *Tricleocarpa*, *Hydrolithon*, *Mesophyllum* (2 species each) in different areas of the globe (Fig. 2). It is worth noting that there is a study which analyzed the chemistry of calcified algae species from an ecological perspective, but it does not provide information on their sampling locations.

Nearly half of the studies (31) were conducted within the biogeographic realm of Central Indo-Pacific, followed by the Temperate Northern Pacific (15), following Spalding et al. (2007). Albeit the Islands of Guam and French Polynesia were territories of the United States of America and France, respectively, this paper considers their geographic location within the provinces and realms (Fig. 3). The higher concentration of studies in these regions can be attributed to the presence of prolific research laboratories focused on marine biology, as well as the presence of the Coral Triangle and Great Barrier Reef. These locations represent the largest coral reef ecosystems globally, with remarkable biodiversity and intricate ecological interactions (Fig. 1 - Online Resource 3) (Fine et al. 2019; Mellin et al. 2019).

Over the course of nearly four decades, it is noteworthy how frequently these macroalgae have undergone species or genus changes. The species analyzed in the papers had their names verified in AlgaBase, and it was found that 15 of them had experienced name changes. This can be attributed to the challenges in macroalgae identification based on thallus morphology, the complexity of investigating their reproductive structures, and the limited number of experts in the field of calcareous algae. These challenges become even more pronounced when dealing with crustose calcareous algae, given their high morphological variability and difficulty in collection, making field identification exceptionally challenging (Woelkerling et al. 1993). Consequently, other techniques are currently employed for species identification of these algae, such as the utilization of DNA sequence data, phylogenetic analyses, and descriptive metabolomics to determining chemotypes (Santos et al. 2020; Chhetri et al. 2023).

The descriptive results of bibliometric analysis showed that the number of sets comprising of title, abstract and keywords corresponds to the number of texts segments, with 15,583 occurrences, 2,819 number of forms, and 1,345 hapax (words used once). For the analyses in this work, only three textual forms were utilized: nouns, verbs, and unrecognized forms.

Initially, the title, abstract and keywords (*i.e.* corpus) were used for constructing a similarity tree. In this tree, terms with higher frequency were represented by larger nodes, and the strengths of the relationships between the terms was indicated by their thickness (Fig. 4). Thus, studies that explore the chemical interactions involving calcified red macroalgae and other marine organisms frequently incorporate terms such as ‘red_macroalgae’, ‘coral_reef’, ‘reef’, ‘herbivorous’, ‘chemical_defense’, ‘larva’, ‘settlement’, ‘metamorphosis’, ‘cca’ (calcareous crustose algae) and ‘surface’.

The primary interactions explored in these articles included herbivory, settlement, metamorphosis, and allelochemical process. Each interaction was associated with specific terms that exhibited higher frequency of use. For instance, the term ‘herbivorous’ was frequently linked with words such as ‘reef’, ‘chemical defense’, ‘preference’, ‘consumption’, indicating the ecosystem where this interaction involving red calcified macroalgae was predominantly investigated and how it was assessed. Some of the macroalgae species examined in this study appeared together with terms representing particular interactions. For example, *Jania rubens* was associated with ‘secondary metabolites’ and ‘herbivorous’, while *Galaxaura divaricata* (Linnaeus) Huisman & R.A.Townsend, *Corallina pilulifera* Postels & Ruprecht 1840, and *Lithophyllum yessoense* Foslie were linked to ‘allelochemical’ interactions. Additionally, *Jania* sp. was connected with ‘epiphytic’ interactions and *Gambierdiscus toxicus* R.Adachi & Y.Fukuyo, 1979, and *Sporolithon durum*

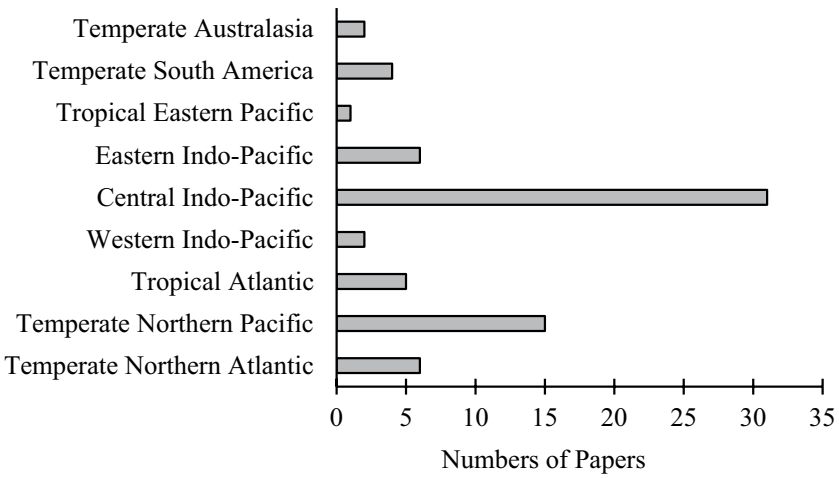


Fig. 3 Biogeographical realms where the studies were conducted

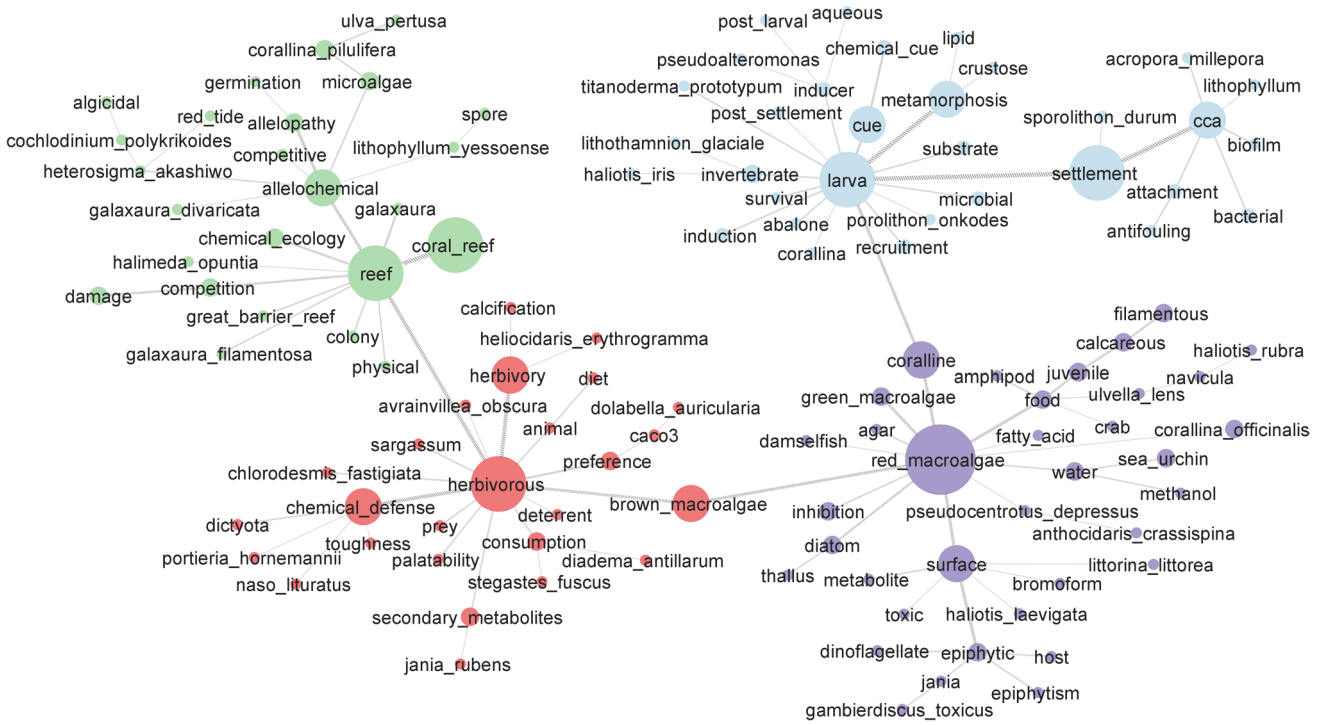


Fig. 4 Similarity tree analysis generated from the valid papers (n =67). Larger nodes indicate higher frequency while thickness edges indicate the relationship strengthen between the terms

(Foslie) R.A.Townsend & Woelkerling was associated with 'settlement' interactions.

The proximity and interrelationship among words were also evident in the correspondence factorial analysis (CFA), where the first two factors accounted for more than 70% of the variation (Fig. 5). In this analysis, words were examined based on the proportion of their occurrences together within the text segment. This implies that lager words were more frequently used alongside other words in the same group compared to smaller words. Both factors exhibited similar values (Factor 1- 38% and Factor 2- 34%) and segregated the words into four distinct groups represented by different colors. In this way, there is a degree of textual proximity between red and green groups, as well as between the purple and blue group. Despite the color division, it is noticeable that some words contributed less to the separation, indicating that they were used repeatedly with different words and did not strongly associate with a specific group of words (*e.g.* red_macroalgae, macroalgae, natural, specie, etc.). To better understand which words contributed most to the separation observed in the CFA analysis, a Descending Hierarchical Classification (DHC) was conducted.

The segmented textual *corpus* subjected to DHC resulted in a dendrogram comprising four distinct classes, mirroring those identified in the CFA analysis (Fig. 6). Each class featured terms with the highest occurrence and association with words of the same group. Classes 1 (red) and 2 (green) predominantly encompassed words related to herbivory and allelopathic competition, respectively, while class 3 (blue) was defined by terms associated with settlement and class 4 (purple) centered around antifouling interactions. The classes were thoroughly discussed next, with emphasis on the terms highlighted in the DHC analysis.

Class 1 (Herbivory)

Calcareous thallus has also been studied from the ecological perspective of herbivory as a structural defense because its tough shape may minimize the impact of consumption by consumers and decrease its nutritional value due to its potentially indigestible calcium carbonate (Padilla 1989; Martone et al. 2021). For example, calcified macroalgae may have an efficient deterrence to herbivorous with fragile mouth parts but not to herbivorous with this structure adapted (*e.g.*, teeth, jaw, or radula) to overcome the mechanical properties of these algae (Hay 1984; Schupp and Paul 1993). Furthermore, hypotheses were raised about the chemical influence of calcium carbonate in herbivorous with acidic gut since it can affect the nutrient availability of the plant by neutralizing the gut pH and releasing large quantities of CO_2 (McClintock and Baker 2001).

Aside from the calcification strategy, calcified macroalgae may produce toxic or distasteful compounds that make them unpalatable or even harmful to herbivorous.

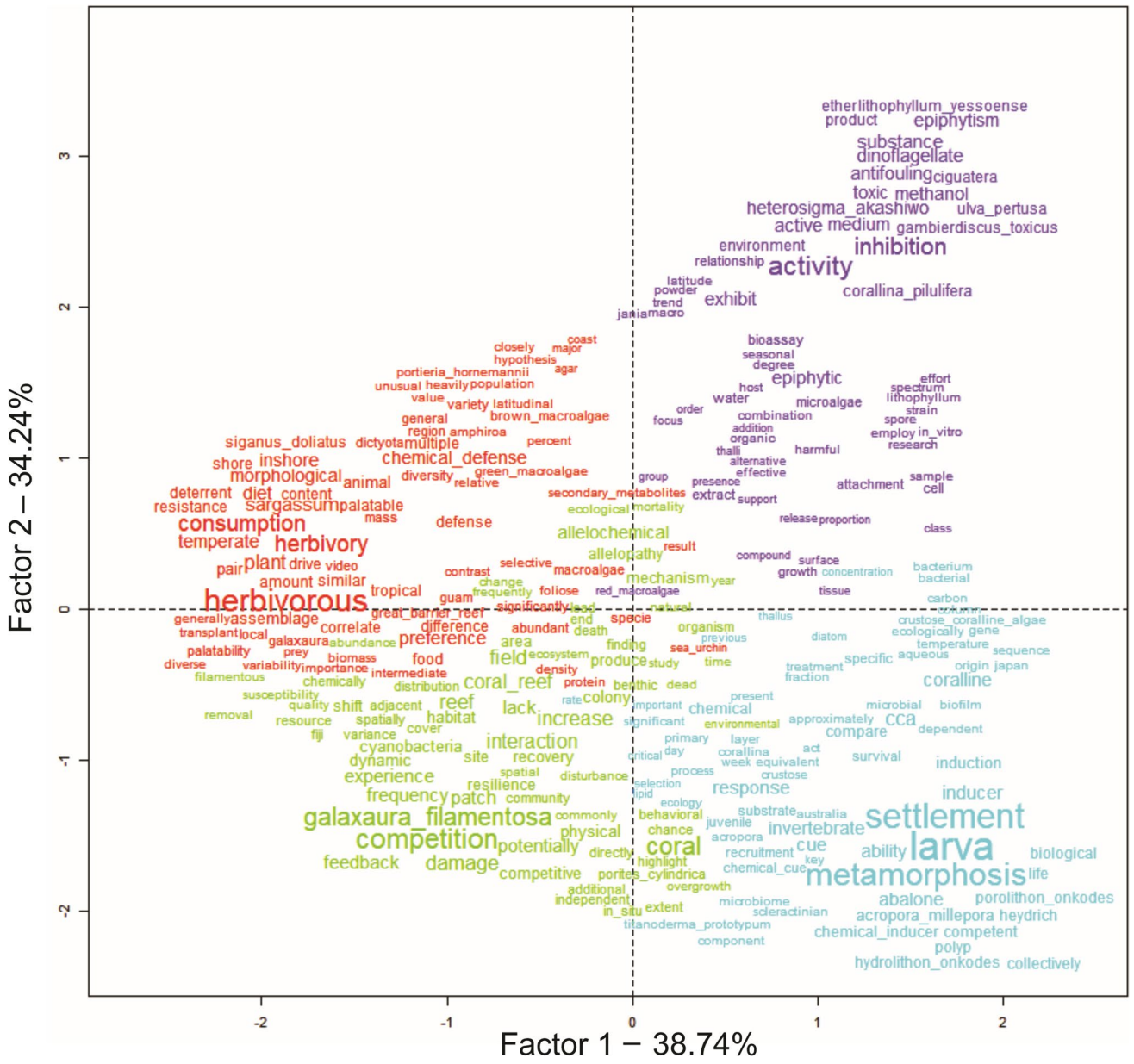


Fig. 5 Correspondence factorial analysis representation provided by IRAMUTEQ software

The combination of $CaCO_3$ and secondary metabolites has already shown both additive and synergistic effects on the defense of these calcified macroalgae (Hay et al. 1994; Meyer and Paul 1995). These defense mechanisms appear to function simultaneously in tropical marine macroalgae, and the common co-occurrence of the multiple defenses (morphological and chemical defense) has been proposed to be adaptive due to the high diversity of herbivorous found in this area (Littler and Littler 1980; Littler et al. 1983; Duffy and Hay 1990).

Besides the discussion about multiple defenses of calcified macroalgae, there is also a general hypothesis of tropical macroalgae having stronger chemical defense compared to temperate ones in herbivory interactions (Bolser and Hay 1996). The genus *Halimeda*, tropical green calcified macroalgae, is one of the most studied taxa regarding the concurrent action of physical and chemical defense (Hay et al. 1988; McClintock and Baker 2001). Anti-herbivory activity was also seen in tropical red macroalgae with calcified thallus. Eleven species of Nemaniales had records of deterrence or low preference against the isopod *Paridotea rubra* Barnard, 1914, the amphipod *Cymadusa filosa* Savigny, 1816, the sea hare *Dolabella auricularia* (Lightfoot, 1786), and several reef fishes,

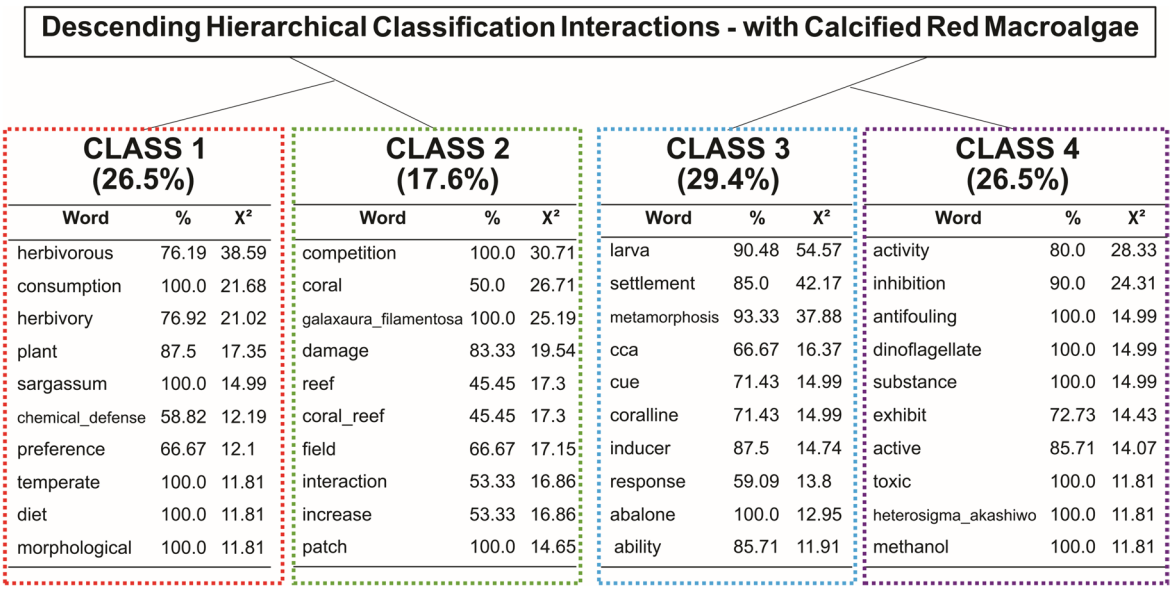


Fig. 6 Dendrogram of the Descending Hierarchical Classification (DHC) with the percentage of each class and word and chi-square values

including *Chlorurus sordidus* (Forsskål, 1775), *Naso lituratus* (Forster, 1801) and *Zebrasoma flavescens* (Bennett, 1828) (Table 1 – Online Resource 2). On a smaller scale, Corallinales had seven species with deterrence by herbivorous associated, such as *Corallina officinalis* Linnaeus against the periwinkle *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758), *Bossiella orbigniana* (Decaisne) P.C.Silva against the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson, 1857), *Lithothrix aspergillum* J.E. Gray against the fishes *Girella nigricans* (Ayres, 1860) and *Kyphosus azureus* (Jenkins & Evermann, 1889) (Watson and Norton 1985; Barry and Ehret 1993; Thornber et al. 2008). Other studies investigated the herbivorous preference utilizing green and brown calcified and non-calcified macroalgae (such as *Ulva* sp. and *Sargassum* sp.) against red calcified macroalgae and highlighted the lower consumption of it by sea urchin and reef fishes (Bolser and Hay 1996; Solandt and Campbell 2001; Loffler et al. 2015a,b).

Herbivorous may show distinct responses to interaction with the chemical defense of diverse macroalgae since it tends to be a species-specific interplay resulting from a biochemical reaction between the precise secondary metabolite and their digestive processes (Hurd et al. 2014). The primary goal of most of the papers analyzed was related to deterrence, but some studies showed a higher preference or consumption of *Galaxaura* sp. and *Corallina vancouveriensis* Yendo by the sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi, 1845) and *S. purpuratus* respectively (Solandt and Campbell 2001; Thornber et al. 2008). Calcium carbonate may have an essential role in the diet of sea urchins since they have a neutral gut pH, they frequently consume this material while feeding, incorporate organic compounds despite a large amount of inorganic material, and utilize it for their structural defense (Pennings and Svedberg 1993, Asnaghi et al. 2013; Rich et al. 2018).

Class 2 (Allelopathic Competition)

One of the most registered interactions in the literature for red calcified species is allelopathy. Allelopathic substances of these algae have an essential role in the structure, ecology, and conservation of benthic communities and coral reefs, allowing competition for space (Morcom and Woelkerling 2000). These photosynthetic organisms may negatively affect corals through several mechanisms, such as overgrowth, shading, abrasion, and/or chemical effects, as shown in studies performed in the field (Lirman 2001; Rasher and Hay 2010). Corallinales species, such as *Amphiroa crassa* J.V. Lamouroux and *Amphiroa fragilissima* (Linnaeus) J.V.Lamouroux, have shown to present bleaching activity and suppression of the photosynthetic efficiency of the corals *Acropora millepora* (Ehrenberg, 1834), *Pocillopora damicornis* (Linnaeus, 1758), and *Porites porites* (Pallas, 1766) (Rasher and Hay 2010; Rasher et al. 2011). In Brazil, nearly 700 macroalgae species ocurr in coral reefs along the coast; among them, Corallinales is the least studied group despite their role in reef formation (Figueiredo et al. 2008).

Galaxaura filamentosa R.C.Y.Chou (order Nemaniales) has shown to cause damage in the settlement of the adult phase of several corals such as *Acropora aspera* (Dana, 1846), *Montipora digitata* (Dana, 1846), *Porites cylindrica* Dana, 1846, *Porites lobata* Dana, 1846, among others (Rasher and Hay 2010; Rasher et al. 2011; Bonaldo and Hay 2014). Species of *Galaxaura* are ubiquitous

macroalgae on coral reef ecosystems, thriving in waters from warm temperate to tropical regions of the Atlantic, Pacific, and Indian Ocean, and are known as coral-killing due to their allelochemicals (Liu et al. 2013; McCormick et al. 2017; Nieder et al. 2022). Nieder et al. (2019) registered the interaction between the herbivorous fish and epiphytic organisms of *Galaxaura divaricata* (Linnaeus) Huisman & R.A.Townsend and how they avoid eating the host itself, probably due to their allelochemicals and nutrient-poor thallus. Once established locally, this species could represent a serious ecological issue for coral recovery in degraded patch reefs (Rasher et al. 2011; Nieder et al. 2022). Specie of the genus former known as *Galaxaura obtusata*, *Dichotomaria obtusata* (J.Ellis & Solander) Lamarck, was also shown to have allelochemicals mediating interactions with the coral *Porites astreoides* Lamarck 1816 and injuring its microbial community (Thurber et al. 2012).

Macroalgae as the dominant phase on coral reefs is a well-known process, which usually originates from the competition between these organisms with coral under reef degradation (Jompa and McCook 2003). However, there is variability about the effects of algae on corals since corals are considered superior competitors, and only on specific situations (*e.g.,* reef degradation) and mediation by herbivory to obtain a higher cover of algae (McCook et al. 2001). For instance, *Peyssonnelia* sp. may overgrow and kill corals, but *Lithophyllum* spp. may induce larvae settlement and metamorphosis of different coral species (James et al. 1988; Gómez-Lemos et al. 2018). Likewise, decadal research on the Abrolhos bank in Southwestern Atlantic highlighted that high cover of macroalgae should neither necessarily represent a phase-shift symptom of coral reefs nor an overfishing scenario, and they may benefit Brazilian endemic corals by avoiding coral-allelopathic cyanobacteria interaction (Teixeira et al. 2021).

Allelopathic substances may influence the community surrounding the macroalgae by altering the behavior of neighboring organisms. In the case of red calcified algae, such as *D. obtusata* and *Galaxaura rugosa* (J.Ellis & Solander) J.V.Lamouroux, allelopathic interactions have been observed with specific herbivores. McCormick et al. (2017) registered the influence of allelochemicals produced by *D. obtusata* on nullifying alarm odors for the reef damselfish *Pomacentrus amboinensis* Bleeker 1868, weakening their antipredator responses. The role of coral reefs as nurseries for the early stages of fish is crucial, as these stages are likely vulnerable to changes in the chemistry of the surrounding habitat, intensified by the high abundance of chemically defended macroalgae (McCormick et al. 2017). Rasher and Hay (2014) recorded a peculiar coral-macroalgae-herbivorous interaction, in which the competition between coral and macroalgae increase the palatability of *Galaxaura filamentosa* to herbivorous and make this calcified macroalgae more susceptible to herbivory. On the other hand, *G. rugosa* may serve as a refuge for the highly palatable algae *Acanthophora spicifera* (M.Vahl) Børgese due to its secondary metabolites that dissuade herbivores from feeding on it and algae or coral in her vicinity (Rasher and Hay 2014; Loffler et al. 2015a,b; Brooker et al. 2017). This highlights the intricate chemical interactions between red calcified algae and herbivores, ultimately shaping the dynamics of marine reef ecosystems.

Class 3 (Settlement and Metamorphosis). Although the disharmonic interaction between epibionts and macroalgae is frequently documented in the literature, several authors already registered the ability of coralline algae to chemically stimulate the recruitment of invertebrates larva, indicating the relevance of these organisms for the ecology of coastal ecosystems (Fusetani 2003; Li et al. 2004; Tebben et al. 2015; Barner et al. 2016). However, the study of this larval-coralline ecological interaction must be made critically and carefully since recent studies showed a significant role of the bacterial biofilm together with the thallus of the coralline algae in the **s**ettlement of larva (Huggett et al. 2006; Swanson et al. 2006).

Corallina species are largely associated with larval settlement and/or metamorphosis of the sea urchins *Heliocidaris crassispina* (A. Agassiz, 1864), *Mesocentrotus nudus* (A. Agassiz, 1864), *Pseudocentrotus depressus* (A. Agassiz, 1864), *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Müller, 1776), *S. purpuratus* (Stimpson,1857) and *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816). Alongside them, calcareous crustose algae (cca) such as *Lithophyllum* spp., *Mesophyllum printzianum* Woelkerling & A.S.Harvey, *Phymatolithopsis repanda* (Foslie) S.Y.Jeong, Maneveldt, P.W.Gabrielson, W.A.Nelson & T.O.Cho, and *Pneophyllum coronatum* (Rosanoff) Penrose was investigated as an inducer of abalone and coral larva (Harrington et al. 2004; Gómez-Lemos et al. 2018). For instance, metamorphosis of *Haliotis iris* Gmelin, 1791 occurred in response to the chemical cues of *P. repanda*, suggesting the importance of this calcareous macroalgae for the survival and growth of this abalone (Roberts and Lapworth 2001). This ecological activity was investigated largely on the Southwest Pacific coast, possibly due to the mass production of these economically important marine species to their culinary (Kitamura et al. 1993; Li et al. 2004).

Class 4 (Antifouling). Compared with other phyla, Rhodophytes exhibit the highest number of isolated substances known with antifouling activity and constitute the most significant proportion of species along the Brazilian coast (Da Gama et al. 2008; Leal et al. 2013). Secondary metabolites with antifouling activity hold significant ecological functions for the development of macroalgae and their adaptive value, as epibionts can have direct effects (e.g., tissue damage through anchoring) and indirect effects (e.g., increasing susceptibility

to herbivory) (Gonzalez and Goff 1989; Pereira et al. 2003). A significant portion of these antifouling substances comprises terpenes and halogens, with the genus *Laurencia* being the primary source of this type of substance (*e.g.*, elatol) (Da Gama et al. 2014). Regarding red calcareous macroalgae, antifouling activity was seen through surface sloughing of the thallus, which is considered a physical defense mechanism (Fujita and Masaki 1985; Keats et al. 1997). However, studies have shown that allelopathic compounds produced by the articulated algae *Jania rubens* (Linnaeus) J.V.Lamouroux exhibit antifouling activity against the brown mussel *Perna perna* (Linnaeus 1758) (Medeiros et al. 2007; Da Gama et al. 2008).

Other important organisms that live on the surface of macroalgae and may have an indirect influence on the fouling process by attracting organisms are microalgae and bacteria (Hellio et al. 2001). Growth inhibition of epiphytes and other epibiont competitors by allelochemicals of red calcified macroalgae have been reported (Bedoux and Bourgougnon 2015). The crustose calcareous algae *Lithophyllum yessoense* Foslie has active substances that suppress or inhibit the growth of epiphytic microalgae, as well as *Corallina pilulifera* Postels & Ruprecht, and that lyse macroalgae spores (Ohsawa et al. 2001; Kim et al. 2004; Luyen et al. 2009). On the contrary, *J. rubens* exhibited antimicrobial activity against the marine bacteria *Shewanella* sp. localized in the surrounding water and not against the bacteria residing on its surface, suggesting an intimate association between *J. rubens* and its associated bacteria (Ali et al. 2012).

The biofilm found on the surface of calcareous algae is diverse and different interactions can be observed between the substrate (macroalgae) and the microbiome. Although there is evidence that *Gambierdiscus* species live as free-swimming forms, the epiphytic *Gambierdiscus toxicus* R.Adachi & Y.Fukuyo, 1979 has been recorded attached to species of *Jania*, *Amphiroa*, and *Galaxaura* (Nakahara et al. 1996; Lobel et al. 1988). Thus, it has been hypothesized that these macroalgae may have chemical signals that influence the epiphytic behavior of this dinoflagellate, as allelochemical substances from *J. rubens* and *D. obtusata* have led to the proliferation of *G. toxicus* (Parsons et al. 2011). However, individuals of *C. pilulifera* collected on the coasts of China and South Korea and its methanol extracts inhibited the growth and was toxic, causing mortality in at least seven species of microalgae, such as ***Heterosigma akashiwo*** (Y.Hada) Y. Hada ex Y. Hara & M.Chihara, 1987, and *Prorocentrum triestinum* J.Schiller, 1918 (Jeong et al. 2000; Wang et al. 2007; Wang and Tang 2016). Hence, the secondary metabolites produced by red calcified macroalgae may have a variety of biological activities associated with it and play a crucial role in the dynamics of marine ecosystems.

Chemically Mediated Ecological Interaction

Secondary metabolites found in calcified red algae encompass a range of chemical classes, including sterols, terpenes, phenols, hydrocarbons, fatty acids, etc. (Sheu et al. 1997; Rosa et al. 2003; El-Din and El-Ahwany 2016). Some substances were found in extracts of red coralline algae, such as the fatty acids palmitic acid and 5Z,8Z,11Z,14Z,17Z-eicosapentaenoic acid EPA, the pigments chlorophyll *a* and phycoerythrin R-phycoerythrin (Fleury et al. 2011; Mogstad and Johnsen 2017). The advancement of DNA analysis techniques, spectrometry, spectrophotometry, and chromatography should enable the exploration of chemotypes in calcified red algae to facilitate the identification and promote integrative taxonomy studies. However, only the red crustose calcified macroalgae *Peyssonnelia* spp. were investigated through non-target metabolomics and biomolecular analysis, which pointed out to four triterpene glycosides peyssobaricanosides with antifungal activity against the marine fungus *Paradendryphiella salina* (G.K. Sutherl.) Woudenb. & Crous, 2013 (Chhetri et al. 2023).

The secondary metabolites of red calcified macroalgae receive significant attention and are frequently annotated for their pharmaceutical, nutritional, or cosmetic properties, unlike the studies that primarily focus on their ecological effects (Khairy and El-Sheikh 2015; Dixit and Reddy 2017; Lefranc et al. 2019; Nekooei et al. 2021). When considering this type of activity, the information about the chemical profile of red calcified macroalgae is investigated mainly using hydrophilic or polar extracts and volatile compounds (Awad 2004; Ryu et al. 2009). Nonetheless, regarding the chemical ecology of benthic organisms, authors raised the hypotheses: 1) tropical algae may be particularly rich in lipophilic secondary metabolite, supporting the idea of an evolutionary response to higher diversity of herbivory, and 2) allelopathic compounds could be hydrophobic rather than hydrophilic in benthic marine systems due to interactions with direct contact registered in papers (Rasher et al. 2011; Hurd et al. 2014). These indicates that further analyses should be done with hydrophobic extracts to annotate compounds responsible for relevant ecological interactions.

Most of the assays done in the literature by the authors utilized the macroalgae thallus itself live or frozen (32 papers) without investigating extracts or annotating compounds responsible for the activity. Assays evaluating the chemical mediation of *Corallina* spp. on larval settlement of sea urchins used its conditioned water since it is known that coralline red algae provides higher metamorphosis rate for sea urchins by inductive effect (Pearce and Scheibling 1990; Li et al. 2004; Castilla-Gavilán et al. 2018). Moreover, the establishment of dense populations of young sea

urchins in areas colonized by crustose coralline algae has been observed in the field (Rowley 1989).

When crude extracts were made to evaluate ecological interaction mediated by secondary metabolites, the solvents used were methanol, dichloromethane, and ethanol (Table 1- Online Resource 2). In this case, extracts with higher to intermediate polarity or their aqueous fraction were used to produce artificial food or substrate to assess several interactions as anti-herbivory, antifouling, antimicrobial, algaecide, induction of coral larvae settlement (Meyer et al. 1994; Jeong et al. 2000; Harrington et al. 2004; Da Gama et al. 2008).

Few studies were able to annotate the compounds accountable for the activity. Rasher et al. (2011) identified the biological activity of two sesquiterpenes 6-hydroxy-isololiolide (Fig. 7A) and isololio (Fig. 7B), from extracts of *G. filamentosa* against the corals *A. millepora*, *M. digitata*, and *P. damicornis.* Also, the fatty acids arachidonic (Fig. 7C), eicosapentaenoic (Fig. 7D) (*C. pilulifera* and *Tricleocarpa cylindrica* (J.Ellis & Solander) Huisman & Borowitzka) and heptadeca5,8,11-trien (HpDTE: C17:3) (Fig. 7E) (*L. yessoense*) induced to larval settlement and metamorphosis, was unpalatable for scaridae and acanthuridae fishes, and lysed algae spores, respectively (Paul and Hay 1986; Kitamura et al. 1993; Luyen et al. 2009).

In light of the ability of rhodophytes to synthesize halogenated compounds containing bromine and chloride, bromoform (Fig. 7F) and dibromomethane (Fig. 7G) were isolated and tested. The former compound was isolated from *C. pilulifera* and *L. yessoense*, resulting in the inhibition of epiphytic microalgae growth (Ohsawa et al. 2001). Conversely, the latter compound was obtained from *Alatocladia yessoensis* (Yendo) P.W.Gabrielson, K.A.Miller & Martone, *Amphiroa ephedraea* (Lamarck) Decaisne, *Corallina maxima* (Yendo) K.R.Hind & G.W.Saunders, *C. pilulifera*, and *L. yessoense*, and it influenced the metamorphosis of the sea urchin *M. nudus* (Taniguchi et al. 1994). Furthermore, Tebben et al. (2015) isolated the followed compounds (2*S*)-1-O-(7Z,10Z,13Z-hexadecatrienoyl)-3-O-β-D-galactopyranosyl-sn-glycerol (Fig. 7H) and (2*R*)-1-O-(palmitoyl)-3-O-α-D-(6'(2*R*)-1-O-(palmitoyl)-3-O-α-D-(6'-sulfoquinovosyl)-sn-glycerol -sulfoquinovosyl)-sn-glycerol (Fig. 7I) which were associated with larva settlement, attachment and metamorphosis of the corals Acroporidae, Siderastreidae, Favidae.

Methodological Limitations of the Studies

The studies found in this systematic review discussed major orders of calcified red macroalgae, mentioning highly representative species from this group. Other species could have been included to enrich this review with a greater diversity of chemical and biological information about this group. However, it was observed that a significant portion of the literature does not specify the calcareous morphology of these organisms, meaning that they do not include terms such as "calcareous" and "calcified" in

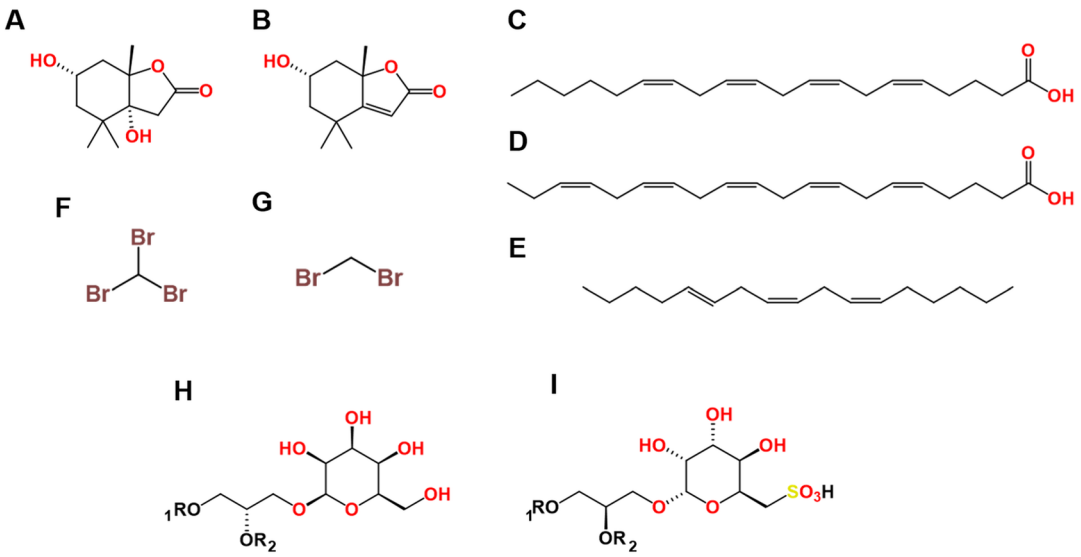


Fig. 7 Compounds produced by red calcified macroalgae with associated ecological interaction. Monogalactosyldiacylglycerol [MGDG] (R_1 = R_2 = acyl side chain) and Monogalactosylmonoacylglycero [MGMG] (R_1 = acyl side chain, R_2 = H) are represented by OR_1 and OR_2 of figure H; Sulphoquinovosyldiacylglycerol [SQDG] (R_1 = R_2 = acyl C16:0 side chain) and Sulphoquinovosylmonoacylglycerol [SQMG] (R_1 = acyl C16:0 side chain, R_2 = H) are represented by OR_1 and OR_2 of figure I

their titles, abstracts, and keywords. So, there is a limitation in accessing this information and fully understanding the importance of the chemical ecology of these calcareous species for marine ecosystems and the coastal biodiversity as a whole, exceptionally in the scenario facing climate changes and degradation of these environments.

Future Perspectives of the Chemical Ecology of Red Calcified Macroalgae

The investigations encompassed in this review revealed numerous interactions facilitated by the secondary metabolites of calcified red algae, which can significantly influence the dynamics of benthic communities. Nevertheless, most experiments were conducted solely in laboratory settings using isolated macroalgal thalli and do not specify its life stage (sporophyte or vegetative), posing challenges in comprehending the complete chemical profile and identifying the specific substances responsible for their ecological activity. In this particular scenario, employing bio-guided assays and advanced chemical analysis techniques such as NMR, LC-MS, and GC-MS could serve as valuable options for gaining a deeper understanding of the interactions between these macroalgae and other organisms. It is worth noting that there are limitations to adopting these new techniques, as they will require funding for methods and supplies or the establishment of collaborations for broader studies.

Different authors pointed out the need to investigate the ecology and chemical profile of red calcified macroalgae due to its importance on the trophic chain and the current condition of climate changes (McCormick et al. 2017; McCoy and Kamenos 2018; Nieder et al. 2019). The alteration of habitats (by overexploitation, reduced water quality, global warming, and ocean acidification) in wilderness areas is a significant factor contributing to the worldwide decline in biodiversity (Doney et al. 2012). Coralline macroalgae, as calcifying algae, are vulnerable to community processes and ocean acidification. Their resistance to grazers primarily relies on thallus thickness and morphology, in which species with higher content of calcium carbonate may undergo structural changes as becoming thinner and slimmer species exhibiting reduced internal density under ongoing acidification (Mccoy and Kamenos 2015). These changes in skeletal material quantity and quality may impact the ecosystem function of coralline algae related to competition and trophic interactions, leading to substantial changes in the dynamics of marine habitats (McCoy and Kamenos 2018).

Conclusion

In summary, the studies addressed in this review showed the crucial role of the chemistry produced by red calcified algae in marine ecosystems due to its variety of interactions registered and its abundance in tropical and subtropical areas. However, it is necessary to carry out in-depth studies on the chemical profile of these macroalgae and biological activities associated with this chemical profile since there is a scenario of constant climate change with deleterious effects on the biodiversity of marine environments (Doney et al. 2012).

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at https://doi.org/10.1007/s10886-024-01525-7.

Acknowledgments We would like to thank the Federal University of State of Rio de Janeiro (UNIRIO) and the Graduate Program in Biological Science (PPGBIO), as well as the Federal University of Rio de Janeiro (UFRJ) and Graduate Program in Vegetable Biotechnology and Bioprocesses (PBV) for the facilities and support. Moreover, we thank the Laboratory of Biology and Taxonomy of Algae (LABIOTAL -UNIRIO), Laboratory of Phytochemistry and Pharmacognosy (FitoFar – UFRJ), and the funding agencies Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) and Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) for the doctoral, master's and technical scholarships.

Author Contributions Amanda Cunha de Souza Coração, Brendo Araujo Gomes, Joel Campos de Paula contributed to the study conception and design. Material preparation, literature search and data analysis were performed by Amanda Cunha de Souza Coração, Brendo Araujo Gomes, Amanda Mendonça Chyaromont, Ana Christina Pires Lannes-Vieira, Erick Alves Pereira Lopes-Filho, Ana Prya Bartolo Gomes, Suzana Guimarães Leitão, Valéria Laneuville Teixeira, Joel Campos de Paula. The first draft of the manuscript was written by Amanda Cunha de Souza Coração and all authors commented on previous versions of the manuscript. Joel Campos de Paula and Valéria Laneuville Teixeira critically revised the work. All authors read and approved the final manuscript.

Funding This work was supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq); Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) [grant number E-26/203.240/2017 to JCDP]; Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) [Finance Code 001]; Federal University of the State of Rio de Janeiro (UNIRIO); and Federal University of Rio de Janeiro (UFRJ).

Declarations

Competing Interests The authors have no relevant financial or non-financial interests to disclose.

References

Ali AI, Bour ME, Ktari L, Bolhuis H, Ahmed M, Boudabbous A (2012) *Jania rubens*-associated bacteria: molecular identification and antimicrobial activity. J Appl Phycol. https://doi.org/10.1007/s10811-011-9758-0

Al-Sofyani AA (2017) Antibiofilm and antioxidant activities of extracts of crustose coralline alga *Lithophyllum* sp. from the central Red Sea, Saudi Arabia. JKAU: Mar Sci. https://doi.org/10.4197/Mar.26-2.4

Amsler CD (2008) Algal Chemical Ecology. Springer, Berlin

Asnaghi V, Chiantore M, Mangialajo L, Gazeau F, Francour P, Alliouane A, Gattuso J (2013) Cascading Effects of Ocean Acidification in a Rocky Subtidal Community. Plos One.https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061978

Awad NE (2004) Bioactive Brominated Diterpenes from the Marine Red Alga *Jania Rubens* (L.) Lamx Phytother Res. https://doi.org/10.1002/ptr.1273

Barattolo F (1991) Mesozoic and Cenozoic Marine Benthic Calcareous algae with Particular Regard to Mesozoic Dasycladaleans. In: Riding R (ed) Calcareous Algae and Stromatolites. Springer, Berlin, pp 504–540

Barner AK, Hacker SD, Menge BA, Nielsen KJ (2016) The complex net effect of reciprocal interactions and recruitment facilitation maintains an intertidal kelp community. J Ecol.https://doi.org/10.1111/1365-2745.12495

Barry JP, Ehret MJ (1993) Diet, food preference, and algal availability for fishes and crabs on intertidal reef communities in southern California. Environ Biol Fishes.https://doi.org/10.1007/BF00000715

Bedoux G, Bourgougnon N (2015) Bioactivity of Secondary Metabolites from Macroalgae. In: Sahoo D, Seckbach J (eds) The Algae World. Springer, Berlin, pp 391-401. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7321-8_14

Blunt JW, Copp BR, Munro MHG, Northcote PT, Prinsep MR (2010) Marine natural products. Nat Prod Rep.https://doi.org/10.1039/b906091j

Bolser RC, Hay ME (1996) Are Tropical Plants Better Defended? Palatability and Defenses of Temperate vs. Tropical Seaweeds. Ecol. https://doi.org/10.2307/2265730

Bonaldo RM, Hay ME (2014) Seaweed-Coral Interactions: Variance in Seaweed Allelopathy, Coral Susceptibility, and Potential Effects on Coral Resilience. Plos One.https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085786

Boopathy NS, Kathiresan K (2013) Anticancer agents derived from marine algae. Funct Ingred Algae Foods Nutraceuticals.https://doi.org/10.1533/9780857098689.2.307

Brooker RM, Sih TL, Dixson DL (2017) Contact with seaweed alters prey selectivity in a coral-feeding reef fish. Mar Ecol Prog Ser.https://doi.org/10.3354/meps12317

Castilla-Gavilán M, Turpin V, Buzin F, Cognie B, Decottignies (2018) Optimizing metamorphosis in *Paracentrotus lividus* aquaculture using alternative macroalgae species to *Corallina* sp. Aquac Int.https://doi.org/10.1007/s10499-018-0305-8

Chhetri BK, Mojib N, Moore SG, Delgadillo DA, Burch JE, Barrett NH, Gaul DA, Marquez L, Soapi K, Nelson HM, Quave CL, Kubanek J (2023) Cryptic Chemical Variation in a Marine Red Alga as Revealed by Nontargeted Metabolomics. Acs Omega.https://doi.org/10.1021/acsomega.3c00301

Cornwall CE, Carlot J, Branson O, Courtney TA, Harvey BP, Perry CT, Andersson AJ, Diaz-Pulido G, Johnson MD, Kennedy E, Krieger EC, Mallela J, McCoy SJ, Nugues MM, Quinter E, Ross CL, Ryan E, Saderne V, Comeau S (2023) Crustose coralline algae can contribute more than corals to coral reef carbonate production. Commun Earth Environ.https://doi.org/10.1038/s43247-023-00766-w

Da Gama BAP, Carvalho AGV, Weidner K, Soares AR, Coutinho R, Fleury BG, Teixeira VL, Pereira RC (2008) Antifouling activity of natural products from Brazilian seaweeds. Bot Mar. https://doi.org/10.1515/BOT.2008.027

Da Gama BAP, Plouguerné E, Pereira RC (2014) The Antifouling Defence Mechanisms of Marine Macroalgae. In: Bourgougnon N (ed) Advances in botanical research. Institut Universitaire Européen de la Mer, Vannes, pp. 413-440. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-408062-1.00014-7

Dixit D, Reddy CRK (2017) Non-Targeted Secondary Metabolite Profile Study for Deciphering the Cosmeceutical Potential of Red Marine Macro Alga *Jania rubens*—An LCMS-Based Approach. Cosmetic.https://doi.org/10.3390/cosmetics4040045

Doney SC, Ruckelshaus M, Duffy JE, Barry JP, Chan F, English CA, Galindo HM, Grebmeier JM, Hollowed AB, Knowlton N, Polovina J, Rabalais NN, Sydeman WJ, Talley LD (2012) Climate Change Impacts on Marine Ecosystems. Annu Rev Mar Sci. https://doi.org/10.1146/annurev-marine-041911-111611

Duffy JE, Hay ME (1990) Seaweed Adaptations to herbivory. Biosci.https://doi.org/10.2307/1311214

El-Din SMM, El-Ahwany AMD (2016) Bioactivity and phytochemical constituents of marine red seaweeds (*Jania rubens, Corallina mediterranea* and *Pterocladia capillacea*). J Taibah Univ Sci.https://doi.org/10.1016/j.jtusci.2015.06.004

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

Fine M, Hoegh-Guldberg O, Meroz-Fine E, Dove S (2019) Ecological changes over 90 years at Low Isles on the Great Barrier Reef. Nat Commun.https://doi.org/10.1038/s41467-019-12431-y

Fleury BG, Figueiredo L, Marconi MI, Teixeira VL, Ferreira ABB, Pinto AC (2011) Fatty Acids as Chemotaxonomic Markers of Marine Macrophytes from Rio de Janeiro State, Brazil. Nat Prod Commun 6:667–672

Foster MS, Riosmena-Rodriguez R, Steller DL, Woelkerling WJ (1977) Living rhodolith beds in the Gulf of California and their implications for paleoenvironmental interpretation. Geol S Am S.https://doi.org/10.1130/0-8137-2318-3.127

Fujita D, Masaki T (1985). The Antifouling by Shedding of Epithallium in Articulated Coralline Algae. Mar Fouling.https://doi.org/10.4282/sosj1979.6.1

Fusetani N (2003) Biofouling and antifouling. Nat Prod Rep.https://doi.org/10.1039/B302231P

Gómez-Lemos LA, Doropoulos C, Bayraltarov E, Diaz-Pulido G (2018) Coralline algal metabolites induce settlement and mediate the inductive effect of epiphytic microbes on coral larvae. Sci Rep-Uk.https://doi.org/10.1038/s41598-018-35206-9

Gonzalez M, Goff L (1989) The red algal epiphytes *Microcladia coulteri* and *M. californica* (Rhodophyceae, Ceramiaceae). II. Basiphyte specificity. J Phycol 25:558–567

Guiry MD, Guiry GM (2023) AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. http://www.algaebase.org. Accessed 10 Feb 2023

Harrington L, Fabricius K, De'Aht G, Negri A (2004) Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. Ecol.https://doi.org/10.1890/04-0298

Hay ME, Paul VJ, Lewis SM, Gustafson K, Tucker J, Trindell RN (1988) Can tropical seaweeds reduce herbivory by growing at night? Diel patterns of growth, nitrogen content, herbivory, and chemical versus morphological defenses. Oecologiahttps://doi.org/10.1007/BF00378604

Hay ME, Kappel QE, Fenical W (1994) Synergisms in Plant Defenses against Herbivores: Interactions of Chemistry, Calcification, and Plant Quality. Ecol.https://doi.org/10.2307/1939631

Hay ME (1984) Predictable spatial escapes from herbivory: how do these affect the evolution of herbivore resistance in tropical marine communities? Oecologia.https://doi.org/10.1007/bf00379139

Hay ME (1996) Marine chemical ecology: what's known and what's next? J Exp Mar Biol.https://doi.org/10.1016/s0022-0981(96)02659-7

Van der Heijden LH, Kamenos NA (2015) Reviews and syntheses: Calculating the global contribution of coralline algae to total carbon burial. Biogeosciences.https://doi.org/10.5194/bg-12-6429-2015
Hellio C, Broise DDL, Dufossé L, Gal YL, Bourgougnon N (2001) Inhibition of marine bacteria by extracts of macroalgae: potential use for environmentally friendly antifouling paints. Mar Environ Res. https://doi.org/10.1016/S0141-1136(01)00092-7
Hofmann LC, Bischof K (2014) Ocean acidification effects on calcifying macroalgae. Aquat Biol. https://doi.org/10.3354/ab00581
Huggett MJ, Williamson JE, Nys R, Kjelleber S, Steinberg PD (2006) Larval settlement of the common Australian sea urchin *Heliocidaris erythrogramma* in response to bacteria from the surface of coralline algae. Oecologia. https://doi.org/10.1007/s00442-006-0470-8
Hurd CL, Harrison PJ, Bishof K, Lobban CS (2014) Seaweed Ecology and Physiology. Cambridge University Press, United Kingdom
James NP, Wray JL, Ginsburg RN (1988) Calcification of encrusting aragonitic algae (Peyssonneliaceae); implications for the origin of late Paleozoic reefs and cements. J Sediment Res. https://doi.org/10.1306/212F8D78-2B24-11D7-8648000102C1865D
Jeong J, Jin H, Sohn CH, Suh K, Hong Y (2000) Algicidal activity of the seaweed *Corallina pilulifera* against red tide microalgae. J Appl Phycol. https://doi.org/10.1023/A:1008139129057
Johansen HW (1981) Coralline Algae: A First Synthesis. CRC Press, Boca Raton
Johnson MD, Price NN, Smith JE (2014) Contrasting effects of ocean acidification on tropical fleshy and calcareous algae. PEERJ. https://doi.org/10.7717/peerj.411
Jompa J, McCook LJ (2003) Coral–algal competition: macroalgae with different properties have different effects on corals. Mar Ecol Prog Ser 258:87-95
Keats D, Knight M, Pueschel C (1997) Antifouling effects of epithelial shedding in three crustose coralline algae (Rhodophyta, Coralinales) on a coral reef. J Exp Mar Biol Ecol. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(96)02771-2
Khairy HM, El-Sheikh MA (2015) Antioxidant activity and mineral composition of three Mediterranean common seaweeds from Abu-Qir Bay, Egypt. Saudi J Biol Sci. https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2015.01.010
Kim M, Choi J, Kang S, Cho J, Jin H, Chun B, Hong Y (2004) Multiple allelopathic activity of the crustose coralline alga *Lithophyllum yessoense* against settlement and germination of seaweed spores. J Appl Phycol. https://doi.org/10.1023/B:JAPH.0000048497.62774.38
Kitamura H, Kitahara S, Koh HB (1993) The induction of larval settlement and metamorphosis of two sea urchins, *Pseudocentrotus depressus* and *Anthocidaris crassispina*, by free fatty acids extracted from the coralline red alga *Corallina pilulifera*. Mar Biol.https://doi.org/10.1007/BF00349836
Leal MC, Munro MHG, Blunt JW, Puga J, Jesus B, Calado R, Rosa R, Madeira C (2013) Biogeography and biodiscovery hotspots of macroalgal marine natural products. Natural product reports. Nat Prod Rep. https://doi.org/10.1039/C3NP70057G
Lefranc F, Koutsaviti A, Ioannou E, Kornienko A, Roussis V, Kiss R, Newman D. (2019) Algae metabolites: from in vitro growth inhibitory effects to promising anticancer activity. Nat Prod Rep.https://doi.org/10.1039/C8NP00057C
Li J, Rahimi SAKA, Satuito CG, Kitamura H (2004) Combination of macroalgae-conditioned water and periphytic diatom *Navicula ramosissima* as an inducer of larval metamorphosis in the sea urchins *Anthocidaris crassispina* and *Pseudocentrotus depressus*. SOSJ 21:1–6. https://doi.org/10.4282/sosj.21.1
Lirman D (2001) Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. Coral Reefs.https://doi.org/10.1007/s003380000125
Littler MM (1976) Calcification and its Role among the Macroalgae. Micronesica-Series 12:27–41
Littler MM, Littler DS (1980) The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: Field and laboratory tests of a functional form model. Am Nat 116:25–44. https://doi.org/10.1086/283610
Littler MM, Taylor PR, Littler DS (1983) Algal Resistance to Herbivory on a Caribbean Barrier Reef. Coral Reefs.https://doi.org/10.1007/BF02395281
Liu S, Liao LM, Wang W (2013) Conspecificity of two morphologically distinct calcified red algae from the northwest Pacific Ocean: *Galaxaura pacifica* and *G. filamentosa* (Galaxauraceae, Rhodophyta). Bot Stud. https://doi.org/10.1186/1999-3110-54-1
Lobel PS, Anderson DM, Durand-Clement M (1988) Assessment of Ciguatera Dinoflagellate Populations: Sample Variability and Algal Substrate Selection. Biol Bull.https://doi.org/10.2307/1541896
Loffler Z, Bellwood DR, Hoey AS (2015a) Among-habitat algal selectivity by browsing herbivores on an inshore coral reef. Coral Reefs.https://doi.org/10.1007/s00338-015-1265-3
Loffler Z, Belwood DR, Hoey AS (2015b) Associations among coral reef macroalgae influence feeding by herbivorous fishes. Coral Reefs.https://doi.org/10.1007/s00338-014-1236-0
Luyen Q, Cho J, Choi J, Kang J, Park NG, Hong Y (2009) Isolation of algal spore lytic C17 fatty acid from the crustose coralline seaweed *Lithophyllum yessoense*. J Appl Phycol.https://doi.org/10.1007/s10811-008-9387-4
Manilal A, Sujith S, Sabarathnam B, Kiran GS, Selvin J, Shakir C, Lipton AP (2010) Antifouling Potentials of Seaweeds Collected from the Southwest Coast of India. World J Agric Sci 6:243–248
Martins CDL, Ramlov F, Carneiro NPN, Gestinari LM, Santos BF, Bento LM, Lhullier C, Gouvea L, Bastos E, Horta PA (2012) Antioxidant properties and total phenolic contents of some tropical seaweeds of the Brazilian coast. J Appl Phycol.https://doi.org/10.1007/s10811-012-9918-x
Martone PT, Schipper SR, Froese T, Bretner J, Demong A, Eastham TM (2021) Calcification does not necessarily protect articulated coralline algae from urchin grazing. J Exp Mar Biol Ecol.https://doi.org/10.1016/j.jembe.2021.151513
Maschek JA, Baker BJ (2001) The Chemistry of Algal Secondary Metabolism. In: McClintock JB, Baker BJ (eds) Marine Chemical Ecology. CRC Press, Boca Raton, pp 1–24
McClintock JB, Baker BJ (2001) Marine Chemical Ecology. CRC Press, Boca Raton
McCook LJ, Jompa J, Diaz-Pulido G (2001) Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. Coral Reefs.https://doi.org/10.1007/s003380000129
McCormick MI, Barry RP, Allan BJM (2017) Algae associated with coral degradation affects risk assessment in coral reef fishes. Sci Rep-Uk.https://doi.org/10.1038/s41598-017-17197-1
McCoy SJ, Kamenos NA (2015) Coralline Algae (Rhodophyta) In A Changing World: Integrating Ecological, Physiological, and Geochemical Responses to Global Change. J Phycol https://doi.org/10.1111/jpy.12262
McCoy SJ, Kamenos NA (2018) Coralline algal skeletal mineralogy affects grazer impacts. Glob Chang Biol.https://doi.org/10.1111/gcb.14370
Medeiros HE, Da Gama BAP, Gallerani G (2007) Antifouling Activity of Seaweed Extracts from Guarujá, São Paulo, Brazil. Braz J Oceanogr 55:257–264
Mellin C, Thompson A, Jonker MJ, Emslie MJ (2019) Cross-Shelf Variation in Coral Community Response to Disturbance on the Great Barrier Reef. Diversity. https://doi.org/10.3390/d11030038

Meyer KD, Paul VJ, Sanger HR, Nelson SG (1994) Effects of seaweed extracts and secondary metabolites on feeding by the herbivorous surgeonfish *Naso lituratus*. Coral Reefs.https://doi.org/10.1007/BF00300770

Meyer KD, Paul VJ (1995) Variation in secondary metabolite and aragonite concentrations in the tropical green seaweed Neomeris annulata: effects on herbivory by fishes. Mar Biol https://doi.org/10.1007/BF00350676

Mogstad AA, Johnsen G (2017) Spectral characteristics of coralline algae: a multi-instrumental approach, with emphasis on underwater hyperspectral imaging. Appl Optics 56:9957–9975

Morcom NF, Woelkerling WJ (2000) A critical interpretation of coralline-coralline (Corallinales, Rhodophyta) and coralline-other plant interactions. Cryptogam. Algol. https://doi.org/10.1016/S0181-1568(00)00102-1

Nakahara H, Sakami T, Chinain M, Ishida Y (1996) The role of macroalgae in epiphytism of the toxic dinoflagelate *Gambierdiscus toxicus* (Dinophyceae). Phycol Reshttps://doi.org/10.1111/j.1440-1835.1996.tb00385.x

Nash MC, Diaz-Pulido G, Harvey AS, Adey W (2019) Coralline algal calcification: A morphological and process-based understanding. Plos One.https://doi.org/10.1371/journal.pone.0221396

Nekooei M, Shafiee SM, Zahiri M, Maryamabadi A, Nabipour I (2021) The methanol extract of red algae, *Dichotomaria obtusata*, from Persian Gulf promotes in vitro osteogenic differentiation of bone marrow mesenchymal stem cells; a biological and phytochemical study. J Pharm Pharmacol.https://doi.org/10.1093/jpp/rgaa046

Nelson WA (2009) Calcified macroalgae – critical to coastal ecosystems and vulnerable to change: a review. Mar Freshw Res.https://doi.org/10.1071/MF08335

Nieder C, Liao C, Chen CA, Liu S (2019) Filamentous calcareous alga provides substrate for coral-competitive macroalgae in the degraded lagoon of Dongsha Atoll, Taiwan. Plos One. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200864

Nieder C, Liao C, Lee C, Clements KD, Liu S (2022) Novel field observations of coral reef fishes feeding on epiphytic and epizoic organisms associated with the allelopathic seaweed *Galaxaura divaricata*. Ecol Evol.https://doi.org/10.1002/ece3.9529

Ohsawa N, Ogata Y, Okada N, Itoh N (2001) Physiological function of bromoperoxidase in the red marine alga, *Corallina pilulifera*: production of bromoform as an allelochemical and the simultaneous elimination of hydrogen peroxide. Phytochem.https://doi.org/10.1016/s0031-9422(01)00259-x

Padilla DK (1989). Algal structure defenses: form and calcification in resistance to tropical limpets. Ecol.https://doi.org/10.2307/1941352

Page MJ, McKenzie JE, Bossuyt PM, Boutron I, Hoffmann TC, Mulrow CD, Shamseer L, Tetzlaff JM, Akl EA, Brennan SE, Chou R, Glanville J, Grimshaw JM, Hróbjartsson A, Lalu MM, Li T, Woder EW, Mayo-Wilson E, McDonald S, McGuinness LA, Stewart LA, Thomas J, Tricco AC, Welch VA, Whiting P, Moher D (2021) The PRISMA 2020 statement: an updated guideline for reporting systematic reviews. BMJhttps://doi.org/10.1136/bmj.n71

Parsons ML, Settlemier CJ, Ballauer JM (2011) An examination of the epiphytic nature of *Gambierdiscus toxicus*, a dinoflagellate involved in ciguatera fish poisoning. Harmful Algae.https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.04.011

Paul VJ, Hay M (1986) Seaweed susceptibility to herbivory: chemical and morphological correlates. Mar Ecol Prog Ser.https://doi.org/10.3354/meps033255

Pearce CM, Scheibling RE (1990) Induction of Metamorphosis of Larvae of the Green Sea Urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, by Coralline Red Algae. Biol Bull.https://doi.org/10.2307/1542322

Pennings SC, Svedberg J (1993) Does $CaCO_3$ in food deter feeding by sea urchins? Mar Ecol Prog Ser 101:163–167

Pereira RC, Da Gama BAP, Coutinho R, Yoneshigue-Valentin Y (2003) Ecological roles of natural products of the brazilian red seaweed *Laurencia obtusa*. Braz J Biol.https://doi.org/10.1590/S1519-69842003000400013

Rasher DB, Hay ME (2010) Chemically rich seaweeds poison corals when not controlled by herbivores. P Natl Acad Sci-Biol. https://doi.org/10.1073/pnas.0912095107

Rasher DB, Hay ME (2014) Competition induces allelopathy but suppresses growth and anti-herbivore defence in a chemically rich seaweed. P Roy Soc B-Biol Sci. https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2615

Rasher DB, Stout EP, Engel S, Kubanek J, Hay ME (2011) Macroalgal terpenes function as allelopathic agents against reef corals. P Natl Acad Sci-Biol.https://doi.org/10.1073/pnas.1108628108

Rich WA, Schubert N, Schläpfer N, Carvalho VF, Horta ACL, Horta PA (2018) Physiological and biochemical responses of a coralline alga and a sea urchin to climate change: Implications for herbivory. Mar Environ Res.https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.09.026

Riding R, Guo L (1991) Permian Marine Calcareous Algae. In: Riding R (ed) Calcareous Algae and Stromatolites. Springer, Berlin, pp 452–480

Roberts RD, Lapworth C (2001) Effect of delayed metamorphosis on larval competence, and post-larval survival and growth, in the abalone *Haliotis iris* Gmelin. J Exp Mar Biol Ecol.https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00346-4

Rosa SD, Kamenarska Z, Stefanov K, Dimitrova-Konaklieva S, Najdenski C, Tzvetkova I, Ninova V, Popov S (2003) Chemical Composition of *Corallina mediterranea* Areschoug and *Corallina granifera* Ell. et Soland. Z Naturforsch C. https://doi.org/10.1515/znc-2003-5-606

Rowley, RJ (1989) Settlement and recruitment of sea urchins (*Strongylocentrotus* spp.) in a sea-urchin barren ground and a kelp bed: are populations regulated by settlement or post-settlement processes? Mar Biol. https://doi.org/10.1007/BF00394825

Ryu B, Qian Z, Kim M, Nam KW, Kim S (2009) Anti-photoaging activity and inhibition of matrix metalloproteinase (MMP) by marine red alga, *Corallina pilulifera* methanol extract. Radiat Phys Chem. https://doi.org/10.1016/j.radphyschem.2008.09.001

Santos GN, Pestana EMS, Santos CC, Cassano V, Nunes JMC (2020) Diversity of Galaxauraceae (Nemaliales, Rhodophyta) in northeastern Brazil: new record and two new species, *Dichotomaria viridis* sp. nov. and *Tricleocarpa laxa* sp. Phytotaxa. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.454.2.1

Schupp PJ, Paul VJ (1993) Calcium Carbonate and Secondary Metabolites in Tropical Seaweeds: variable effects on herbivorous fishes. Ecol.https://doi.org/10.2307/1939440

Sheu J, Huang S, Wang G, Duh C (1997) Study on Cytotoxic Oxygenated Desmosterols Isolated from the Red Alga *Galaxaura marginata*. J Nat Prod.https://doi.org/10.1021/np9701844

Smith AM, Sutherland JE, Kregting L, Farr TJ, Winter DJ (2012) Phylomineralogy of the coralline red algae: correlation of skeletal mineralogy with molecular phylogeny. Phytochem.https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2012.06.003

Solandt J, Campbell AC (2001) Macroalgal feeding characteristics of the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi at Discovery Bay, Jamaica. Caribb J Sci 37:227–238

Spalding MD, Fox HE, Allen GR, Davidson N, Ferdaña ZA, Finlayson M, Halpern BS, Jorge MA, Lombana A, Lourie SA, Martin KD, McManus E, Molnar J, Recchia CA, Robertson J (2007) Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. Biosci. https://doi.org/10.1641/B570707

Swanson RL, Nys R, Huggett MJ, Green JK, Steinberg PD (2006) In situ quantification of a natural settlement cue and recruitment

of the Australian sea urchin *Holopneustes purpurascens*. Mar Ecol Prog Ser 314:1–14

Taniguchi K, Kurata K, Maruzoi T, Suzuki M (1994) Dibromomethane, a Chemical Inducer of Larval Settlement and Metamorphosis of the Sea Urchin *Strongylocentrotus nudus*. Fisheries SCI 60:795–796

Tebben J, Motti CA, Siboni N, Tapiolas DM, Negri AP, Schupp PJ, Kitamura M, Hatta M, Steinberg PD, Harder T (2015) Chemical mediation of coral larval settlement by crustose coralline algae. Sci Rep-Uk. https://doi.org/10.1038/srep10803

Teixeira CD, Chiroque-Solano PM, Ribeiro FV, Carlos-Junior LA, Neves LM, Salomon OS, Salgado LT, Falsarella LN, Cardoso GO, Villela LV, Freitas MO, Moraes FC, Bastos AC, Moura RL (2021) Decadal (2006-2018) dynamics of Southwestern Atlantic's largest turbid zone reefs. Plos One.https://doi.org/10.1371/journal.pone.0247111

Teixeira VL (2013) Marine Natural Products from Seaweeds. RVQ.https://doi.org/10.5935/1984-6835.20130033

Thornber CS, Jones E, Stachowicz JJ (2008) Differences in herbivore feeding preferences across a vertical rocky intertidal gradient. Mar Ecol Prog Ser.https://doi.org/10.3354/meps07406

Thurber RV, Burkepile DE, Correa AMS, Thurber AR, Shantz AA, Welsh R, Pritchard C, Rosales S (2012) Macroalgae Decrease Growth and Alter Microbial Community Structure of the Reef-Building Coral, *Porites astreoides*. Plos One. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044246

Wang R, Tang X (2016) Allelopathic effects of macroalga *Corallina pilulifera* on the red-tide forming alga *Heterosigma akashiwo* under laboratory conditions. Chin J Oceanol Limnol.https://doi.org/10.1007/s00343-015-4336-y

Wang R, Xiao H, Zhang P, Qu L, Cai H, Tang X (2007) Allelopathic effects of *Ulva* pertusa, *Corallina pilulifera* and *Sargassum thunbergii* on the growth of the dinoflagellates *Heterosigma akashiwo* and *Alexandrium tamarense*. J Appl Phycol. https://doi.org/10.1007/s10811-006-9117-8

Watson DC, Norton TA (1985) Dietary Preferences of The Common Periwinkle, Littorea (L.). J Exp Mar Biol. https://doi.org/10.1016/0022-0981(85)90230-8

Whittaker RH, Feeny PP (1971) Allelochemics: Chemical Interactions between Species. Sci. 757

Woelkerling WJ, Irvine LM, Harvey AS (1993) Growth-forms in Non-geniculate Coralline Red Algae (Corallinales, Rhodophyta). Aust Syst Bot. https://doi.org/10.1071/SB9930277

Springer Nature or its licensor (e.g. a society or other partner) holds exclusive rights to this article under a publishing agreement with the author(s) or other rightsholder(s); author self-archiving of the accepted manuscript version of this article is solely governed by the terms of such publishing agreement and applicable law.

Authors and Affiliations

Amanda Cunha De Souza Coração[1] · Brendo Araujo Gomes[2] · Amanda Mendonça Chyaromont[3] · Ana Christina Pires Lannes-Vieira[1] · Ana Prya Bartolo Gomes[3] · Erick Alves Pereira Lopes-Filho[4] · Suzana Guimarães Leitão[5] · Valéria Laneuville Teixeira[6] · Joel Campos De Paula[1]

✉ Amanda Cunha De Souza Coração
amanda.coracao@edu.unirio.br

Brendo Araujo Gomes
brendoo.bc@ufrj.br

Amanda Mendonça Chyaromont
amneko4@edu.unirio.br

Ana Christina Pires Lannes-Vieira
lannesana@edu.unirio.br

Ana Prya Bartolo Gomes
anaprya@edu.unirio.br

Erick Alves Pereira Lopes-Filho
lopesferick@ufrj.br

Suzana Guimarães Leitão
sgleitao@pharma.ufrj.br

Valéria Laneuville Teixeira
valerialaneuville@id.uff.br

Joel Campos De Paula
joel.paula@unirio.br

[1] Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical), Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Avenue Pasteur, 458, Rio de Janeiro, Urca CEP: 22.290-255, Brazil

[2] Programa de Pós-Graduação em Biotecnologia Vegetal e Bioprocessos, Centro de Ciências da Saúde, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Avenue Carlos Chagas Filho, 373, Rio de Janeiro CEP: 21941-590, Brazil

[3] Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Avenue Pasteur, 458, Rio de Janeiro, Urca CEP: 22.290-255, Brazil

[4] Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, , Quinta da Boa Vista s/n, Horto Botânico, Rio de Janeiro CEP: 20.940-040, Brazil

[5] Faculdade de Farmácia, Centro de Ciências da Saúde, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Avenue Carlos Chagas Filho, 373, Rio de Janeiro CEP: 21941-590, Brazil

[6] Instituto de Biologia, Universidade Federal Fluminense, Professor Marcos Waldemar de Freitas Reis Street, s/n, Niterói, Rio de Janeiro CEP: 24.210-201, Brazil

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Table 1: Species or Genus of red calcified macroalgae reported in literature, the locality that they were collected, chemical material, ecological activity and the papers related to the information:

Species or Genus	Locality	Chemical material	Ecological Activity	Papers
Corallinales				
Alatocladia yessoensis (Yendo) P.W.Gabrielson, K.A.Miller & Martone *[1]	-	Dibromomethane	Larval settlement and metamorphosis of the sea urchin *Mesocentrotus nudus* A. Agassiz, 1864 [#1]	Taniguchi et al. 1994
Amphiroa anceps (Lamarck) Decaisne	Bare Island – Australia	Macroalgae thallus	Anti-herbivory activity against *Heliocidaris erythrogramma* Valenciennes, 1846	Wright et al. 2005
Amphiroa beauvoisii J.V.Lamouroux *[2]	Nomo Bay, Nagasaki – Japan	Macroalgae thallus	Larval metamorphosis of the sea urchin *Heliocidaris crassispina* A. Agassiz, 1864 [#2]	Li et al. 2004
	North Carolina – United States of America	Lipophilic and aqueous crude extracts	Anti-herbivory activity against *Arbacia punctulata* Lamarck, 1816 and *Lytechinus variegatus* Lamarck, 1816	Bolser and Hay 1996
	Votua Village, Viti Levu – Fiji	Macroalgae thallus	Anti-herbivory activity against seven herbivorous fishes	Rasher et al. 2013
Amphiroa crassa J.V.Lamouroux	Votua Village, Viti Levu – Fiji	Ethyl acetate fractions of the methanolic crude extract	Bleaching and suppression of photosynthetic efficiency of the corals *Acropora millepora* Ehrenberg, 1834 and *Pocillopora damicornis* Linnaeus, 1758	Rasher et al. 2011

Amphiroa ephedraea (Lamarck) Decaisne	-	Dibromomethane	Larval settlement and metamorphosis of the sea urchin *Mesocentrotus nudus* A. Agassiz, 1864 [#1]	Taniguchi et al. 1994
Amphiroa fragilíssima (Linnaeus) J.V.Lamouroux	Coco Point Reef, Bocas del Toro – Panama	Macroalgae thallus and Ethyl acetate fraction of a Methanolic crude extract	Bleaching and suppression of photosynthetic efficiency of the coral *Porites porites* Pallas, 1766	Rasher and Hay 2010
	Sweetings Key – Bahama Island	Lipophilic and aqueous crude extracts	Anti-herbivory activity against *Arbacia punctulata* Lamarck, 1816 and *Lytechinus variegatus* Lamarck, 1816	Bolser and Hay 1996
Amphiroa sp.	Hitiaa and Papara reef, Tahiti – French Polynesia – France	Macroalgae thallus	Attachment and re-commencement of *Gambierdiscus toxicus* R.Adachi & Y.Fukuyo, 1979	Nakahara et al. 1996
	Heron Reef, Southern Great Barrier Reef – Australia	Macroalgae thallus	Allelophatic competition against corals	Brown et al. 2020
Bossiella orbigniana (Decaisne) P.C.Silva	Bodega Bay, California – United States of America	Live and frozen macroalgae thallus	Lower preference for feeding by the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* Stimpson, 1857	Thornber et al. 2008
Corallina crassisima (Yendo) K.Hind & G.W.Saunders	Nomo Bay, Nagasaki – Japan	Macroalgae conditioned water	Larval metamorphosis of the sea urchin *Heliocidaris crassispina* A. Agassiz, 1864 [#2]	Li et al. 2004
Corallina maxima (Yendo) K.R.Hind & G.W.Saunders *[3]	-	Dibromomethane	Larval settlement and metamorphosis of the sea urchin *Mesocentrotus nudus* A. Agassiz, 1864 [#1]	Taniguchi et al. 1994

	Himi, Toyama – Japan	Bromoform	Suppression of growth of epiphytic microalgae	Ohsawa et al. 2001
	Taipingjiao, Qingdao – China	Macroalgae thallus, dry powder and boiled aqueous extract	Inhibition of growth and mortality of *Heterosigma akashiwo* (Y.Hada) Y. Hada ex Y. Hara & M.Chihara, 1987 and *Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech, 1995	Wang et al. 2007 Wang and Tang 2016
Corallina pilulifera Postels & Ruprecht	South Korea	Powder of the thallus, methanolic crude extract and aqueous fraction	Inhibition of growth of *Akashiwo sanguinea* (K.Hirasaka) Gert Hansen & Moestrup, 2000 [#3], *Heterosigma akashiwo* (Y.Hada) Y.Hada ex Y.Hara & M.Chihara, 1987, *Karenia mikimotoi* (Miyake & Kominami ex Oda) Gert Hansen & Moestrup, 2000 [#4], *Margalefidinium polykrikoides* (Margalef) F.Gómez, Richlen & D.M.Anderson, 2017 [#5], *Prorocentrum triestinum* J.Schiller, 1918, and Pyraminonas sp.	Jeong et al. 2000
	Nomozaki, Nagasaki – Japan	Macroalgae thallus	Larval metamorphosis of the sea urchin *Heliocidaris crassispina* A. Agassiz, 1864 [#2]	Li et al. 2004
	Saga, Kyushu – Japan	Arachidonic acid and eicosapentaenoic acid	Larval settlement and metamorphosis of the sea urchin *Pseudocentrotus depressus* A. Agassiz, 1864 and	Kitamura et al. 1993

			Heliocidaris crassispina A. Agassiz, 1864 [#2]	
	-	Dibromomethane	Larval settlement and metamorphosis of the sea urchin *Mesocentrotus nudus* A. Agassiz, 1864 [#1]	Taniguchi et al. 1994
	Firth of Clyde – Scotland	Macroalgae thallus	Anti-herbivory against the periwinkle *Littorina littorea* Linnaeus, 1758	Watson and Norton 1985
	Casa Cove and Dike Rock, La Jolla, California – United States of America	Macroalgae thallus	Larval metamorphosis of the sea hare *Aplysia californica* J. G. Cooper, 1863	Pawlik 1989
	Helgoland Island – Germany	Diclorомethane and metanol 1:1 extract	Inhibition of the attachment of the diatoms *Navicula phyllepta* Kützing, 1844, *Navicula arenaria* Donkin, 1861 and *Amphora* sp.	Lam et al. 2007
Corallina officinalis Linnaeus	Bare Island - Australia	Macroalgae thallus	Anti-herbivory activity against *Heliocidaris erythrogramma* Valenciennes, 1846	Wright et al. 2005
	Nomo Bay, Nagasaki – Japan	Macroalgae thallus	Larval metamorphosis of the sea urchin *Heliocidaris crassispina* A. Agassiz, 1864 [#2]	Li et al. 2004
	Eagle Head and Mill Cove, Nova Scotia – Canada	Macroalgae conditioned water	Larval metamorphosis of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* O.F. Müller, 1776	Pearce and Scheibling 1990

Corallina vancouveriensis Yendo	Bodega Bay, California – United States of America	Live and frozen macroalgae thallus	Higher preference for feeding by the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* Stimpson, 1857	Thornber et al. 2008
	Batz-sur-Mer – France	Macroalgae conditioned water and the macroalgae thallus	Larval metamorphosis of the sea urchin *Paracentrotus lividus* Lamarck, 1816	Castilla-Gavilán et al. 2018
Corallina sp.	Casa Pool, Bench Reef, and North Bird Rock – United States of America	Macroalgae thallus	Anti-herbivory activity against the fish *Girella nigricans* Ayres, 1860 and *Kyphosus azureus* Jenkins & Evermann, 1889[#6] and high preference of the crab *Pachygrapsus crassipes* Randall, 1840	Barry and Ehret 1993
	Cultivated at Glenhaven Aquaculture Centre – New Zealand	Macroalgae thallus	Larval settlement and metamorphosis of the abalone *Haliotis iris* Gmelin, 1791	Roberts et al. 2004
Harveylithon rupestre (Foslie) A.Rösler, Perfectti, V.Peña & J.C.Braga *[4]	Gulf of Aden coast in Al Mukallah, Burum, Bir Ali, and Balhaf – Yemen	Macroalgae thallus	Competition for space against the corals *Porites lutea* Milne Edwards & Haime, 1851 and *Stylophora pistillata* Esper, 1792	Benzoni et al. 2011
	Taylor Island - South Australia	Macroalgae thallus	Larval settlement of the abalone *Haliotis laevigata* Donovan, 1808	Daume et al. 1999
Hydrolithon murakoshii Iryu & Matsuda	Gulf of Aden coast in Al Mukallah, Burum,	Macroalgae thallus	Competition for space against the corals *Porites lutea* Milne Edwards &	Benzoni et al. 2011

	Bir Ali, and Balhaf – Yemen		Haime, 1851 and *Stylophora pistillata* Esper, 1792	
Hydrolithon boergesenii (Foslie) Foslie [*5]	Great Barrier Reef and Ningaloo Reef – Australia, Singapore, Island of Guam and Okinawa – Japan	Macroalgae thallus	Larval settlement, attachment and metamorphosis of the corals Acroporidae, Siderastreidae, Favidae	Tebben et al. 2015
	Kāneʻohe Bay, Hawai – United States of America	Macroalgae conditioned water	Facilitation of the growth of bacterioplankton communities	Quinlan et al. 2019
Hydrolithon spp.	Houtman Abrol hos Islands – Western Australia	Macroalgae thallus	Larval settlement of the coral *Acropora spicifera* Dana, 1846	Foster and Gilmour 2016
Jania pacifica Areschoug[*6]	Tangolunda - Coast of Mexico	Ethanolic crude extract	Weak toxicity to the fish *Poecilia reticulata* Peters, 1859	Lara-Isassi 1995
	Praia Branca, Guaruja, São Paulo – Brazil	Dichloromethane crude extract	Antifouling against the brown mussel *Perna perna* Linnaeus, 1758	Medeiros et al. 2007
Jania rubens (Linnaeus) J.V.Lamouroux	Cape Zebib zone – Tunisia	Methanolic crude extract	Antimicrobial activity against the marine bacteria *Shewanella* sp.	Ali et al. 2012
	Leleiwi Beach Park, Hilo, Hawaii – United States of America	Macroalgae thallus	Proliferation of the dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* R.Adachi & Y.Fukuyo, 1979	Parsons et al. 2011

	Praia Branca, Guaruja, São Paulo – Brazil	Dichloromethane crude extract	Antifouling against the brown mussel *Perna perna* (Linnaeus, 1758)	Da Gama et al. 2008
Jania sp.	Hitiaa and Papara reef, Tahiti – French Polynesia – France	Aqueous extract	Source of nutrients for bacteria on its surface which inhibited *Gambierdiscus toxicus* R.Adachi & Y.Fukuyo, 1979	Sakami et al. 1999
	Hitiaa and Papara reef, Tahiti – French Polynesia – France	Macroalgae thallus	Attachment and re-commencement of *Gambierdiscus toxicus* R.Adachi & Y.Fukuyo, 1979	Nakahara et al. 1996
	Arraial do Cabo, Rio de Janeiro – Brazil	Macroalgae thallus	Low feeding preference by the fish *Stegastes fuscus* Cuvier, 1830	Ferreira et al. 1998
Lithophyllum carpophylli (Heydrich) Heydrich	Cultivated at Glenhaven Aquaculture Centre – New Zealand	Macroalgae thallus	Larval settlement and metamorphosis of the abalone *Haliotis iris* Gmelin, 1791	Roberts et al. 2004
	Davies Reff – Australia	Macroalgae thallus and Methanolic crude extract	Induction of coral larvae settlement of *Acropora tenuis* Dana, 1846 and *Acropora millepora* Ehrenberg, 1834	Harrington et al. 2004
Lithophyllum prototypum (Foslie) Foslie *[7]	Moorea, French Polynesia – France	Macroalgae thallus	Recruitment of pocilloporid and acroporid corals	Price 2010
	North coast of Moorea, French Polynesia – France	Macroalgae thallus	Larval settlement of the coral *Acropora cytherea* Dana, 1846	Jorissen et al. 2021

Lithophyllum yessoense Foslie	Heron Island Research Station, southern Great Barrier Reef – Australia	Methanolic crude extract and Macroalgae thallus	Induction of coral larvae settlement of *Acropora millepora* Ehrenberg, 1834	Gòmez-Lemos et al. 2018
	Taisei, Kudou-gun, Hokkaido – Japan	Bromoform	Suppression of growth of epiphytic microalgae	Ohsawa et al. 2001
	Pohang – South Korea	Lipophilic and hydrophilic crude extracts	Allelophatic acitivity against seaweed spores	Kim et al. 2004
	Chungsapo, Busan – South Korea	heptadeca5,8,11-trien (HpDTE: C17:3)	Lysis activity against seaweed spores	Luyen et al. 2008
	-	Dibromomethane	Larval metamorphosis of the sea urchin *Mesocentrotus nudus* A. Agassiz, 1864 [#1]	Taniguchi et al.1994
	Monterey Bay, California – United States of America	Macroalgae thallus	Larval settlement of the abalone *Haliotis rufescens* Swainson, 1822	O'Leary et al., 2017
Lithophyllum spp.	Jeedah, Red Sea – Saudi Arabia	Methanolic and Aqueous extract	Antifouling against marine bacteria *Idiomarina* sp.	Al-Sofyani et al. 2017
	Heron Reef, Southern Great Barrier Reef – Australia	Macroalgae thallus	Allelophatic competition against corals	Brown et al. 2020
	Hokkaido - Japan	Ether fraction	Inhibition of the growth of the microalgae *Heterosigma akashiwo* (Y.Hada) Y.Hada ex Y.Hara & M.Chihara, 1987 and the zoospores of	Suzuki et al. 1998

			Saccharina religiosa (Miyabe) C.E.Lane, C.Mayes, Druehl & G.W.Saunders[*8]	
Lithothamnion spp.	Monterey Bay, California – United States of America	Macroalgae thallus	Larval settlement of the abalone *Haliotis rufescens* Swainson, 1822	O'Leary et al., 2017
	Heron Reef, Southern Great Barrier Reef – Australia	Macroalgae thallus	Allelophatic competition against corals	Brown et al. 2020
Lithothrix aspergillum J.E. Gray	Casa Pool, Bench Reef, and North Bird Rock – United States of America	Macroalgae thallus	Anti-herbivory activity against the fish *Girella nigricans* Ayres, 1860 and *Kyphosus azureus* Jenkins & Evermann, 1889 [#6] and high preference of the crab *Pachygrapsus crassipes* Randall,1840	Barry and Ehret 1993
Mesophyllum engelhartii (Foslie) W.H.Adey 1970	Taylor Island - South Australia	Macroalgae thallus	Larval settlement of the abalone *Haliotis laevigata* Donovan, 1808	Daume et al. 1999
Mesophyllum printzianum Woelkerling & A.S.Harvey	Cultivated at Glenhaven Aquaculture Centre – New Zealand	Macroalgae thallus	Larval settlement and metamorphosis of the abalone *Haliotis iris* Gmelin, 1791	Roberts et al. 2004
Mesophyllum spp.	Heron Reef, Southern Great Barrier Reef – Australia	Macroalgae thallus	Allelophatic competition against corals	Brown et al. 2020

Neogoniolithon fosliei Setchell & L.R.Mason 1943	Great Barrier Reef and Ningaloo Reef – Australia, Singapore, Island of Guam and Okinawa – Japan	Macroalgae thallus	Larval settlement, attachment and metamorphosis of the corals Acroporidae, Siderastreidae, Favidae	Tebben et al. 2015
Phymatolithopsis repanda (Foslie) S.Y.Jeong, Maneveldt, P.W.Gabrielson, W.A.Nelson & T.O.Cho *[9]	-	Macroalgae thallus	Larval metamorphosis of the abalone *Haliotis iris* Gmelin, 1791	Roberts and Lapworth 2001
	Cultivated at Glenhaven Aquaculture Centre – New Zealand	Macroalgae thallus	Larval settlement and metamorphosis of the abalone *Haliotis iris* Gmelin, 1791	Roberts et al. 2004
Pneophyllum coronatum (Rosanoff) Penrose	Cultivated at Glenhaven Aquaculture Centre – New Zealand	Macroalgae thallus	Larval settlement and metamorphosis of the abalone *Haliotis iris* Gmelin, 1791	Roberts et al. 2004
	Great Barrier Reef – Australia	Ethanol and Aqueous extract	Larval settlement of the coral *Acropora millepora* Ehrenberg, 1834	Siboni et al. 2014
Porolithon onkodes (Heydrich) Foslie *[10]	Great Barrier Reef and Nelly Bay – Australia	Macroalgae thallus	Larval settlement and metamorphosis of the corals *Acropora millepora* Ehrenberg, 1834 and *Acropora willisae* Veron & Wallace, 1984	Negri et al. 2001
	Gulf of Aden coast in Al Mukallah, Burum, Bir Ali, and Balhaf – Yemen	Macroalgae thallus	Competition for space against the corals *Porites lutea* Milne Edwards & Haime, 1851 and *Stylophora pistillata* Esper, 1792	Benzoni et al. 2011

	Kāne‘ohe Bay, Hawai – United States of America	Macroalgae conditioned water	Facilitation of the growth of bacterioplankton communities	Quinlan et al. 2019
	Backnumbers Reef, Great Barrier Reef – Australia	Macroalgae thallus, Ethanolic and Aqueous extract	Larval settlement and metamorphosis of corals of Acroporidae, Merulinidae, Poritidae, and Diploastreidae families	Whitman et al. 2020
	Great Barrier Reef and Ningaloo Reef – Australia, Singapore, Island of Guam and Okinawa – Japan	(2S)-1-O-(7Z,10Z,13Z-hexadecatrienoyl)-3-O-β-D-galactopyranosyl-sn-glycerol and (2R)-1-O-(palmitoyl)-3-O-α-D-(6’-sulfoquinovosyl)-sn-glycerol	Larval settlement, attachment and metamorphosis of the corals Acroporidae, Siderastreidae, Favidae	Tebben et al. 2015
Porolithon spp.	Heron Reef, Southern Great Barrier Reef – Australia	Macroalgae thallus	Allelophatic competition against corals	Brown et al. 2020
Hapalidiales				
Leptophytum adeyi Steneck & R.T.Paine	Monterey Bay, California – United States of America	Macroalgae thallus	Larval settlement of the abalone *Haliotis rufescens* Swainson, 1822	O’Leary et al., 2017
Nemaniales				

Dichotomaria diesingiana (Zanardini) Huisman, J.T.Harper & G.W.Saunders*[11]	Rufanes and Old Woman's – South Africa	Macroalgae thallus	Anti-herbivory activity against the isopod *Paridotea rubra* Barnard 1914	Díaz et al. 2006
	Island of Guam – Territory of United States of America	Macroalgae thallus	Anti-herbivory activity against the sea hare *Dolabella auricularia* Lightfoot, 1786	Penning and Paul 1992
	-	Macroalgae thallus	Anti-herbivory activity against the fish *Chlorurus sordidus* Forsskål, 1775 [#7]	Penning and Paul 1992
	Island of Guam – Territory of United States of America	Macroalgae thallus and 1:1 methanol:dichloromethane crude extract	Anti-herbivory activity against the fish *Naso lituratus* Forster, 1801	Meyer et al. 1994
	Leleiwi Beach Park, Hilo, Hawaii – United States of America	Macroalgae thallus	Proliferation of the dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* R.Adachi & Y.Fukuyo, 1979	Parsons et al. 2011
	Fortaleza Beach, Ubatuba, São Paulo – Brazil	Macroalgae thallus	Low feeding preference by the amphipod *Cymadusa filosa* Savigny, 1816	Tavares et al. 2013
Dichotomaria obtusata (J.Ellis & Solander) Lamarck *[12]	Lizard Island Research Station, Northern Great Barrier Reef – Australia	Macroalgae thallus	Allelophatic interaction with the fish *Pomacentrus amboinensis* Bleeker, 1868	Mccormick et al. 2017
	Florida Keys ReefTract – United States of America	Macroalgae thallus	Allelophatic interactions with the coral *Porites astreoides* Lamarck, 1816 and its microbial commmunity	Thurber et al. 2012

Galaxaura divaricata (Linnaeus) Huisman & R.A.Townsend	Lagoon of Dongsha Atoll – China	Macroalgae thallus	Substratum for epiphytic and epizoic organisms	Nieder et al. 2022
	Lagoon of Dongsha Atoll – China	Macroalgae thallus	Substratum for epiphytic and epizoic organisms	Nieder et al. 2019
	Votua Village, Viti Levu – Fiji	6-hydroxy-isololiolide and isololio	Bleaching and suppression of photosynthetic efficiency of the corals *Acropora millepora* Ehrenberg, 1834, *Montipora digitata* Dana, 1846, and *Pocillopora damicornis* Linnaeus, 1758	Rasher et al. 2011
	Votua Village, Viti Levu – Fiji	Macroalgae thallus	Allelophatic activity against species of butterflyfishes (*Chaetodon* spp.)	Brooker et al. 2016
Galaxaura filamentosa R.C.Y.Chou	Votua Village, Viti Levu – Fiji	Macroalgae thallus and Ethyl acetate fraction of a Methanolic crude extract	Bleaching and suppression of photosynthetic efficiency of the coral *Porites cylindrica* Dana, 1846 and anti-herbivory activity against herbivorous fishes	Rasher and Hay 2010
	Votua Village, Viti Levu – Fiji	Macroalgae thallus and ethyl acetate partition	Anti-herbivory activity against the fishes *Naso lituratus* Forster, 1801 and *Naso unicornis* Forsskål, 1775 and suppression of photosynthetic efficiency of the coral *Porites cylindrica* Dana, 1846	Rasher and Hay 2013

	Votua Village, Viti Levu – Fiji	Ethyl acetate fraction of a Methanolic crude extract	Anti-herbivory activity against the fishes *Naso lituratus* Forster, 1801 and *Naso unicornis* Forsskål, 1775	Rasher et al. 2013
	Votua Village, Viti Levu – Fiji	Macroalgae thallus	Allelophatic activity against with the corals *Porites cylindrica* Dana, 1846, *Porites lobata* Dana, 1846, *Acropora aspera* Dana, 1846, *Montipora digitata* Dana, 1846, and *Pocillopora damicornis* Linnaeus, 1758	Bonaldo and Hay 2014
	Lizard Island Research Station, Northern Great Barrier Reef – Australia	Macroalgae thallus	Foraging deterrent activity against *Oxymonacanthus longirostris* Bloch & Schneider, 1801	Brooker et al. 2017
	Orpheu Island, Central Great Barrier Reef – Australia	Macroalgae thallus	Allelophatic activity that becomes a refuge for *Acanthophora spicifera* (M.Vahl) Børgesen, 1910	Loffler et al. 2015b
Galaxaura rugosa (J.Ellis & Solander) J.V.Lamouroux *[13]	Orpheu Island, Central Great Barrier Reef – Australia	Macroalgae thallus	Anti-herbivory activity against the fishes *Kyphosus vaigiensis* Quoy & Gaimard, 1825, *Pomacanthus sexstriatus* Cuvier, 1831, and *Siganus canaliculatus* Park, 1797	Loffler et al. 2015a
	Florida Keys – United States of America	Dichloromethane and methanolic crude extract	Low preference for Scaridae and Acanthuridae fishes	Paul and Hay 1986

Galaxaura sp.	Discovery Bay – Jamaica	Macroalgae thallus	High consumption by *Diadema antillarum* Philippi, 1845 due to low caloric value	Solandt and Campbell 2001
	Orpheu Island, Central Great Barrier Reef – Australia	Macroalgae thallus	Low preference for 19 herbivorous reef fish	Mantyka and Belwood 2007
Tricleocarpa fragilis (Linnaeus) Huisman & R.A.Townsend *[14]	Island of Guam – Territory of United States of America	Dichloromethane and methanolic crude extract	Anti-herbivory activity against the fish *Zebrasoma flavescens* Bennett, 1828	Wylie and Paul 1988
	Florida Keys – United States of America	Dichloromethane and methanolic crude extract	Low preference for Scaridae and Acanthuridae fishes	Paul and Hay 1986
Tricleocarpa cylindrica (J.Ellis & Solander) Huisman & Borowitzka*[15]	Florida Keys – United States of America	Fatty acid-related compounds	Low preference for Scaridae and Acanthuridae fishes	Paul and Hay 1986
Peyssonneliales				
Peyssonnelia sp.	Monterey Bay, California – United States of America	Macroalgae thallus	Larval settlement of the abalone *Haliotis rufescens* Swainson, 1822	O'Leary et al., 2017
	Tetepare Island and Uepi Island – Solomon Islands	Diterpene glycosides peyssonnosides A−B	Inhibition of the marine fungus *Paradendryphiella salina* (G.K. Sutherl.) Woudenb. & Crous, 2013[#8]	Chhetri et al. 2023
Sporolithales				

	Taylor Island - South Australia	Macroalgae thallus	Larval settlement of the abalone *Haliotis laevigata* Donovan, 1808	Daume et al. 1999
Sporolithon durum (Foslie) R.A.Townsend & Woelkerling	Cultivated at Glenhaven Aquaculture Centre – New Zealand	Macroalgae thallus	Larval settlement of the abalone *Haliotis iris* Gmelin, 1791	Daume et al. 2000

Changes in the genus or species of macroalgae listed:

*[1] This paper named this species as the former name *Calliarthron yessoense* (Yendo) Manza.

*[2] Li et al.2004 named this species as the former name *Amphiroa zonata* Yendo.

*[3] This paper named this species as the former name *Serraticardia maxima* (Yendo) P.C.Silva.

*[4] The papers named this species as the former name *Hydrolithon rupestre* (Foslie) Penrose.

*[5] The papers named this species as the former name *Hydrolithon reinboldii* (Weber Bosse & Foslie) Foslie.

*[6] This paper named this species as the former name *Jania mexicana* W.R.Taylor.

*[7] Harrington et al. 2004, Price 2010, and Jorissen et al. 2021 named this species as the former name *Titanoderma prototypum* (Foslie) Woelkerling, Y.M.Chamberlain & P.C.Silva. Gòmez *et al*. 2018 named this species as the former name *Titanoderma* cf. *tessellatum* (Me.Lemoine) Woelkerling, Y.M.Chamberlain & P.C.Silva.

*[8] This paper named this species as the former name *Laminaria religiosa* Miyabe.

*[9] The papers named this species as the former name *Phymatolithon repandum* (Foslie) Wilks & Woelkerling.

*[10] Benzoni et al. 2011, Siboni et al. 2014, and Negri et al. 2001 named this species as the former name Hydrolithon onkodes (Heydrich) Penrose & Woelkerling.

*[11] This paper named this species as the former name *Galaxaura diesingiana* Zanardini.

*[12] Mccormick, Barry & Allan 2017 named this species as the former name *Galaxaura robusta* Kjellman. Thurber *et al*. 2012 named this species as the former name *Galaxaura obtusata* (J.Ellis & Solander) J.V.Lamouroux.

*[13] This paper named this species as the former name *Galaxaura lapidescens* (J.Ellis & Solander) J.V.Lamouroux.

*[14] Wylie & Paul 1988 named this species as the former name *Galaxaura oblongata* (J.Ellis & Solander) J.V.Lamouroux.

*[15] This paper named this species as the former name *Galaxaura cylindrica* (J.Ellis & Solander) J.V.Lamouroux.

Changes in the genus or species of herbivorous listed:

[#1] This paper named this species as the former name *Strongylocentrotus nudus* A. Agassiz, 1864.

[#2] This paper named this species as the former name *Anthocidaris crassispina* A. Agassiz, 1864.

[#3] This paper named this species as the former name *Gymnodinium sanguineum* K.Hirasaka, 1922.

[#4] This paper named this species as the former name *Gymnodinium mikimotoi* Miyake & Kominami ex Oda, 1935.

[#5] This paper named this species as the former name *Cochlodinium polykrikoides* Margalef, 1961.

[#6] This paper named this species as the former name *Hermosilla azurea* Jenkins & Evermann, 1889.

[#7] This paper named this species as the former name *Scarus sordidus* Forsskål, 1775.

[#8] This paper named this species as the former name *Dendryphiella salina* (G.K. Sutherl.) Pugh & Nicot., 1964.

REFERENCE LIST:

Ali AI, Bour ME, Ktari L, Bolhuis H, Ahmed M, Boudabbous A (2012) *Jania rubens*-associated bacteria: molecular identification and antimicrobial activity. J Appl Phycol. https://doi.org/10.1007/s10811-011-9758-0

Al-Sofyani AA (2017) Antibiofilm and antioxidant activities of extracts of crustose coralline alga *Lithophyllum* sp. from the central Red Sea, Saudi Arabia. JKAU: Mar Sci 10.4197/Mar.26-2.4

Barry JP, Ehret MJ (1993) Diet, food preference, and algal availability for fishes and crabs on intertidal reef communities in southern California. Environ. Biol. Fishes. https://doi.org/10.1007/BF00000715

Benzoni F, Basso D, Caragnano A, Rodondi G (2011) *Hydrolithon* spp. (Rhodophyta, Corallinales) overgrow live corals (Cnidaria, Scleractinia) in Yemen. Mar Biol 10.1007/s00227-011-1743-2

Bolser RC, Hay ME (1996) Are Tropical Plants Better Defended? Palatability and Defenses of Temperate vs. Tropical Seaweeds. Ecol. https://doi.org/10.2307/2265730

Bonaldo RM, Hay ME (2014) Seaweed-Coral Interactions: Variance in Seaweed Allelopathy, Coral Susceptibility, and Potential Effects on Coral Resilience. Plos One. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085786

Brooker RM, Brandl SJ, Dixson DL (2016) Cryptic effects of habitat declines: coral-associated fishes avoid coral-seaweed interactions due to visual and chemical cues. Sci Rep. https://doi.org/10.1038/srep18842

Brooker RM, Sih TL, Dixson DL (2017) Contact with seaweed alters prey selectivity in a coral-feeding reef fish. Mar Ecol Prog Ser. https://doi.org/10.3354/meps12317

Brown KT, Bender-Champ D, Hoegh-Guldberg O, Dove S (2020) Seasonal shifts in the competitive ability of macroalgae influence the outcomes of coral–algal competition. R Soc Open Sci. http://doi.org/10.1098/rsos.201797

Burkholder PR (1973) The Ecology of Marine Antibiotics and Coral Reefs. In: Jones OA, Endean R (eds) Biology and Geology of Coral Reefs – Volume II. Academic Press, New York, pp 117-182

Castilla-Gavilán M, Turpin V, Buzin F, Cognie B, Decottignies (2018) Optimizing metamorphosis in *Paracentrotus lividus* aquaculture using alternative macroalgae species to *Corallina* sp. Aquac Int. https://doi.org/10.1007/s10499-018-0305-8

Chhetri BK, Mojib N, Moore SG, Delgadillo DA, Burch JE, Barrett NH, Gaul DA, Marquez L, Soapi K, Nelson HM, Quave CL, Kubanek J (2023) Cryptic Chemical Variation in a Marine Red Alga as Revealed by Nontargeted Metabolomics. Acs Omega. https://doi.org/10.1021/acsomega.3c00301

Da Gama BAP, Carvalho AGV, Weidner K, Soares AR, Coutinho R, Fleury BG, Teixeira VL, Pereira RC (2008) Antifouling activity of natural products from Brazilian seaweeds. Bot Mar. https://doi.org/10.1515/BOT.2008.027

Daume S, Brand-Gardner S, Woelkerling WJ (1999) Settlement of abalone larvae (*Haliotis laevigata* Donovan) in response to non-geniculate coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta). J Exp Mar Biol Ecol. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00143-9

Daume S, Krsinich A, Farrel S, Gervis M (2000) Settlement, early growth and survival of *Haliotis rubra* in response to different algal species. J Appl Phycol. https://doi.org/10.1023/A:1008110828581

Díaz E, Güldenzoph C, Molis M, McQuaid C, Wahl M (2006) Variability in grazer-mediated defensive responses of green and red macroalgae on the south coast of South Africa. Mar Biol. https://doi.org/10.1007/s00227-006-0320-6

Ferreira CEL, Gonçalves JAE, Coutinho R, Peret AC (1998) Herbivory by the Dusky Damselfish *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) in a tropical rocky shore: effects on the benthic community. J Exp Mar Biol Ecol. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00056-2

Foster T, Gilmour JP (2016) Seeing red: Coral larvae are attracted to healthy-looking reefs. Mar Ecol Prog Ser 10.3354/meps11902

Gómez-Lemos LA, Doropoulos C, Bayraltarov E, Diaz-Pulido G (2018) Coralline algal metabolites induce settlement and mediate the inductive effect of epiphytic microbes on coral larvae. Sci Rep-Uk. https://doi.org/10.1038/s41598-018-35206-9

Harrington L, Fabricius K, De'Aht G, Negri A (2004) Recognition and selection of settlement substrata determine post-settlement survival in corals. Ecol. https://doi.org/10.1890/04-0298

Jeong J, Jin H, Sohn CH, Suh K, Hong Y (2000) Algicidal activity of the seaweed *Corallina pilulifera* against red tide microalgae. J Appl Phycol. https://doi.org/10.1023/A:1008139129057

Jorissen H, Galand PE, Bonnard I, Meiling S, Raviglione D, Meistertsheim A, Hédouin L, Banaigs B, Payri CE, Nugues MM (2021) Coral larval settlement preferences linked to crustose coralline algae with distinct chemical and microbial signatures. Sci Rep. https://doi.org/10.1038/s41598-021-94096-6

Kim M, Choi J, Kang S, Cho J, Jin H, Chun B, Hong Y (2004) Multiple allelopathic activity of the crustose coralline alga *Lithophyllum yessoense* against settlement and germination of seaweed spores. J Appl Phycol. https://doi.org/10.1023/B:JAPH.0000048497.62774.38

Kitamura H, Kitahara S, Koh HB (1993) The induction of larval settlement and metamorphosis of two sea urchins, *Pseudocentrotus depressus* and *Anthocidaris*

crassispina, by free fatty acids extracted from the coralline red alga *Corallina pilulifera*. Mar Biol. https://doi.org/10.1007/BF00349836

Lam C, Grage A, Schulz D, Schulte A, Harder T (2007) Extracts of North Sea macroalgae reveal specific activity patterns against attachment and proliferation of benthic diatoms: a laboratory study. Biofouling 10.1080/08927010701827646

Lara-Isassi G (1995) Screening for toxic activity of some marine benthic algae. Food Addit Contam. https://doi.org/10.1080/02652039509374334

Li J, Rahimi SAKA, Satuito CG, Kitamura H (2004) Combination of macroalgae-conditioned water and periphytic diatom *Navicula ramosissima* as an inducer of larval metamorphosis in the sea urchins *Anthocidaris crassispina* and *Pseudocentrotus depressus*. SOSJ 21:1-6. https://doi.org/10.4282/sosj.21.1

Loffler Z, Bellwood DR, Hoey AS (2015a) Among-habitat algal selectivity by browsing herbivores on an inshore coral reef. Coral Reefs. https://doi.org/10.1007/s00338-015-1265-3

Loffler Z, Belwood DR, Hoey AS (2015b) Associations among coral reef macroalgae influence feeding by herbivorous fishes. Coral Reefs. https://doi.org/10.1007/s00338-014-1236-0

Luyen Q, Cho J, Choi J, Kang J, Park NG, Hong Y (2009) Isolation of algal spore lytic C17 fatty acid from the crustose coralline seaweed *Lithophyllum yessoense*. J Appl Phycol. https://doi.org/10.1007/s10811-008-9387-4

Mantyka CS, Bellwood DR (2007) Direct evaluation of macroalgal removal by herbivorous coral reef fishes. Coral Reefs. https://doi.org/10.1007/s00338-007-0214-1

McCormick MI, Barry RP, Allan BJM (2017) Algae associated with coral degradation affects risk assessment in coral reef fishes. Sci Rep-Uk. https://doi.org/10.1038/s41598-017-17197-1

Medeiros HE, Da Gama BAP, Gallerani G (2007) Antifouling Activity of Seaweed Extracts from Guarujá, São Paulo, Brazil. Braz J Oceanogr 55:257-264

Meyer KD, Paul VJ, Sanger HR, Nelson SG (1994) Effects of seaweed extracts and secondary metabolites on feeding by the herbivorous surgeonfish *Naso lituratus*. Coral Reefs. https://doi.org/10.1007/BF00300770

Nakahara H, Sakami T, Chinain M, Ishida Y (1996) The role of macroalgae in epiphytism of the toxic dinoflagelate *Gambierdiscus toxicus* (Dinophyceae). Phycol Res. https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.1996.tb00385.x

Negri AP, Webster NS, Hill RT, Heyward AJ (2001) Metamorphosis of broadcast spawning corals in response to bacteria isolated from crustose algae. Mar Ecol Prog Ser 10.3354/meps223121

Nieder C, Liao C, Chen CA, Liu S (2019) Filamentous calcareous alga provides substrate for coral-competitive macroalgae in the degraded lagoon of Dongsha Atoll, Taiwan. Plos One. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200864

Nieder C, Liao C, Lee C, Clements KD, Liu S (2022) Novel field observations of coral reef fishes feeding on epiphytic and epizoic organisms associated with the allelopathic seaweed *Galaxaura divaricata*. Ecol Evol. https://doi.org/10.1002/ece3.9529

Ohsawa N, Ogata Y, Okada N, Itoh N (2001) Physiological function of bromoperoxidase in the red marine alga, *Corallina pilulifera*: production of bromoform as an allelochemical and the simultaneous elimination of hydrogen peroxide. Phytochem. http://dx.doi.org/10.1016/s0031-9422(01)00259-x

O'Leary JK, Barry JP, Gabrielson PW, Rogers-Bennett L, Potts DC, Palumbi SR, Micheli F (2017) Calcifying algae maintain settlement cues to larval abalone following algal exposure to extreme ocean acidification. Sci Rep 10.1038/s41598-017-05502-x

Parsons ML, Settlemier CJ, Ballauer JM (2011) An examination of the epiphytic nature of *Gambierdiscus toxicus*, a dinoflagellate involved in ciguatera fish poisoning. Harmful Algae. https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.04.011

Paul VJ, Hay M (1986) Seaweed susceptibility to herbivory: chemical and morphological correlates. Mar Ecol Prog Ser. http://dx.doi.org/10.3354/meps033255

Pawlik JR (1989) Larvae of the sea hare *Aplysia californica* settle and metamorphose on an assortment of macroalgal species. Mar Ecol Prog Ser. https://www.jstor.org/stable/24833837

Pearce CM, Scheibling RE (1990) Induction of Metamorphosis of Larvae of the Green Sea Urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, by Coralline Red Algae. Biol Bull. https://doi.org/10.2307/1542322

Pennings SC, Paul VJ (1992) Effect of plant toughness, calcification, and chemistry on herbivory by *Dolabella auricularia*. Ecol. https://doi.org/10.2307/1940014

Price N (2010) Habitat selection, facilitation, and biotic settlement cues affect distribution and performance of coral recruits in French Polynesia. Oecologia. https://doi.org/10.1007/s00442-010-1578-4

Quinlan ZA, Carroll BJ, Carlson CA, Nelson CE (2019) Species-Specific Differences in the Microbiomes and Organic Exudates of Crustose Coralline Algae Influence Bacterioplankton Communities. Front Microbiol. https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02397

Rasher DB, Hay ME (2010) Chemically rich seaweeds poison corals when not controlled by herbivores. P Natl Acad Sci-Biol. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0912095107

Rasher DB, Hay ME (2013) Competition induces allelopathy but suppresses growth and anti-herbivore defence in a chemically rich seaweed. P Roy Soc B-Biol Sci. http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.2615

Rasher DB, Hoey AS, Hay ME (2013) Consumer diversity interacts with prey defenses to drive ecosystem function. Ecol. https://doi.org/10.1890/12-0389.1

Rasher DB, Stout EP, Engel S, Kubanek J, Hay ME (2011) Macroalgal terpenes function as allelopathic agents against reef corals. P Natl Acad Sci-Biol. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1108628108

Roberts RD, Kaspar HF, Barker RJ (2004) Settlement of abalone (*Haliotis iris*) larvae in response to five species of coralline algae. J Shellfish Res 23:975-987

Roberts RD, Lapworth C (2001) Effect of delayed metamorphosis on larval competence, and post-larval survival and growth, in the abalone *Haliotis iris* Gmelin. J Exp Mar Biol Ecol. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(00)00346-4

Sakami T, Nakahara H, Chinain M, Ishida Y (1999) Effects of epiphytic bacteria on the growth of the toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* (Dinophyceae). J Exp Mar Biol Ecol. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00130-0

Siboni N, Abrego D, Motti CA, Tebben J, Harder T (2014) Gene Expression Patterns during the Early Stages of Chemically Induced Larval Metamorphosis and Settlement of the Coral *Acropora millepora.* Plos One. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091082

Solandt J, Campbell AC (2001) Macroalgal feeding characteristics of the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi at Discovery Bay, Jamaica. Caribb J Sci 37:227-238

Suzuki Y, Takabayashi T, Kawaguchi T, Matsunaga K (1998) Isolation of an allelopathic substance from the crustose coralline algae, *Lithophyllum* spp., and its effect on the brown alga, *Laminaria religiosa* Miyabe (Phaeophyta). J Exp Mar Biol Ecol. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00208-6

Taniguchi K, Kurata K, Maruzoi T, Suzuki M (1994) Dibromomethane, a Chemical Inducer of Larval Settlement and Metamorphosis of the Sea Urchin *Strongylocentrotus nudus*. Fisheries SCI 60:795-796

Tavares MR, Grande H, Jacobucci GB (2013) Habitat and food selection by herbivorous amphipods associated with macroalgal beds on the southeast coast of Brazil. Nauplius 21:09-15

Tebben J, Motti CA, Siboni N, Tapiolas DM, Negri AP, Schupp PJ, Kitamura M, Hatta M, Steinberg PD, Harder T (2015) Chemical mediation of coral larval settlement by crustose coralline algae. Sci Rep-Uk. https://doi.org/10.1038/srep10803

Thornber CS, Jones E, Stachowicz JJ (2008) Differences in herbivore feeding preferences across a vertical rocky intertidal gradient. Mar Ecol Prog Ser. https://doi.org/10.3354/meps07406

Thurber RV, Burkepile DE, Correa AMS, Thurber AR, Shantz AA, Welsh R, Pritchard C, Rosales S (2012) Macroalgae Decrease Growth and Alter Microbial Community Structure of the Reef-Building Coral, *Porites astreoides*. Plos One. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044246

Wang R, Tang X (2016) Allelopathic effects of macroalga *Corallina pilulifera* on the red-tide forming alga *Heterosigma akashiwo* under laboratory conditions. Chin J Oceanol Limnol. http://dx.doi.org/10.1007/s00343-015-4336-y

Wang R, Xiao H, Zhang P, Qu L, Cai H, Tang X (2007) Allelopathic effects of *Ulva pertusa*, *Corallina pilulifera* and *Sargassum thunbergii* on the growth of the dinoflagellates *Heterosigma akashiwo* and *Alexandrium tamarense*. J Appl Phycol. https://doi.org/10.1007/s10811-006-9117-8

Watson DC, Norton TA (1985) Dietary Preferences of The Common Periwinkle, Littorea (L.). J Exp Mar Biol. https://doi.org/10.1016/0022-0981(85)90230-8

Whitman TN, Negri AP, Bourne DG, Randall CJ (2020) Settlement of larvae from four families of corals in response to a crustose coralline alga and its biochemical morphogens. Sci Rep. https://doi.org/10.1038/s41598-020-73103-2

Wright JT, Dworjanyn SA, Rogers CN, Steinberg PD, Williamson JE, Poore AGB (2005) Density-dependent Sea urchin grazing: differential removal of species, changes in community composition and alternative community states. Mar Ecol Prog Ser 10.3354/meps298143

Wylie CR, Paul VJ (1988) Feeding preferences of the surgeonfish *Zebrasoma flavescens* in relation to chemical defenses of tropical algae. Mar Ecol Prog Ser 45:23-32

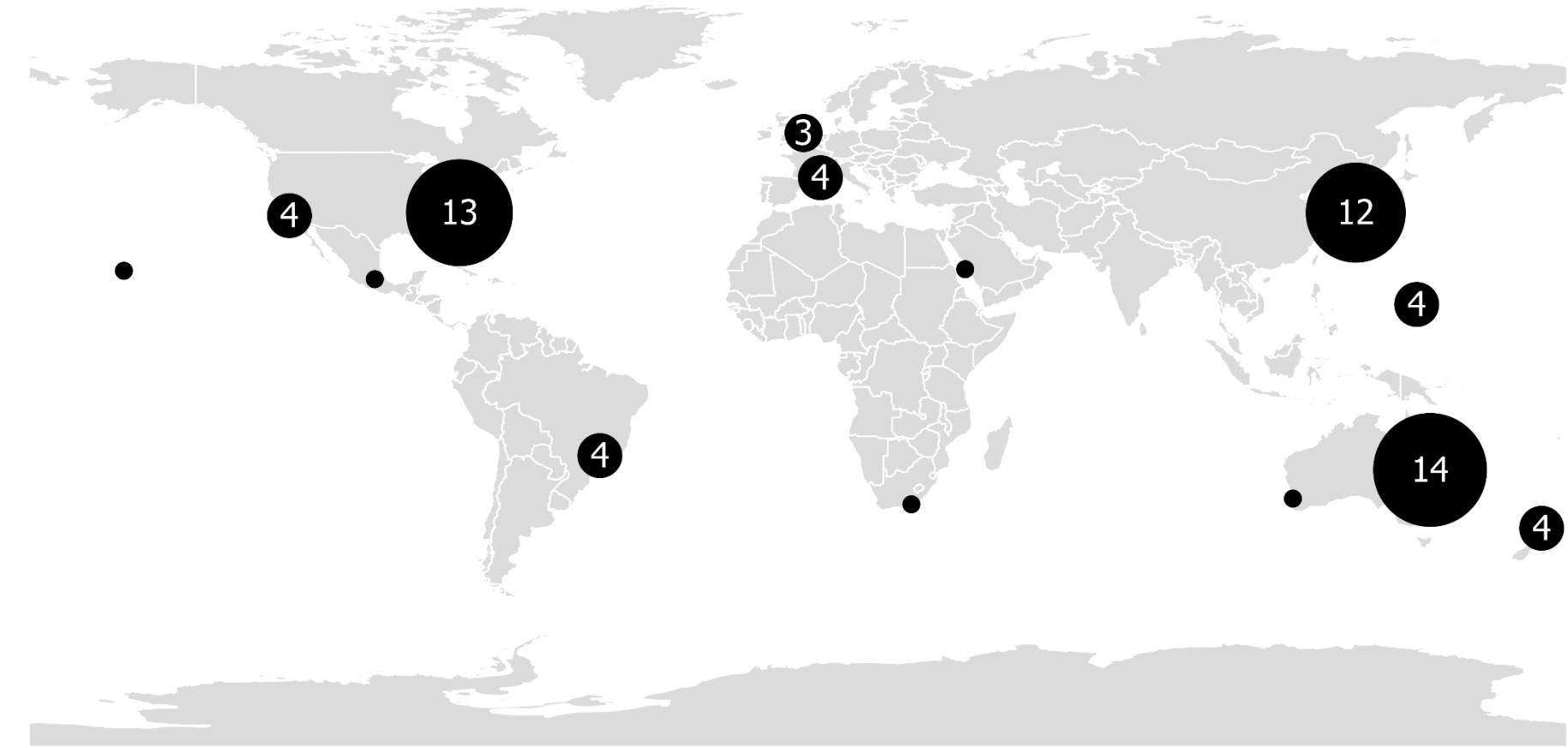


Fig. 1 Map showing the spatial distribution of the institutions of the first authors of the gathered studies (n=67). The size of the circles represents the number of institutions in nearby areas.

Chemical and structural deterrence to herbivory in two Rhodophyta species from the Brazilian coastline with distinct calcification



CAPÍTULO II: Chemical and structural deterrence to herbivory in two Rhodophyta species with distinct calcification

Amanda Cunha de Souza Coração[1], Brendo Araujo Gomes[2], Simony Carvalho Mendonça[3], Amanda Mendonça Chyaromont[4], Jenifer Santana Carneiro[5], Marcos Vinicius Toledo e Silva[6], Suzana Guimarães Leitão[7], Valéria Laneuville Teixeira[8], Joel Campos de Paula[9]

[1]Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical), Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Avenue Pasteur, 458, Urca, Rio de Janeiro, CEP: 22.290-255, Brazil. ORCID: 0000-0001-5327-1216. E-mail: * amandacoracaot@gmail.com

[2]Programa de Biotecnologia Vegetal e Bioprocessos, Centro de Ciências da Saúde, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Avenue Carlos Chagas Filho, 373, Rio de Janeiro, CEP: 21941-590, Brazil. ORCID:0000-0001-7128-8695. E-mail: brendoo.bc@ufrj.br

[3]Universidade Federal do Rio de Janeiro, Centro de Ciências da Saúde, Avenue Carlos Chagas Filho, 373, Rio de Janeiro, CEP: 21941-590, Brazil. ORCID:0000-0001-7195-1629 E-mail: sy2802@gmail.com

[4]Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Instituto de Biociências, Avenue Pasteur, 458, Urca, Rio de Janeiro, CEP: 22.290-255, Brazil.ORCID:0009-0006-4705-3582. E-mail: amneko4@edu.unirio.br

[5]Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical), Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Avenue Pasteur, 458, Urca, Rio de Janeiro, CEP: 22.290-255, Brazil. ORCID:0000-0002-1337-2474. E-mail: jenifer.carneiro@edu.unirio.br

[6] Universidade Federal do Rio de Janeiro, Faculdade de Farmácia, Centro de Ciências da Saúde, Laboratório de Fitoquímica e Farmacognosia, Departamento de Produtos Naturais e Alimentos, Rio de Janeiro, RJ, 21941-902, Brazil, Rio de Janeiro, CEP: 21941-590, Brazil. ORCID: 0000-0001-9105-1935 E-mail: mvtoledosilva@gmail.com

[7]Universidade Federal do Rio de Janeiro, Centro de Ciências da Saúde, Avenue Carlos Chagas Filho, 373, Rio de Janeiro, CEP: 21941-590, Brazil. ORCID: 0000-0001-7445-074X. E-mail:sgleitao@pharma.ufrj.br

[8]Universidade Federal Fluminense, Instituto de Biologia, Professor Marcos Waldemar de Freitas Reis Street, s/n, Niterói, Rio de Janeiro, CEP: 24.210-201, Brazil. ORCID:0000-0003-4962-6912. E-mail: valerialaneuville@id.uff.br

[9]Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biodiversidade Neotropical), Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Avenue Pasteur, 458, Urca, Rio de Janeiro, CEP: 22.290-255, Brazil. ORCID: 0000-0001-5852-7516. E-mail:joel.paula@unirio.br

ABSTRACT

Calcified red macroalgae are essential organisms of benthic ecosystems, often employing structural and chemical defenses to deter herbivory. This study investigated the structural and chemical defense strategies to herbivory of two species with distinct calcification levels, *Dichotomaria marginata* (J.Ellis & Solander) Lamarck (weakly calcified) and *Arthrocardia variabilis* (Harvey) Weber-van Bosse (strongly calcified), from the southeastern Brazilian coast. It was hypothesized that *D. marginata* would rely predominantly on chemical defenses, while *A. variabilis* would be more dependent on physical deterrence. Chemical profiles of crude dichloromethane extracts from both species were analyzed using HPLC-MS/MS, chemometric analyses, and molecular networking. To assess feeding preference by the omnivorous crab *Pachygrapsus transversus*, artificial food was prepared with *Ulva* coated with extracts from both macroalgae species. Additionally, a decalcification assay was conducted with *A. variabilis* thalli to evaluate the effect of calcium carbonate ($CaCO_3$) removal on herbivory. The chemical profile of *D. marginata* showed a higher diversity and abundance of secondary metabolites compared to *A. variabilis,* and molecular networks revealed clusters of phenolic substances, phytosterols, and terpenoids in both extracts. *Dichotomaria marginata* extract significantly reduced crab consumption in feeding assays, while *A. variabilis* extract showed deterrent activity only at higher concentrations. Decalcified thalli of *A. variabilis* were consumed more than thalli with a higher percentage of calcium carbonate, reaffirming the protective role of calcification against herbivory. These results underscore that both structural and chemical traits can contribute to reducing herbivory, varying their effectiveness between a strongly and weakly calcified macroalgae. Further studies are essential to clarify possible seasonal and ontogenetic variations of these defenses in algal-herbivore interactions.

Key-words: Calcareous algae, Natural Products, Ecological Interaction, Defense Strategy

INTRODUCTION

Red calcified macroalgae, belonging to the Rhodophyta group, primarily deposit calcium carbonate ($CaCO_3$) in two crystalline forms (calcite and aragonite) within different regions of their thallus, such as in the cell walls or inside their cells (Lee, 1989; Nash *et al.*, 2019). These calcified macroalgae, whether articulated or encrusting, are distributed among the subclass Corallinophycidae (including Corallinales, Corallinapetrales, Hapalidales, Rhodogorgonales, and Sporolithales), Nemaliophycidae (Nemaliales), and Rhodymeniophycidae (Nemastomatales, Peyssonneliales). The deposition of calcium carbonate and the crystalline structure of these minerals can vary by algal order, influencing their hardness and solubility (Lee, 1989). For example, species in the Corallinales order biomineralize $CaCO_3$ as magnesium calcite, while those in the Nemaliales and Nemastomatales orders produce aragonite (Johnson *et al.*, 2014; Peña *et al.*, 2020). The calcite found in Corallinales contains between 7% and 30% magnesium carbonate, making this high-Mg calcite the most soluble form of $CaCO_3$ in seawater (Lee, 1989; Hofmann and Bischof, 2014).

These macroalgae exhibit a wide latitudinal distribution and can be found from the intertidal zones of rocky shores to environments as deep as 200 meters in clear waters (Villaça, 2002). Calcified red algae, particularly rhodoliths, play a crucial ecological role in marine ecosystems as foundation species, forming extensive beds across coastal regions, including along the Brazilian coastline. A notable example is the Abrolhos Bank in the South Atlantic, the largest rhodolith bed in the world, and ranks among the four largest benthic communities dominated by macroalgae (Foster, 2001; Amado-Filho *et al.*, 2012). These habitats provide essential ecological services, acting as carbon sinks and helping mitigate ocean acidification, a growing issue due to climate change. Furthermore, these algae contribute significantly to calcium carbonate production, supporting diverse marine life by creating complex, three-dimensional habitats that foster high biodiversity (Villaça, 2002).

The calcification of the thallus in calcified red macroalgae plays a crucial role in their ecological interactions, with one of the primary advantages being the physical protection that $CaCO_3$ provides against herbivores. Naturally, the calcified thallus becomes more rigid and less palatable to organisms with delicate mouthparts, such as sea urchins and fish, making herbivory more difficult and reducing the rate of consumption (Nash *et al.*, 2019).

However, Martone *et al.* (2021) observed that the relationship between calcification and physical defense in red algae may not be straightforward and can depend on thallus morphology and the specific herbivore involved. Additionally, calcification enhances the resistance of these macroalgae to mechanical abrasion in high-energy environments, such as areas with strong hydrodynamic forces (Ferrigno *et al.*, 2024).

The evaluation of the physical defense mechanisms in calcified algae typically involves measuring the $CaCO_3$ content in their structures and assessing how this impacts their resistance to herbivory (Campbell *et al.* 2014; Rich *et al.*, 2018). The rigidity provided by calcification is studied through feeding experiments with herbivores, such as sea urchins and fish, where the effect of reduced $CaCO_3$ levels on consumption rates is tested. Many studies have utilized powdered calcium carbonate in artificial food to explore physical defense strategies (Padilla, 1989; Hay, Kappel, & Fenical, 1994), the experiment conducted by Martone *et al.* (2021) was one of the few that employed intact algal thalli for a more comprehensive assessment. Regarding red calcareous algae, antifouling activity has been observed in crustose species through the sloughing of thallus surfaces, which is considered a form of physical defense (Villas Bôas & Figueiredo, 2004). These findings highlight the importance of calcification and morphological traits in their interactions with herbivores and environmental pressures. Understanding these mechanisms is essential for predicting how these species respond to changing ocean conditions.

Beyond their structural reinforcement provided by $CaCO_3$, these macroalgae may also rely on chemical deterrents to enhance their resistance against herbivory. Studies have indicated that interactions between calcification and secondary metabolites may act synergistically to reduce herbivores' consumption of them (Pennings & Paul, 1992; Hay *et al.*, 1994). This synergy is particularly relevant for calcified red macroalgae, as they often inhabit environments with high grazing pressure, necessitating multiple strategies for protection (Pennings & Paul, 1992; Da Gama *et al.*, 2014). A recent bibliometric study indicates that the interplay between these defensive mechanisms remains an underexplored aspect of macroalgal ecology (Coração *et al.*, 2024). This defensive synergy likely plays a crucial role in shaping herbivore feeding preferences, influencing macroalgal survival, distribution, and overall contribution to coastal biodiversity.

Given this defensive complexity, it is crucial to investigate the specific strategies employed by different species of calcified macroalgae. In this study, two species with distinct calcification levels were selected to evaluate their potential defensive roles. One of the target species of this study, *Dichotomaria marginata* (J. Ellis & Solander) Lamarck, is a lightly calcified red alga of the order Nemaliales and family Galaxauraceae, with a wide tropical and sub-tropical geographic distribution (e.g., Brazil, Mexico, the United States, the Asian and African continents) (Guiry & Guiry, 2025), but with limited knowledge regarding its metabolic profile and ecological interactions (Ferreira *et al.*, 2012; García *et al.*, 2020). Originally described as *Corallina marginata* J. Ellis & Solander (1786) and later as *Galaxaura marginata* (Ellis & Solander) J.V. Lamouroux (1816), its type locality is situated on Bahamas, the thallus is always epilithic, and occupies intertidal to depth of 45m areas (Guiry & Guiry, 2025). This species belongs to the taxonomic group known as the *Dichotomaria marginata,* which has been the subject of molecular and morphological analyses globally (Fontana et al. 2024; Santos et al. 2020).

Recent study by Ribeiro & Yokoya (2023) demonstrated that *D. marginata* exhibited reduced growth, calcification, and photosynthetic performance when exposed to elevated CO2 concentrations and increased temperatures, key factors related to global climate change. Despite these stressors, the species maintained its metabolic processes through nitrogen assimilation, indicating a certain degree of resilience under environmental stress (Ribeiro & Yokoya, 2023). Furthermore, the species has been reported to have neurotoxic activity in polar fractions (Rozas & Freitas, 2008); antioxidant activity in β-carotene bleaching assays (Martins *et al.*, 2012); antibiotic activity against *Vibrio* spp. (Liao *et al.*, 2003); antitumor activity through assays with oxygenated derivatives of desmosterol (Sheu *et al.*, 1997); and anti-inflammatory activity (Rozas & Freitas, 2007).

Unlike *Dichotomaria marginata*, *Arthrocardia variabilis* (Harvey) Weber-van Bosse shows high precipitation of calcium carbonate in its thallus. This species has its type locality in Cabo Frio, RJ, Brazil, is restricted to the Western Atlantic Ocean, and was previously named *Amphiroa variabilis* Harvey. Furthermore, it is the only species of the genus *Arthrocardia* found along the Brazilian coast (Flora do Brasil, 2025; Guiry and Guiry, 2025). To date, there is no published literature on the chemical profile of this calcified alga. However, another species from the same genus, *Arthrocardia carinata* (Kützing) H.W. Johansen, has shown biological activity, inhibiting the growth of gram-positive bacterial

cultures (Vlachos *et al.*, 1997). In addition, species from the same family, Corallinaceae, such as *Jania rubens* (Linnaeus) J.V.Lamouroux, have demonstrated bactericidal, antifungal, cytotoxic, and antifouling activities against *Perna perna* Linnaeus, 1758 (Awad, 2004; Medeiros, Da Gama & Gallerani, 2007; Ali *et al.*, 2011). Thus, it is hypothesized that *A. variabilis* may have great ecological potential that has yet to be investigated.

Although there are species of Rhodophyta with substantial knowledge regarding their secondary metabolites, studies aiming to understand calcified macroalgae's chemical defense mechanisms remain scarce in the literature. Consequently, ecological questions about the functional roles of calcified red algae in rocky shore environments still need to be fully understood, creating a significant gap in our knowledge regarding the interactions between these algae and herbivores. This study investigated the chemical defenses of *Dichotomaria marginata* and *Arthrocardia variabilis* and the structural defense of *A. varibilis* against herbivory by *Pachygrapsus transversus.* Considering the distinct calcification levels of these species, it was hypothesized that *D. marginata*, which has a lower degree of calcification, would rely more heavily on chemical defenses to deter herbivores, whereas *A. variabilis*, a highly calcified species, would primarily depend on its structural defense and exhibit a weaker chemical deterrent effect. To test these hypotheses, the chemical profiles of these macroalgae were analyzed through High-Performance Liquid Chromatography coupled with tandem mass spectrometry (HPLC-MS/MS), chemometrics, and molecular network analysis, while feeding assays tested their deterrent effects on herbivores.

MATERIALS AND METHODS

CHEMICAL EXTRACTION

The macroalgae *Dichotomaria marginata* (Voucher HUNI00006716) and *Arthrocardia variabilis* (Voucher HUNI00007798) were collected from Tanguazinho Beach, Angra dos Reis-RJ (-23.01025, -44.35960), and Praia Vermelha, Rio de Janeiro-RJ (-22.95647, - 43.16424), respectively. A sorting process was conducted to remove epiphytic algae and associated animals, followed by weighing the wet algae and drying them in a ventilated oven for 72 hours. Ten grams of each wet macroalgae underwent the process of burning the organic material through the muffle ate 450 degrees for 14 hours, resulting in their percentage of mineral content (*D. marginata* with 48% and *A. varibilis* with 83%). The dried

material (250 grams each) was then ground and subjected to static maceration using dichloromethane as the solvent (DCM). Both ESI and APCI sources were employed in positive and negative ionization modes to comprehensively evaluate the ions present in the extracts of both algae.

GRADUAL DECALCIFICATION OF *Arthrocardia varibilis* THALLI

To examine the role of $CaCO_3$ in physical defense against herbivory, a gradual decalcification of macroalgal thalli was performed. Due to the difficulty in standardizing the removal of $CaCO_3$ from *D. marginata,* considering its water content and the variability in $CaCO_3$ quantity along the thallus, the decalcification experiment was carried out only with *A. variabilis*. Thalli of the macroalga were separated, washed with seawater, dried for 10 minutes with paper towels, and weighed to determine the initial biomass. To standardize the decalcification process and minimize structural damage, preliminary tests were conducted to determine the appropriate exposure times for removing specific percentages of $CaCO_3$ from *A. varibilis*. Based on these tests and following the methodology of Martone (2021), the thalli used as treatment were submerged in 1M HCl for predefined time intervals (5 minutes, 1,5 minutes, and 7 seconds), corresponding to estimated percentages of $CaCO_3$: 0%-30% (Group A), 31%-60% (Group B), and 61%-99% (Group C). It is important to note that $CaCO_3$ content is naturally variable along the thallus, as reported for articulated coralline algae (Martone, 2021). Thus, the percentage groups applied here represent broad, estimated ranges based on controlled decalcification times, rather than precise measurements of $CaCO_3$ at specific points along the thalli. After decalcification, thalli were thoroughly rinsed with seawater, dried for 10 minutes with paper towels, and weighed again to obtain the final biomass.

HERBIVORY ASSAYS

CRUDE EXTRACTS

Crude extracts of *D. marginata* e *A. varibilis* were used in herbivory assays with the crab *Pachygrapsus transversus* Gibbes, 1850. The crab was collected through an active search on the Boa Viagem rocky shore, Niterói-RJ (-22.90928, -43.13065), and acclimated for 24 hours in plastic tanks (12.4 cm x 11.2 cm) with natural seawater at room temperature, a small bleached rock, and *Ulva* spp. to avoid increased appetite. During the assay, the herbivores were sorted by size (~ 3 cm) and maintained in the same plastic

tanks (1 individual per tank) with the small rock, natural seawater being changed every 24, a photoperiod of 12h/12h, and room temperature (Fig. 1).

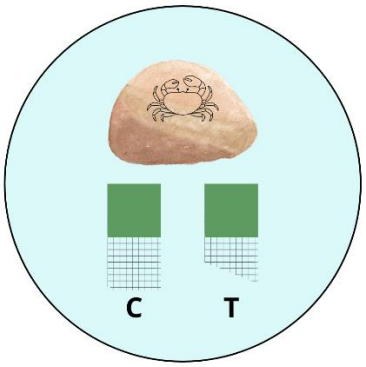


Figure 1: Diagram representing the experiment with the crab and artificial foods.

Artificial food was prepared by heating 0.1g of Phytagel, and 0.7g of agar-agar in 20 mL of distilled water using a microwave for 30 seconds, with 15-second intervals. The mixture was blended with 2g of ground *Ulva* spp. and 16 mL distilled water, then poured onto a 10x10 square gridded plastic mesh, following the method described by Hay *et al.* (1994). The control group received artificial food only with *Ulva* spp. rinsed in 10 mL of DCM, whereas the treatment group T1 received the same portion of *Ulva* spp. rinsed in the extract equivalent to 2g of each dried alga (2.4 mg of *D. marginata* and 3.2 mg of *A. varibilis*) solubilized in 10 ml of DCM (n=19). A second treatment (T2) was also prepared using an extract equivalent to 4g of dried *A. variabilis* to assess whether a higher concentration of its secondary metabolites influenced herbivory (n=19). The consumption of artificial food was determined by comparing the number of squares consumed (1 square = 1%). The experiments spanned three days, which was the time required for at least 30% of consumption to be observed in more than half of the experimental units. During this period, the assay was regularly monitored, with full seawater exchanges performed daily.

DECALCIFIED THALLI OF *A. varibilis*

Regarding the herbivory assay with the decalcified thalli of *A. variabilis*, both the control and treatment thalli (groups A, B, and C) were placed in seawater for 16 hours before being offered to the crabs to prevent residual acidity and any interference in the herbivory assays. The control and treatment thalli were given to the crabs for three days, and the experiments were concluded once at least 50% of the thalli had been consumed (n=24 each).

In this assay, the crabs were also sorted by size (~ 3 cm) and maintained in plastic tanks (1 individual per tank) with a small rock, two petri dishes with control and treatment, natural seawater being changed every 24h, a photoperiod of 12h/12h, and room temperature (Fig. 2). Twenty-four thalli of the macroalga were kept in seawater only throughout the experiment as a negative control to assess possible biomass loss. At the end of the experiment, the thalli were dried for 10 minutes with paper towels, weighed again, and recorded to determine the biomass consumed.

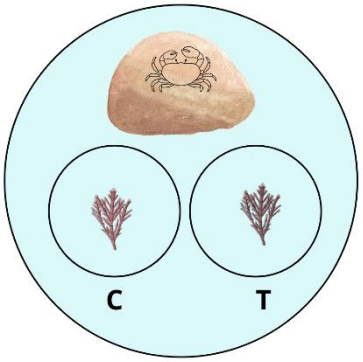


Figure 2: Diagram representing the experiment with the crab and the decalcified thalli.

STATISTICAL ANALYSIS

Data obtained from the HPLC-MS/MS analyses were processed using MZmine v. 2.53 software and were utilized for the construction of a Venn diagram (bioinformatics webserver) and for conducting multivariate statistical analyses (PCA and PLS-DA) on the MetaboAnalyst 5.0 online server. These data were also used to construct molecular networks for the annotation of certain ions using the GNPS platform's molecule library. All statistical analyses of the tabulated data of the herbivory assays were conducted using SigmaPlot. Before applying statistical tests, data normality was assessed using the Shapiro-Wilk test, and differences in consumption rates between controls and treatments were evaluated using paired *t*-tests or Wilcoxon signed-rank tests, depending on data distribution. A significance level of $p < 0.05$ was adopted for all statistical analyses.

RESULTS AND DISCUSSION

CHEMICAL PROFILE OF *Dichotomaria marginata* AND *Arthrocardia variabilis*

The chemical composition of *D. marginata* has been partially explored in previous

studies, which identified several secondary metabolites, including phytol, a diterpene derived from chlorophyll degradation, and desmosterol, a steroid commonly found in red algae (García *et al.*, 2020). Additional compounds reported from hexane extracts analyzed by gas chromatography coupled with mass spectrometry (GC-MS) include alkanes (triacontane and icosane), steroids (epicholesterol and ergosterol), fatty acids (palmitoleic, oleic, palmitic, and myristic acids), as well as ethyl palmitate and the sesquiterpene lactone loliolide (Ferreira *et al.*, 2012; García *et al.*, 2020). The chemical diversity of the genus *Dichotomaria* has also been highlighted in *Dichotomaria obtusata* (J. Ellis & Solander) Lamarck, which was reported to contain lactonic compounds, triterpenes, steroids, carbohydrates, phenols, tannins, and polysaccharides (Vázquez *et al.*, 2011).

Regarding Corallinales algae, the literature indicates the presence of a broad range of chemical constituents, including fatty acids, sterols, hydrocarbons, tannins, flavonoids, alkaloids, and carotenoids, which are associated with diverse biological activities (Cikos *et al.*, 2021; Caf *et al.*, 2019; Ahmed *et al.*, 2011). Recent GC-MS analyses of dichloromethane (DCM) extracts from species of this order revealed (3β)-cholest-5-en-3-ol (cholesterol) as the most abundant compound in *Amphiroa beauvoisii* J.V. Lamouroux, *Jania crassa* J.V. Lamouroux, and *Jania prolifera* A.B. Joly, while palmitic acid was the predominant metabolite in *Jania sagittata* (J.V. Lamouroux) Blainville (Oliveira *et al.*, 2023). Furthermore, species within the subfamily Corallinoideae, such as *Corallina officinalis*, along with their endosymbiotic fungi, have been shown to produce a diverse array of compounds, including alkaloids, polyketides, sesquiterpenes, butyrolactones, peptides, fatty acids, isocoumarins, and quinones, with polyketides being the most abundant metabolite class detected by LC-MS/MS (Shama *et al.*, 2024). These findings highlight the chemical complexity of calcified red algae and their associated microbiome, emphasizing their potential ecological and biotechnological relevance.

In the present work, the electrospray ionization in positive mode (ESI [+]) yielded chromatograms with the highest signal abundance, intensity, and ionization efficiency for both species, indicating the presence of alkaline substances with high polarity. A Venn

diagram constructed using the 100 most abundant ions from both extracts revealed a low degree of overlap between species (Fig. 3), suggesting distinct chemical profiles. Notably, *Dichotomaria marginata* exhibited more peaks and higher signal intensities, indicating a richer and more diverse chemical composition compared to *A. variabilis*.

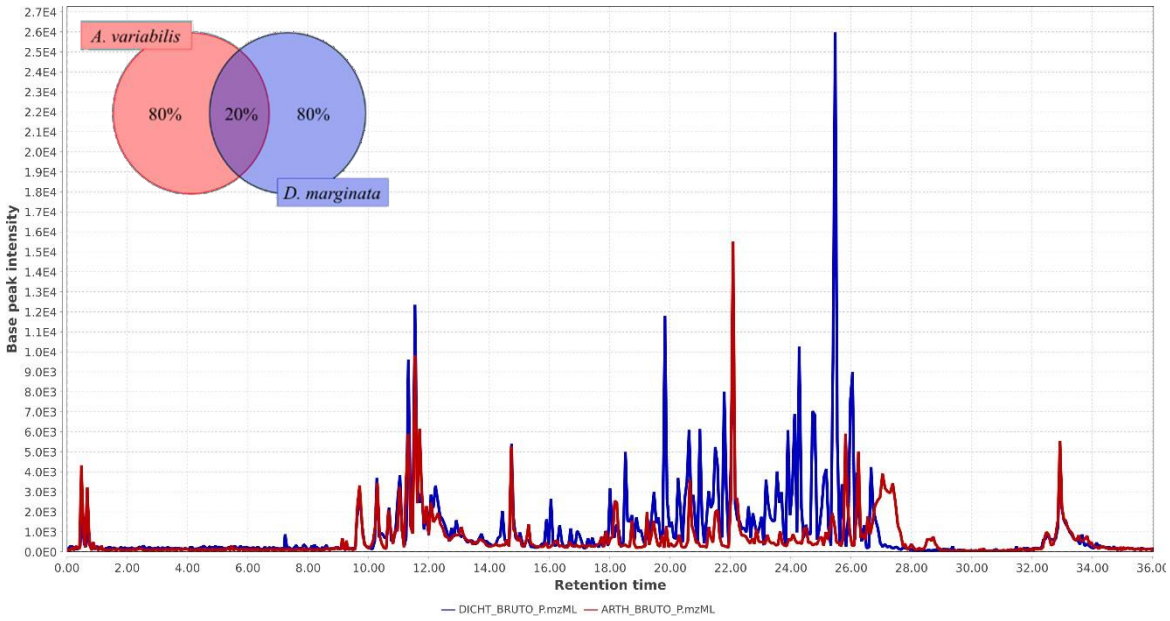


Figure 3: Chromatograms of the crude extracts of *A. variabilis* (blue) and *D. marginata* (red), and Venn diagram showing the distribution of the 100 major ions.

The PLS-DA assay validated the discriminant model with an accuracy of 0.94 (R^2=0.95, Q^2=0.91), demonstrating its reliability (Fig. 4A). Thus, the model showed that, despite a 20% similarity between the major ions, the two calcified red macroalgae had distinct chemical profiles due to differences in both the ions present and their intensities. The ions that most contributed to the observed separation of the species were identified through the VIP-score, with [M+H]+ *m/z* 458, 502, 546, 590, and 634 (Fig. 4B). This difference was explained by the high intensity of these ions in the *D. marginata* extract and their lower intensity in the *A. variabilis* extract. In this way, a total of fifteen compounds in the extracts of *A. variabilis* and *D. marginata,* as determined by the VIP score, were investigated in the literature and the molecular network.

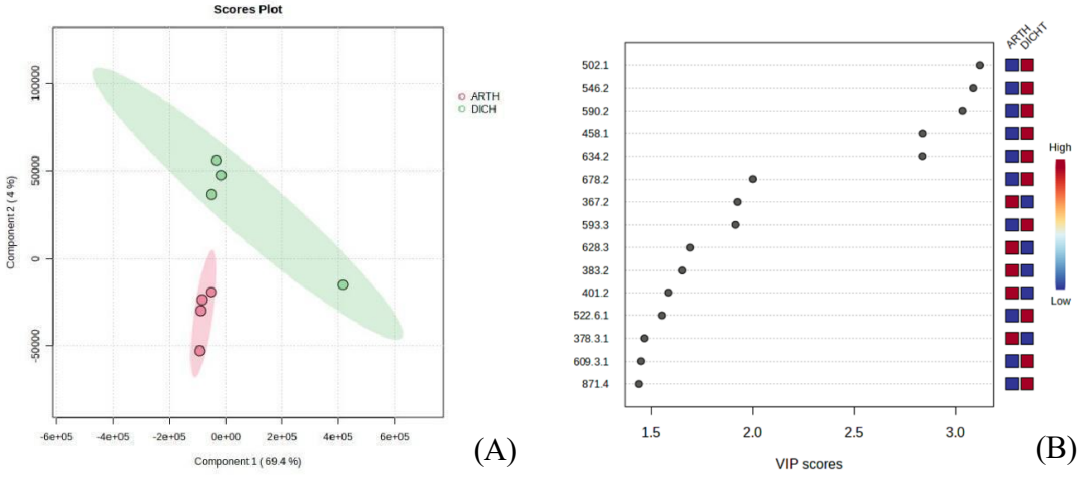


Figure 4: (A) PLS-DA score plot of the extracts from the macroalgae *A. variabilis* (pink) and *D. marginata* (green). (B) Top 15 VIP-scores of the significant ions for the species' separation.

Some ions detected in the crude extracts of *A. variabilis* and *D. marginata* corresponded to substances previously reported in marine organisms. For instance, the ion *m/z* 678.2, which exhibited a higher peak intensity in the *D. marginata* extract, was already signaled in the literature as a fragment of the molecule 6-bromopenitrem E, an indole-diterpene alkaloid produced by marine fungi, particularly endophytic species of the genus *Penicillium* (Sallam *et al.*, 2013). This genus has been reported in marine environments and isolated from the brown algae *Agarum clathratum* Dumortier in studies focusing on their role as decomposers of cellulose and protein (Lee *et al.*, 2019; Park *et al.*, 2017). A previous study identified quinolizidine alkaloids from the endophytic *Penicillium citrinum* Thom 1910, a fungal strain already isolated from *D. marginata*, collected on the Brazilian coast (Andrade *et al.*, 2014).

Although the association between macroalgae and fungal symbionts is well documented, the extent to which these microorganisms influence macroalgal health and function remains underexplored. In the literature, a few studies have suggested that fungi may contribute to the chemical diversity of macroalgae or influence their metabolic pathways, and macroalgae was recognized as one of the primary marine sources of fungal diversity (Bugni and Ireland, 2004; Rateb and Ebel, 2011; Egan *et al.*, 2013). Martorell *et al.* (2020) evaluated extracts from red and brown macroalgae from Antarctica for antifungal activity and raised whether the bioactive metabolites were produced by the algae themselves

or by endophytic microorganisms living in symbiosis as part of the holobiont. Additionally, fungal parasites have been observed in calcareous red algae, indicating a specialized interaction with their hosts. For example, the ascomycete *Lulworthia kniepii* (Ade & Bauch) Petr. 1956 has been reported to parasitize crustose red algae of the genera *Lithophyllum* Philippi and *Pseudolithophyllum* (Philippi) Me. Lemoine and colonize the middle lamellae rather than the calcified cell walls (Kohlmeyer, 1969).

Further, the ion *m/z* 634.2, detected after Glu-C digestion of β-lactamase PC1, was linked to marine bacterial symbionts, including *Vibrio* and *Shewanella* species, reinforcing the role of associated microbiota in the biosynthesis of bioactive compounds (Banyas *et al.*, 2023; Poirel *et al.*, 2005). Similarly, *m/z* 609.3, also found in the fragmentation of 132-hydroxy-pheophytin *a*, a pigment related to chlorophyll, was also observed in the fragmentation of flavonoids such as myricetin 3-O-rhamnoside, 7-O-rhamnoside, and quercetin 3-O-glucoside 7-O-rhamnoside (Saraswati *et al.*, 2020; Luz *et al.*, 2019). The ion *m/z* 401.2 might correspond to a derivative of lycopene, a highly unsaturated carotenoid precursor reported in marine algae (Perez-Fons *et al.*, 2011). Additionally, *m/z* 378.3 was also found as a fragmentation product of AZA11 isomer, a marine dinoflagellate-derived azaspiracid analog (Ozawa *et al.*, 2024), and N-acylphosphatidylethanolamines (NAPEs), widespread lipid molecules with significant ecological roles (Bianco *et al.*, 2020). The ion *m/z* 871.4 could also represent a fragment of NAPEs, indicative of complete structural features before fatty acid loss (Bianco *et al.*, 2020). Altogether, these findings suggest that *D. marginata* presented a broader repertoire of secondary metabolites, potentially derived from both the alga and its associated microbiota, which could deter herbivores.

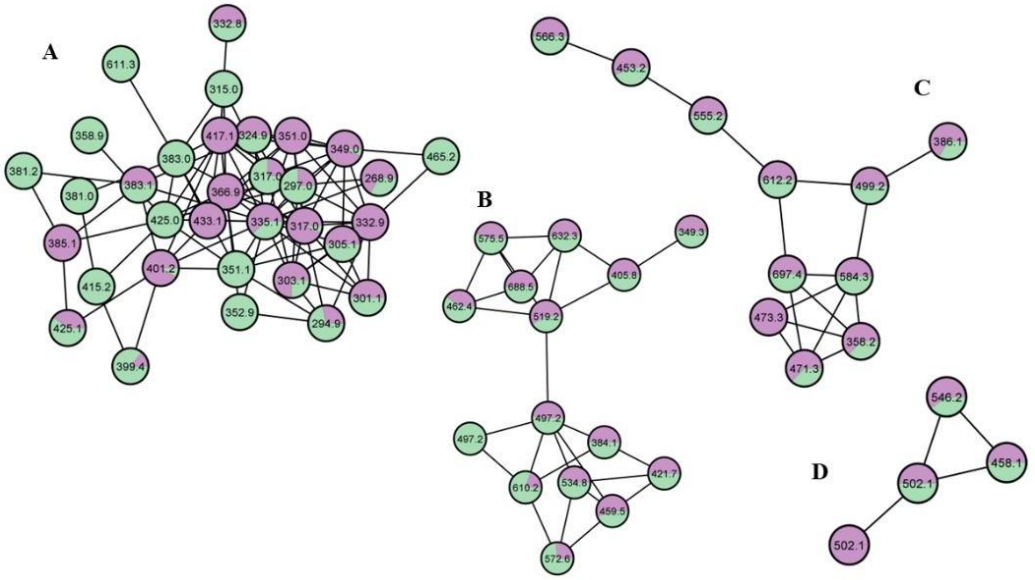


Figure 5: Quantitative molecular networks of the main classes found in the extracts of *A. variabilis* (purple) and *D. marginata* (green). (A) Phytosterols/Phytostanols, (B) Terpenoids, (C) Phenolic substances, (D) Benzenetriol derivatives.

The molecular networks allowed a preliminary annotation of these ions at a chemical class level that differentiated the species and ions with similar fragmentation patterns (MS2). Although no annotations in the molecular networking dataset met the strict criteria for high-confidence identifications (*i.e.*, mass error ≤ 10 ppm), a subset of features exhibited relatively low mass differences and acceptable spectral similarity (*i.e.*, MassDiff <0.03 Da, MQScore ≥ 0.7) (Supplementary Table 1). Among these, ions such as *m/z* 326.3 (N-pentylhexadecanamide, MQScore 0.88) and *m/z* 360.3 (N-(2-Phenylethyl)hexadecanamide, MQScore 0.88) presented mass differences below 0.012 Da, albeit with mass errors above the ideal threshold (e.g., 36–643 ppm). These values suggest potential structural matches but should be interpreted cautiously. Therefore, in this study, annotations with moderate cosine scores (≥ 0.76) and low absolute mass differences (< 0.1 Da) were retained only for exploratory discussion, and not for definitive structural assignments. These tentative identifications may serve as a basis for future isolation, compound validation, or MS/MS spectral confirmation through reference standards.

The clusters highlighted at the molecular network were separated in four groups (Fig. 5). Cluster A contained the largest number of nodes and displayed ions primarily in the *m/z* range of 268–611, consistent with sterol-derived compounds. Spectral matches in this cluster

included structures such as delta7-dafachronic acid (*A. varibilis* extract) and fatty acid derivatives, with annotations from the MassBank and GNPS libraries. Cluster B exhibited ions ranging from *m/z* 349 to 688 and was predominantly composed of terpenoid structures. Cluster C contained ions in the *m/z* 358–697 range and showed spectral similarity to phenolic compounds, such as aromatic polyphenols. The detection of these molecules in the dichloromethane extracts suggests the presence of moderately lipophilic phenolics in both species. Cluster D was characterized by ions around *m/z* 458–546, with annotation pointing to benzenetriol-derived compounds. None of the ions in this cluster matched known structures in public libraries, which highlights them as candidates for future research.

HERBIVORY EXPERIMENTS

The herbivory experiment revealed a clear preference by crabs for the control food over the treatment containing *D. marginata* extract (T1; $p = 0.0009$), suggesting the presence of deterrent compounds (Fig. 6). Conversely, no significant difference was observed in the control consumption versus the treatment with *A. variabilis* extract at the quantity of extract equivalent to 2g of dried algae (T1; $p = 0.246$). However, when the concentration of *A. variabilis* extract was doubled, corresponding to 4g of dried algae, a significant decrease in treatment consumption was recorded (T2; $p = 0.00006$). The results gathered from the herbivory assays with the extracts indicate that *D. marginata*, which is less calcified, may rely more on secondary metabolites for defense, while *A. variabilis*, a highly calcified species, only exhibits deterrent effects at higher extract concentrations.

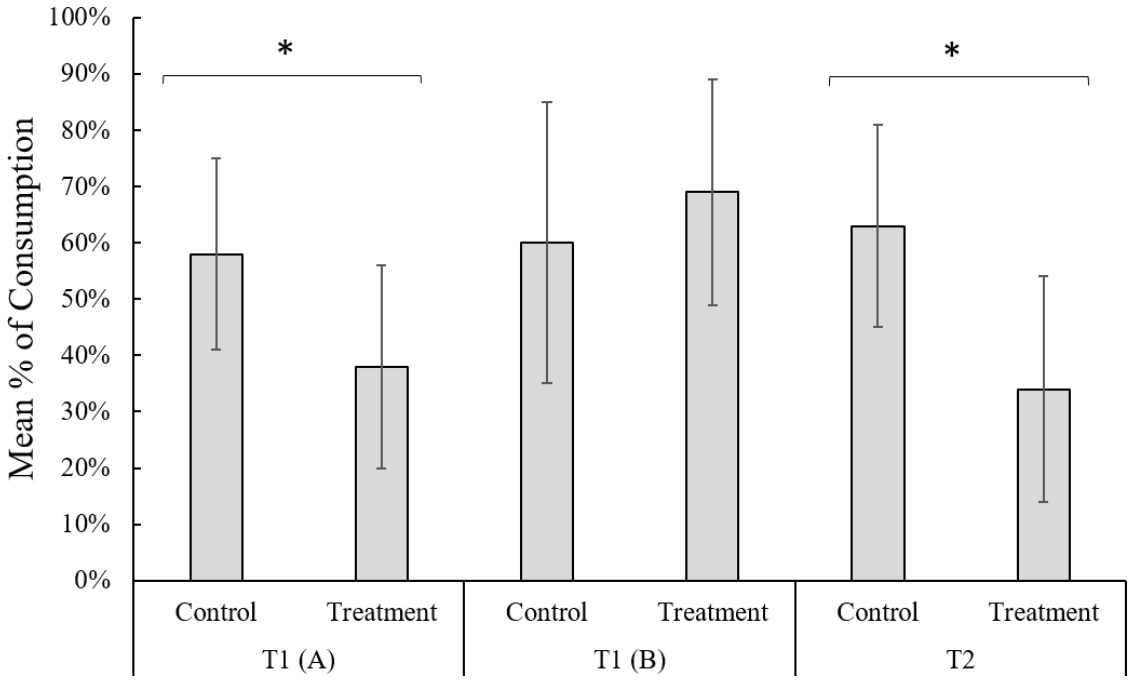


Figure 6: Mean percentage of consumption by *P. transversus* individuals for the control (*Ulva* spp.) and treatment (*Ulva* spp. + extract), using extracts of *D. marginata* (A) and *A. variabilis* (B) at a quantity equivalent to 2g of each dried algae (T1), as well as a double quantity of the *A. variabilis* extract (T2). The asterisks indicate a statistically significant difference between control and treatment ($p < 0.05$) and bars represented the standard deviation.

Regarding the results of the herbivory assays with gradually decalcified thalli, the negative control data indicated that biomass loss was solely due to consumption by *P. transversus*, as no significant difference was observed between their initial and final weight ($t = 0.4$, $df = 34$, $P = 0.688$). The consumption of the *A. variabilis* thalli with the lowest calcification percentage (Group A; $p = 0.001$) was significantly higher than the control (unaltered *A. varibilis* thalli). However, no significant differences were observed between the control and treatment groups B and C (Fig. 7).

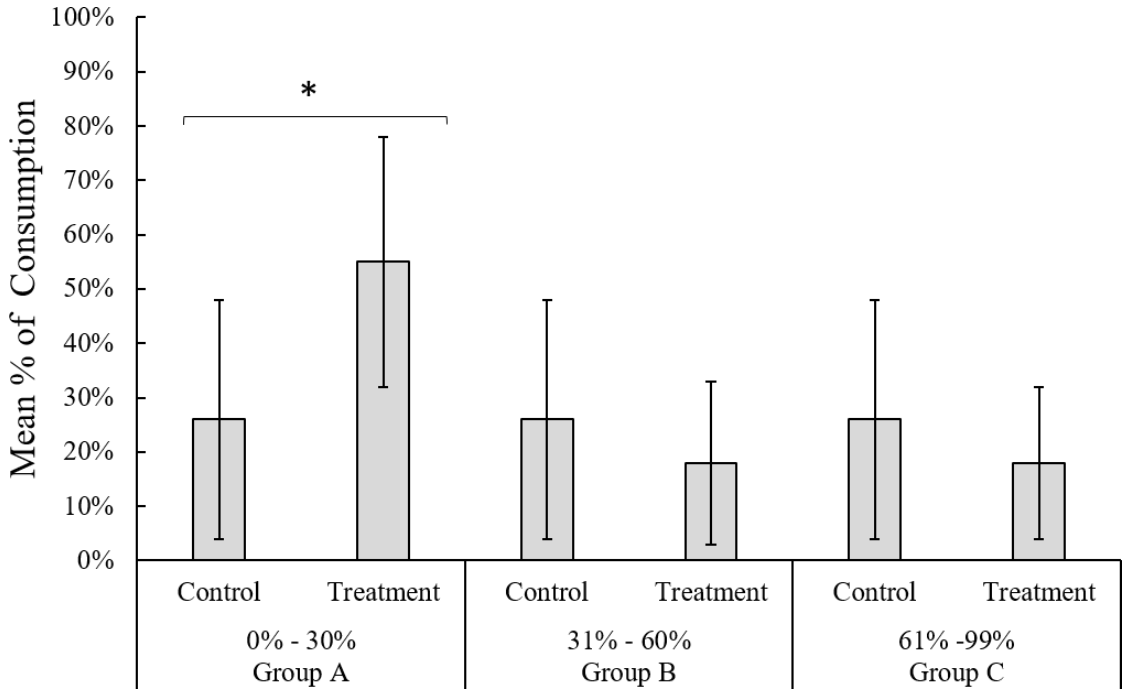


Figure 7: Mean percentage of consumption by *P. transversus* individuals for the control (unaltered *A. varibilis* thalli) and treatment groups (decalcified thalli): Group A (0%-30% of calcification); Group B (31%-60% of calcification); Group C (61%-99% of calcification). The asterisk indicates a statistically significant difference between control and treatment ($p < 0.05$) and bars represented the standard deviation.

The consumption pattern observed in this study aligns with previous research showing that calcified macroalgae have evolved a variety of defensive strategies to mitigate herbivory, often relying on a combination of chemical and structural defenses (Coração *et al.*, 2024; Castro-Sanguino *et al.*, 2016; Tolentino-Pablico *et al.*, 2007). These results support the hypothesis that macroalgal species with a lower percentage of calcification (herein represented by *D. marginata*) may compensate by producing more efficient chemical defenses, whereas highly calcified species (*A. variabilis*) rely predominantly on their structural integrity to deter herbivory (Coração *et al.*, 2024; Castro-Sanguino *et al.*, 2016; Barry & Ehret, 1993). For instance, an experimental assay combining secondary metabolites and aragonite from the green calcified algae *Halimeda macroloba* Decaisne showed enhanced deterrence of fish species, such as *Siganus spinus* Linnaeus, 1758, *Ctenochaetus striatu*s Quoy & Gaimard, 1825, and *Naso lituratus* Forster, 1801 (Schupp & Paul, 1993). Moreover, Burkepile *et al.* (2022) found that on the Caribbean coral reefs, uncalcified and chemically undefended algae were consumed up to 40% more rapidly than algae possessing

either form of defense. Their results emphasize that defended macroalgae, whether through calcification, chemical compounds, or both, are often the only algal taxa persisting in coral reefs with high herbivore pressure, underscoring the ecological significance of synergistic defense strategies.

The interaction between herbivory pressure and macroalgal defense strategies is influenced by multiple ecological factors, including herbivore feeding preferences, mechanical properties of the algae, and environmental conditions (Castro-Sanguino *et al.*, 2016). Among red calcified algae, particularly those within Corallinales, susceptibility to herbivory varies significantly. Some species rely predominantly on calcium carbonate deposition within their thalli as a physical deterrent against grazers, not necessarily due to reduced nutritional value, but because calcification imposes mechanical challenges for consumption and digestion (Barry & Ehret, 1993). Recent findings have demonstrated that calcified macroalgae provide similar caloric content per volume as uncalcified species, suggesting that feeding deterrence is more closely linked to the energetic cost of processing calcium carbonate rather than nutrient limitation (Haberman & Martone, 2023). Herbivory assays with *Calliarthron tuberculosum* (Postels & Ruprecht) E.Y.Dawson, *Corallina officinalis* var. *chilensis* (Decaisne) Kützing, and *Corallina vancouveriensis* Yendo revealed differences in consumption by the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* Stimpson 1857, in which the calcification reduced the grazing frequency only in two of the Rhodophyta species (Martone *et al.*, 2021). The authors highlighted the relation between the physical defense and the morphology, since the coarsely branched calcified species (*C. tuberculosum*) was the most consumed after decalcification, while the finely branched species (*C. vancouveriensis*) was consumed the most by the sea urchin when fully calcified.

Building upon the complexity of herbivore-macroalgae interactions, the present study utilized *P. transversus*, a widespread omnivorous crab from Western Atlantic rocky shores, as the herbivore in feeding assays. Known for its dietary plasticity and ecological importance in intertidal communities, *P. transversus* prefers animal prey but also consumes macroalgae depending on the availability of food resources (Cannicci *et al.*, 2002; Oliveira *et al.*, 2015). When exposed to the herbivory assay, this species demonstrated a lower preference for artificial food containing higher concentrations of *A. variabilis* extract and fully calcified thalli, suggesting that both chemical and structural defenses played a role in deterring consumption. This finding contrasts with other crustaceans, such as *Pachygrapsus*

crassipes Randall, 1840, which preferentially consume jointed calcareous algae, such as *Corallina* spp., likely due to their segmented thalli, which facilitate handling and ingestion (Barry & Ehret, 1993).

Moreover, herbivorous fish exhibit diverse feeding strategies influenced by macroalgal defenses, since calcification has been shown to affect the consumption and food processing efficiency (Barry & Ehret, 1993). For example, surgeonfishes were registered picking epiphytes from calcified macroalgae and not ingesting the host itself, probably to prevent the increase of pH in their highly acidic stomachs and disrupt digestion (Lobel, 1981; Burkepile *et al.*, 2022). Conversely, parrotfishes have robust mouthparts, enabling them to feed on calcified algae species (Schupp & Paul, 1994). Similarly, sea urchins such as *Paracentrotus lividus* Lamarck 1816 play a crucial ecological role as dominant herbivores on temperate rocky reefs, regularly feeding on both crustose and articulated calcified macroalgae (Asnaghi *et al.*, 2019). The diverse feeding strategies exhibited by herbivores such as crustaceans, fish, and echinoderms emphasize the ecological importance of combined physical and chemical defenses in calcified red macroalgae, illustrating their influence on marine community structure.

While *A. variabilis* relies significantly on its calcified structure to deter herbivory, the case of *D. marginata* underscores an alternative defense strategy among weakly calcified red macroalgae. Unlike the robust structural defenses observed in highly calcified species, *D. marginata* presents substances that influence its interaction with herbivores. This alga was not included in the decalcification assays due to the difficulty in adapting the method for this species, which possesses a corticated, flattened thallus and a medulla composed of loosely arranged segments. As a weakly calcified alga, *D. marginata* contains a high-water content (circa 75% of the thallus from unpublished data). When subjected to the decalcification process, it exhibited inconsistent mass reduction under the applied protocol. It is important to note that these attempts were conducted using segments from the same individual and similar regions of the thallus, such as exclusively young or mature portions without visible epiphytes under a stereo microscope.

The structural features of *D. marginata*, namely, its low calcification and corticated thallus, suggested that, compared to *A. variabilis*, it would be more vulnerable to herbivory if only the calcium carbonate content was considered. However, the herbivory assays

conducted in this study demonstrated that the chemical diversity of secondary metabolites presented in *D. marginata* effectively protected the alga from consumption by *P. transversus*. Beyond chemical deterrence, evidence from previous studies suggests that *D. marginata* also provides structural protection. Amphipods such as *Cymadusa filosa* Savigny, 1816, and *Ampithoe marcuzzii* Ruffo, 1954 have been frequently associated with *D. marginata* along the Brazilian coast, not primarily as a food resource, but as a refuge against predators (Machado *et al.*, 2019; Paula *et al.*, 2023).

Feeding assays with the amphipods *C. filosa* and *A. marcuzzi* indicated no strong preference for consuming *D. marginata* compared to other lightly calcified macroalgae like *Padina gymnospora* (Kützing) Sonder (Machado *et al.*, 2019; Paula *et al.*, 2023). Also, the amphipod *Sunamphitoe pelagica* (H. Milne Edwards, 1830) appeared to be driven by the nutritional value of its host macroalgae and was rarely observed on *D. marginata* or consuming it in herbivory assays, with juveniles of this species having low survival when reared on this alga (Andrade *et al.*, 2024). Despite the low palatability, previous studies under the former designation *Galaxaura stupocaulon* (now synonymized with *D. marginata*) with *C. filosa*, similarly emphasized the importance of its structural complexity in supporting amphipod assemblages (Tavares *et al.*, 2013; Figueiredo *et al.*, 2020). Thus, *D. marginata* may be considered a chemically defended species against herbivory, enhancing biodiversity by providing shelter for mesograzers and contributing to the resilience of benthic communities.

CONCLUSION

This study provides novel insights into the defensive strategies of two calcified red macroalgae against herbivory with contrasting levels of calcification. *Dichotomaria marginata*, characterized by its low calcium carbonate content between a loosely filamentous medullar and an outer cortical cells, exhibited strong deterrent activity for the crab *Pachygrapsus transversus* through its secondary metabolites, suggesting an effective chemical defense mechanism against herbivory. In contrast, *Arthrocardia variabilis*, with its highly calcified thalli with though compact medullar and cortical cells, demonstrated a greater reliance on structural traits, although chemical defenses became effective at higher extract concentrations. These findings reinforced that, despite relying primarily on distinct defense strategies, *D. marginata* on chemical and *A. variabilis* on physical deterrence, both

species exhibit a synergistic combination of traits that could enhance their resistance to herbivory. This complementary strategy is particularly relevant in diverse benthic environments where multiple herbivore guilds exert different grazing pressures, underscoring the functional importance of both algae in the structure and resilience of rocky shore communities. Although *D. marginata* could not be included in the decalcification experiment due to its structural characteristics, the evidence gathered highlights the need for further studies on both species to better understand their ecological roles in coastal ecosystems increasingly affected by environmental change. Such studies should explore seasonal, ontogenetic, and environmental variations to clarify how these macroalgae respond to different herbivore pressures.

BIBLIOGRAPHIC REFERENCES

AHMED, Hanaa H.; HEGAZI, Muhammad M.; ABD-ALLAC, Howaida I.; ESKANDER, Emad F.; ELLITHEY, Mona S.. Antitumour and Antioxidant Activity of Some Red Sea Seaweeds in Ehrlich Ascites Carcinoma in vivo. Zeitschrift Für Naturforschung C, v. 66, n. 7-8, p. 367-376, aug. 2011. Walter de Gruyter GmbH. http://dx.doi.org/10.1515/znc-2011-7-808.

ALI, Ismail-Bem A.; BOUR, El M.; KTARI, L.; BOLHUIS, H.; AHMED, M.; BOUDABBOUS, A.; STAL, L. J. *Jania rubens*-associated bacteria: molecular identification and antimicrobial activity. Journal Of Applied Phycology, v. 24, n. 3, p. 525-534, dec. 2011. Springer Science and Business Media LLC. http://dx.doi.org/10.1007/s10811-011-9758-0.

AMADO-FILHO, Gilberto M.; MOURA, Rodrigo L.; BASTOS, Alex C.; *et al.* Rhodolith beds are major $CaCO_3$ bio-factories in the tropical South West Atlantic. PLoS ONE, v. 7, n. 4, p. e35171, 2012. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035171.

ANDRADE, Aynara R.; PAULA, Caio A.; LEITE, Fosca P.P.; COSTA, Tânia M.; MACHADO, Glauco B.O. The role of food value on host use by the herbivorous amphipod Sunamphitoe pelagica. Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology, v. 574, p. 152007, may 2024. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2024.152007.

ASNAGHI, Valentina; COLLARD, Marie; MANGIALAJO, Luisa; GATTUSO, Jean-Pierre; DUBOIS, Philippe. Bottom-up effects on biomechanical properties of the skeletal plates of the sea urchin Paracentrotus lividus (Lamarck, 1816) in an acidified ocean scenario. Marine Environmental Research, v. 144, p. 56-61, feb. 2019. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.12.002.

AWAD, Nagwa E. Bioactive brominated diterpenes from the marine red alga Jania Rubens (L.) Lamx. Phytotherapy Research, v. 18, n. 4, p. 275-279, apr. 2004. Wiley. http://dx.doi.org/10.1002/ptr.1273.

BANYAS, Darya Bychenko; LURIE-WEINBERGER, Mor; EPCHTIEN, Reut Efrati; SHITRIT, Sivan Laviad; TEMKIN, Elizabeth; SCHWARTZ, David; KEREN-PAZ, Alona; CARMELI, Yehuda. Plasmid-encoded VCC-1 β-lactamase in a clinical isolate of Aeromonas caviae. Antimicrobial Agents And Chemotherapy, v. 67, n. 11, 15 nov. 2023. American Society for Microbiology. http://dx.doi.org/10.1128/aac.00707-23.

BARRY, James P.; EHRET, Michael J.. Diet, food preference, and algal availability for fishes and crabs on intertidal reef communities in southern California. Environmental Biology Of Fishes, v. 37, n. 1, p. 75-95, may 1993. http://dx.doi.org/10.1007/bf00000715.

BIANCO, Mariachiara; CALVANO, Cosima D.; VENTURA, Giovanni; BIANCO, Giuliana; LOSITO, Ilario; CATALDI, Tommaso R. I.. Regiochemical Assignment of N-Acylphosphatidylethanolamines (NAPE) by Liquid Chromatography/Electrospray Ionization with Multistage Mass Spectrometry and Its Application to Extracts of Lupin Seeds. Journal Of The American Society For Mass Spectrometry, v. 31, n. 9, aug 2020. American Chemical Society (ACS). http://dx.doi.org/10.1021/jasms.0c00267.

BUGNI, Tim S; IRELAND, Chris M. Marine-derived fungi: a chemically and biologically diverse group of microorganisms. Natural Product Reports, v. 21, n. 1, p. 143–163, 2004. https://doi.org/10.1039/b301926h.

BURKEPILE, Deron E; ADAM, Thomas C.; ALLGEIER, Jacob E.; SHANTZ, Andrew A.. Functional diversity in herbivorous fishes on Caribbean reefs: the role of macroalgal traits in driving interspecific differences in feeding behavior. Food Webs, v. 33, p. e00255, dec. 2022. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.fooweb.2022.e00255.

CAF, F; ÖZDEMIR, N. Şen; YđLMAZ, Ö; DURUCAN, F; AK, İ.. Fatty acid and lipophilic vitamin composition of seaweeds from Antalya and Çanakkale (Turkey). Grasas y Aceites, v. 70, n. 3, p. 312, 2019. http://dx.doi.org/10.3989/gya.0704182.

CAMPBELL, Justin E; CRAFT, Jonathan D; MUEHLLEHNER, Nancy; LANGDON, Chris; PAUL, Valerie J. Responses of calcifying algae (Halimeda spp.) to ocean acidification: implications for herbivores. Marine Ecology Progress Series, v. 514, p. 43-56, nov. 2014. http://dx.doi.org/10.3354/meps10981.

CANNICCI, S; GOMEI, M.; BODDI, B.; VANNINI, M.. Feeding Habits And Natural Diet of the Intertidal Crab Pachygrapsus marmoratus: opportunistic browser or selective feeder?. Estuarine, Coastal And Shelf Science, v. 54, n. 6, p. 983-1001, jun. 2002. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1006/ecss.2001.0869.

CASTRO-SANGUINO, Carolina; LOVELOCK, Catherine; MUMBY, Peter J. The effect of structurally complex corals and herbivory on the dynamics of *Halimeda*. Coral Reefs, v. 35, n. 2, p. 625–636, 2016. https://doi.org/10.1007/s00338-016-1412-5.

CIKOŁ, Ana-Marija; FLANJAK, Ivana; BOJANIć, Krunoslav; BABIć, Sanja; ČIžMEK, Lara; ČOž-RAKOVAC, Rozelindra; JOKIć, Stela; JERKOVIć, Igor. Bioprospecting of Coralline Red Alga *Amphiroa rigida* J.V. Lamouroux: volatiles, fatty acids and pigments. Molecules, v. 26, n. 3, p. 520, jan. 2021. MDPI AG. http://dx.doi.org/10.3390/molecules26030520.

CORAÇÃO, Amanda Cunha de Souza; GOMES, Brendo A; CHYAROMONT, Amanda Mendonça; LANNES-VIEIRA, Ana Christina Pires; GOMES, Ana Prya Bartolo; LOPES-FILHO, Erick Alves Pereira; LEITÃO, Suzana Guimarães; TEIXEIRA, Valéria Laneuville; DE PAULA, Joel Campos. How the ecology of calcified red macroalgae is investigated under a chemical approach? A systematic review and bibliometric study. Journal of Chemical Ecology, v. 50, n. 11, p. 593–609, nov. 2024. https://doi.org/10.1007/s10886-024-01525-7.

EGAN, Suhelen; HARDER, Tilmann; BURKE, Catherine; STEINBERG, Peter; KJELLEBERG, Staffan; THOMAS, Torsten. The seaweed holobiont: understanding seaweed bacteria interactions. Fems Microbiology Reviews, v. 37, n. 3, p. 462-476,

mai 2013. Oxford University Press (OUP). http://dx.doi.org/10.1111/1574-6976.12011.

FERREIRA, Leandro S.; TURATTI, Izabel C. C.; LOPES, Norberto P.; GUARATINI, Thais; COLEPICOLO, Pio; OLIVEIRA-FILHO, Eurico C.; GARLA, Ricardo C. Apolar Compounds in Seaweeds from Fernando de Noronha Archipelago (Northeastern Coast of Brazil). International Journal Of Analytical Chemistry, v. 2012, p. 1-5, 2012. Hindawi Limited. http://dx.doi.org/10.1155/2012/431954.

FERRIGNO, Federica; RENDINA, Francesco; SANDULLI, Roberto; RUSSO, Giovanni. Coralligenous assemblages: research status and trends of a key Mediterranean biodiversity hotspot through bibliometric analysis. Ecological Questions, v. 35, n. 1, p. 1–32, 2023. https://doi.org/10.12775/EQ.2024.002.

FIGUEIREDO, Carla.K; DUARTE, Rafael C; FLORES, Augusto A. V. Ecosystem functioning of canopy- and turf- forming algae: contrasting supply of invertebrate prey to pelagic consumers. Marine Ecology Progress Series, v. 647, p. 79-92, aug. 2020. Inter-Research Science Center. http://dx.doi.org/10.3354/meps13427.

FLORA E FUNGA DO BRASIL. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available at: < http://floradobrasil.jbrj.gov.br/ >. Access in: mar. 2025.

FONTANA, Silvia; WANG, Wei-Lung; TSENG, Kuang-Yu; DRAISMA, Stefano G. A.; DUMILAG, Richard V.; HU, Zi-Min; LI, Jing-Jing; LAI, Pei-Husan; MATTIO, Lydiane; SHERWOOD, Alison R.; BOO, Sung Min; LIU, Shao-Lun. Seaweed diversification driven by Taiwan's emergence and the Kuroshio Current: insights from the cryptic diversity and phylogeography of *Dichotomaria* (Galaxauraceae, Rhodophyta). Frontiers in Ecology and Evolution, v. 12, p. 1–18, 2024. https://doi.org/10.3389/fevo.2024.1346199.

FOSTER, M. S. Rhodoliths: between rocks and soft places. Journal of Phycology, Malden, v. 37, p. 659–667, 2001.

FOSTER, Michael S.; RIOSMENA-RODRIGUEZ, Rafael; STELLER, Diana L.; WOELKERLING, W. J. Living rhodolith beds in the Gulf of California and their implications for paleoenvironmental interpretation. Pliocene Carbonates And Related

Facies Flanking The Gulf Of California, Baja California, Mexico, 1997. Geological Society of America. http://dx.doi.org/10.1130/0-8137-2318-3.127.

GAMA, Bernardo A.P. da; PLOUGUERNÉ, Erwan; PEREIRA, Renato C.. The Antifouling Defence Mechanisms of Marine Macroalgae. Advances In Botanical Research, p.413-440,2014. Elsevier.http://dx.doi.org/10.1016/b978-0-12-408062-1.00014-7.

GARCÍA, Angelica N.; STEIN, Erika M.; VILLELA, Leonardo Z.; YOKOYA, Nair S.; COLEPICOLO NETO, Pio; CARVALHO, Luciana R. *Dichotomaria marginata* (Rhodophyta) as a bioindicator for marine pollution: an overview about its metabolites and adsorbed pollutants. Revista de Biología Marina y Oceanografía, v. 55, n. 2, p. 128-141, dec. 2020. Universidad de Valparaiso Chile. http://dx.doi.org/10.22370/rbmo.2020.55.2.2498.

GUIRY, M.D. & GUIRY, G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, University of Galway. 2025 https://www.algaebase.org; searched on 25 de april de 2025.

HABERMAN, I; MARTONE, P T. Calcified coralline algae have similar caloric value to uncalcified algae. Marine Ecology Progress Series, v. 713, p. 173-179, 29 jun. 2023. Inter-Research Science Center. http://dx.doi.org/10.3354/meps14341.

HAY, Mark E; KAPPEL, Quaker E.; FENICAL, William. Synergisms in Plant Defenses against Herbivores: interactions of chemistry, calcification, and plant quality. Ecology, v. 75, n. 6, p. 1714-1726, sep. 1994. Wiley. http://dx.doi.org/10.2307/1939631.

HOFMANN, L C; BISCHOF, K. Ocean acidification effects on calcifying macroalgae. Aquatic Biology, v. 22, p. 261-279, nov. 2014. Inter-Research Science Center. http://dx.doi.org/10.3354/ab00581.

JASANDRADE, T; SOMENSI, A; LOPES, M. N; ARAÚJO, A. R; JASPARS, M; SILVA, D. H. S. Citrinadin A derivatives from *Penicillium citrinum*, an endophyte from the marine red alga *Dichotomaria marginata*. Planta Medica, v. 80, n. 10, p. 776, jul. 2014. https://doi.org/10.1055/s-0034-1382419.

JOHNSON, Maggie Dorothy; PRICE, Nichole N.; SMITH, Jennifer E. Contrasting effects of ocean acidification on tropical fleshy and calcareous algae. Peerj, v. 2, p. e411, 27 mai 2014. PeerJ. http://dx.doi.org/10.7717/peerj.411.

KOHLMEYER, Jan. Ecological notes on fungi in Mangrove forests. Transactions Of The British Mycological Society, v. 53, n. 2, p. 237-250, oct. 1969. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/s0007-1536(69)80058-6.

KOHLMEYER, Jan. The role of marine fungi in the penetration of calcareous substances. American Zoologist, Oxford, v. 9, n. 3, p. 741–746, 1969. https://doi.org/10.1093/icb/9.3.741.

LEE, Robert E. Phycology. 2. ed. rev. Cambridge: Cambridge University Press, 1989. 661 p. ISBN 0521367441.

LEE, Seobihn; PARK, Myung Soo; LEE, Hanbyul; KIM, Jae-Jin; EIMES, John A.; LIM, Young Woon. Fungal Diversity and Enzyme Activity Associated with the Macroalgae, *Agarum clathratum*. Mycobiology, v. 47, n. 1, p. 50-58, 2 jan. 2019. Informa UK Limited. http://dx.doi.org/10.1080/12298093.2019.1580464.

LIAO, W.-R.; LIN, J.-Y.; SHIEH, W.-Y.; JENG, W.-L.; HUANG, R. Antibiotic activity of lectins from marine algae against marine vibrios. Journal Of Industrial Microbiology And Biotechnology, v. 30, n. 7, p. 433-439, jul. 2003. Oxford University Press (OUP). http://dx.doi.org/10.1007/s10295-003-0068-7.

LOBEL, Phillip. S. Trophic biology of herbivorous reef fishes: alimentary ph and digestive capabilities. Journal Of Fish Biology, v. 19, n. 4, p. 365-397, oct. 1981. Wiley. http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.1981.tb05842.x.

LUZ, Bruna B; OLIVEIRA, Ana F de; FERREIRA, Daniele M; DALLAZEN, Jorge L; CIPRIANI, Thales R; SOUZA, Lauro M de; WERNER, Maria F de P. Chemical composition, antioxidant and gastrointestinal properties of Sedum dendroideum Moc & Sessé ex DC leaves tea infusion. Journal Of Ethnopharmacology, v. 231, p. 141-151, mar. 2019. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.jep.2018.11.019.

MACHADO, Glauco B. O.; FERREIRA, Ana P.; LEITE, Fosca P. P.. Testing the importance of predation refuge vs. food quality in determining the use of macroalgal hosts by a generalist marine mesograzer. Marine Biology, v. 166, n. 5, mar. 2019. Springer Science and Business Media LLC. http://dx.doi.org/10.1007/s00227-019-3502-8.

MACHADO, Leonardo F.; MATSUMURA-TUNDISI, Takako; TUNDISI, José G. Seaweeds preferred by herbivorous fishes. Journal of Applied Phycology, Dordrecht, v. 20, n. 5, p. 933–938, 2008. https://doi.org/10.1007/s10811-007-9290-4.

MARTINS, Cintia D. Leal; RAMLOV, Fernanda; CARNEIRO, Nathália Peixoto Nocchi; GESTINARI, Lisia M.; SANTOS, Bruno F. dos; BENTO, Lilian M.; LHULLIER, Cintia; GOUVEA, Lidiane; BASTOS, Eduardo; HORTA, Paulo A. Antioxidant properties and total phenolic contents of some tropical seaweeds of the Brazilian coast. Journal Of Applied Phycology, v. 25, n. 4, p. 1179-1187, nov. 2012. Springer Science and Business Media LLC. http://dx.doi.org/10.1007/s10811-012-9918-x.

MARTONE, Patrick T.; SCHIPPER, Soren R.; FROESE, Tyrel; BRETNER, Janessa; DEMONG, Alexis; EASTHAM, Tao M. Calcification does not necessarily protect articulated coralline algae from urchin grazing. Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology, v. 537, p. 151513, apr. 2021. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2021.151513.

MARTORELL, María Martha; LANNERT, María; MATULA, Carolina Valeria. Studies toward the comprehension of fungal-macroalgae interaction in cold marine regions from a biotechnological perspective. Fungal Biology, v. 125, n. 3, p. 305–314, nov. 2020. https://doi.org/10.1016/j.funbio.2020.11.003.

MEDEIROS, Heloisa E.; DA GAMA, Bernardo A.P.; GALLERANI, Gianfranco. Antifouling Activity of Seaweed Extracts from Guarujá, São Paulo, Brazil. Brazilian Journal of Oceanography, v. 55, n. 4, p. 257-264, 2007.

NASH, Merinda C.; DIAZ-PULIDO, Guillermo; HARVEY, Adela S.; ADEY, Walter. Coralline algal calcification: a morphological and process-based understanding. Plos One, v. 14, n. 9, p. e0221396, sep. 2019. Public Library of Science (PLoS). http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0221396.

OLIVEIRA, Diogo Nunes de; CHRISTOFOLETTI, Ronaldo Adriano; BARRETO, Rodrigo Egydio. Feeding Behavior of a Crab According to Cheliped Number. Plos One, v. 10, n. 12, p. 0145121, dec. 2015. Public Library of Science (PLoS). http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0145121.

OLIVEIRA, Ellen A. de S; OLIVEIRA, Juliana de A.S.; ARAÚJO, Priscila R; TÂMEGA, Frederico T.S; COUTINHO, Ricardo; SOARES, Angelica R. Chemical diversity and antifouling activity of geniculate calcareous algae (Corallinales, Rhodophyta) from Brazil. Peerj, v. 11, p. 15731, aug. 2023. https://doi.org/10.7717/peerj.15731.

OZAWA, Mayu; UCHIDA, Hajime; WATANABE, Ryuichi; NUMANO, Satoshi; MATSUSHIMA, Ryoji; OIKAWA, Hiroshi; TAKAHASHI, Kazuya; LUM, Wai Mun; BENICO, Garry; IWATAKI, Mitsunori. New azaspiracid analogues detected as bi-charged ions in *Azadinium poporum* (Amphidomataceae, Dinophyceae) isolated from Japanese coastal waters. Journal Of Chromatography B, v. 1236, p. 124065, apr. 2024. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.jchromb.2024.124065.

PADILLA, Dianna K. Algal Structure Defenses: form and calcification in resistance to tropical limpets. Ecology, v. 70, n. 4, p. 835-842, aug. 1989. Wiley. http://dx.doi.org/10.2307/1941352.

PARK, Myung Soo; LEE, Seobihn; LIM, Young Woon. A New record of four Penicillium species isolated from *Agarum clathratum* in Korea. Journal Of Microbiology, v. 55, n. 4, p. 237-246, jan. 2017. The Microbiological Society of Korea. http://dx.doi.org/10.1007/s12275-017-6405-8.

PARK, Myung Soo; OH, Seung-Yoon; FONG, Jonathan J.; HOUBRAKEN, Jos; LIM, Young Woon. The diversity and ecological roles of Penicillium in intertidal zones. Scientific Reports, v. 9, n. 1, p. 1-11, 19 sep. 2019. Springer Science and Business Media LLC. http://dx.doi.org/10.1038/s41598-019-49966-5.

PAULA, Caio A.; BORGES, Dalila J.; ANDRADE, Aynara R.; LEITE, Fosca P. P.; COSTA, Tânia M.; MACHADO, Glauco B. O.. Contrasting host use and feeding behavior by sympatric mesograzers. Marine Ecology, v. 44, n. 5, 11 jul. 2023. Wiley. http://dx.doi.org/10.1111/maec.12766.

PEÑA, Viviana; VIEIRA, Christophe; BRAGA, Juan Carlos; AGUIRRE, Julio; RÖSLER, Anja; BAELE, Guy; CLERCK, Olivier de; LE GALL, Line. Radiation of the coralline red algae (Corallinophycidae, Rhodophyta) crown group as inferred from a multilocus time-calibrated phylogeny. Molecular Phylogenetics And Evolution, v. 150, p. 106845, sep. 2020. http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106845.

PENNINGS, Steven C.; PAUL, Valerie J.. Effect of Plant Toughness, Calcification, and Chemistry on Herbivory by *Dolabella auricularia*. Ecology, v. 73, n. 5, p. 1606-1619, oct. 1992. Wiley. http://dx.doi.org/10.2307/1940014.

PEREZ-FONS, Laura; STEIGER, Sabine; KHANEJA, Reena; BRAMLEY, Peter M.; CUTTING, Simon M.; SANDMANN, Gerhard; FRASER, Paul D.. Identification and the developmental formation of carotenoid pigments in the yellow/orange Bacillus spore-formers. Biochimica Et Biophysica Acta (Bba) - Molecular And Cell Biology Of Lipids, v. 1811, n. 3, p. 177-185, mar. 2011. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.bbalip.2010.12.009.

POIREL, Laurent; HÉRITIER, Claire; NORDMANN, Patrice. Genetic and biochemical characterization of the chromosome-encoded class B β-lactamases from Shewanella livingstonensis (SLB-1) and Shewanella frigidimarina (SFB-1). Journal Of Antimicrobial Chemotherapy, v. 55, n. 5, p. 680-685, mai 2005. Oxford University Press (OUP). http://dx.doi.org/10.1093/jac/dki065.

RATEB, Mostafa E.; EBEL, Rainer. Secondary metabolites of fungi from marine habitats. Natural Product Reports, v. 28, n. 2, p. 290, 2011. Royal Society of Chemistry (RSC). http://dx.doi.org/10.1039/c0np00061b.

REIS, Vanessa Moura dos; KAREZ, Cláudia Santiago; MARIATH, Rodrigo; MORAES, Fernando Coreixas de; CARVALHO, Rodrigo Tomazetto de; BRASILEIRO, Poliana Silva; BAHIA, Ricardo da Gama; LOTUFO, Tito Monteiro da Cruz; RAMALHO, Laís Vieira; MOURA, Rodrigo Leão de. Carbonate Production by Benthic Communities on Shallow Coralgal Reefs of Abrolhos Bank, Brazil. Plos One, v. 11, n. 4, p. e0154417, apr. 2016. Public Library of Science (PLoS). http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0154417.

RIBEIRO, Ana Lívia N.L.; YOKOYA, Nair S. Effects of elevated CO2, temperatures and nitrogen availabilities on the physiological responses of the aragnonite-calcified species *Dichotomaria marginata* (Rhodophyta, Nemaliales). Algal Research, v. 75, p. 103250, sep. 2023. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.algal.2023.103250.

RICH, Walter A.; SCHUBERT, Nadine; SCHLÄPFER, Nina; CARVALHO, Vanessa F.; HORTA, Antonio C.L.; HORTA, Paulo A. Physiological and biochemical responses

of a coralline alga and a sea urchin to climate change: implications for herbivory. Marine Environmental Research, v. 142, p. 100-107, nov. 2018. http://dx.doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.09.026.

ROZAS, Enrique E.; FREITAS, José C. Anti-inflammatory activity of the apolar extract from the seaweed *Galaxaura marginata* (Rhodophyta, Nemaliales). Journal Of Venomous Animals And Toxins Including Tropical Diseases, v. 13, n. 2, 2007. FapUNIFESP (SciELO). http://dx.doi.org/10.1590/s1678-91992007000200011.

ROZAS, Enrique E.; FREITAS, José C. Neurotoxins in the polar fraction of the seaweed *Galaxaura marginata* (Rhodophyta, Nemaliales). Revista Brasileira de Farmacognosia, v. 18, n. 2, jun. 2008. Springer Science and Business Media LLC. http://dx.doi.org/10.1590/s0102-695x2008000200003.

SALLAM, Asmaa A.; HOUSSEN, Wael E.; GISSENDANNER, Chris R.; ORABI, Khaled Y.; FOUDAH, Ahmed I.; SAYED, Khalid A. El. Bioguided discovery and pharmacophore modeling of the mycotoxic indole diterpene alkaloids penitrems as breast cancer proliferation, migration, and invasion inhibitors. Medchemcomm, v. 4, n. 10, p. 1360, 2013. Royal Society of Chemistry (RSC). http://dx.doi.org/10.1039/c3md00198a.

SANTOS, Gabriel do Nascimento; PESTANA, Edilene Maria dos Santos; DOS SANTOS, Cibele Conceição; CASSANO, Valéria; DE CASTRO NUNES, José Marcos. Diversity of Galaxauraceae (Nemaliales, Rhodophyta) in northeastern Brazil: new record and two new species, *Dichotomaria viridis* sp. nov. and *Tricleocarpa laxa* sp. nov. Phytotaxa, Auckland, v. 454, n. 2, p. 73–103, 2020. Magnolia Press https://doi.org/10.11646/phytotaxa.454.2.1.

SARASWATI; Giriwono, Puspo Edi; ISKANDRIATI, Diah; TAN, Chin Ping; ANDARWULAN, Nuri. In-vitro anti-inflammatory activity, free radical (DPPH) scavenging, and ferric reducing ability (FRAP) of *Sargassum cristaefolium* lipid-soluble fraction and putative identification of bioactive compounds using UHPLC-ESI-ORBITRAP-MS/MS. Food Research International, v. 137, p. 109702, nov. 2020. http://dx.doi.org/10.1016/j.foodres.2020.109702.

SCHUPP, Peter J.; PAUL, Valerie J. Calcium Carbonate and Secondary Metabolites in Tropical Seaweeds: variable effects on herbivorous fishes. Ecology, v. 75, n. 4, p. 1172-1185, jun. 1994. Wiley. http://dx.doi.org/10.2307/1939440.

SHAMA, Sherif M; ELISSAWY, Ahmed M; SALEM, Mohamed A; YOUSSEF, Fadia S; EL-NAGGAR, Mohamed S; EL-SEEDI, Hesham R; KHALIFA, Shaden A. M; BRIKI, Khaled; HAMDAN, Dalia Ibrahim; SINGAB, Abdel Nasser B. Comparative metabolomics study on the secondary metabolites of the red alga *Corallina officinalis* and its associated endosymbiotic fungi. RSC Advances, v. 14, n. 26, p. 18553–18566, jun. 2024. https://doi.org/10.1039/d4ra01055h.

SHEU, Jyh-Horng; HUANG, Shiang-Yuh; WANG, Guey-Horng; DUH, Chang-Yih. Study on Cytotoxic Oxygenated Desmosterols Isolated from the Red Alga *Galaxaura marginata*. Journal Of Natural Products, v. 60, n. 9, p. 900-903, sep. 1997. American Chemical Society (ACS). http://dx.doi.org/10.1021/np9701844.

SHEU, Jyh-Horng; HUANG, Shih-Yuan; DUH, Chih-Yuan. Cytotoxic oxygenated desmosterols of the red alga *Galaxaura marginata*. Journal of Natural Products, v. 59, n. 1, p. 23–26, jan. 1996. https://doi.org/10.1021/np960016w.

TAVARES, Mauro Rezende; GRANDE, Henrique; JACOBUCCI, Giuliano Buzá. Habitat and food selection by herbivorous amphipods associated with macroalgal beds on the southeast coast of Brazil. Nauplius, v. 21, n. 1, p. 09-15, jun. 2013. FapUNIFESP (SciELO). http://dx.doi.org/10.1590/s0104-64972013000100002.

TOLENTINO-PABLICO, Gladys; BAILLY, Nicolas; FROESE, Rainer; ELLORAN, C. Seaweeds preferred by herbivorous fishes. Journal of Applied Phycology, v. 20, n. 5, p. 933–938, dec. 2007. http://dx.doi.org/10.1007/s10811-007-9290-4.

VÁZQUEZ, A.I.F.; SÁNCHEZ, C.M.D.; DELGADO, N.G.; ALFONSO, A.M.S.; ORTEGA, Y.S.; SÁNCHEZ, H.C. Anti-inflammatory and analgesic activities of red seaweed *Dichotomaria obtusata*. Brazilian Journal of Pharmaceutical Sciences, v. 47, n. 1, jan/mar, 2011.

VILLAÇA, Roberto C.. Recifes Biológicos. In: PEREIRA, Renato Crespo; GOMES, Abilio Soares. Biologia Marinha. 2. ed. Rio de Janeiro: Publisher Interciência, 2009. p. 399-420.

VILLAS-BÔAS, Alexandre B.; FIGUEIREDO, Marcia A. O. Are anti-fouling effects in coralline algae species specific?. Brazilian Journal of Oceanography, v. 52, p. 11-18, mar 2004.

VLACHOS, V.; CRITCHLEY, A.T.; HOLY, A. Antimicrobial activity of extracts from selected southern African marine macroalgae. South African Journal of Science, v. 93, n. 7, p. 328-332, 1997.

ZHANG, Wei-Han; ZHONG, Hong-Mao; CHE, Chun-Tao. Cycloartanes from the red alga *Galaxaura* sp. Journal of Asian Natural Products Research, v. 7, n. 1, p. 59–65, fev. 2005. https://doi.org/10.1080/10286020310001617138.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Supplementary Table 1: List of compounds annotated by GNPS from the dichloromethane extracts of *Dichotomaria marginata* and *Arthrocardia variabilis*. Each row provides the ion (*m/z*), the putative compound name according to Pubchem, its respective chemical class, the spectral library source, and relevant spectral matching metrics (MQScore, Mass Difference in Daltons, and Error in parts per million). These compounds represent the most structurally coherent and spectrally consistent matches in the dataset, although they are considered provisional identifications due to mass accuracy limitations.

Extract	Ion	Substance	Chemical Class	Library	MQScore	MassDiff	MZErrorPPM
Both extracts	294.9	9-Oxooctadeca-10,12-dienoic acid	Oxygenated fatty acid derivate	Massbank	0.74	0.30	1026.36
A. varibilis	417.1	Delta(7)-dafachronic acid	Steroidal acid	Massbank	0.71	-	4307.44
Both extracts	301.1	17(18)-EpETE	Epoxylipid	NIST14	0.83	0.06	202.52
Both extracts	326.3	N-pentylhexadecanamide	Fatty acid amide	-	0.88	0.01	36.75
D. marginata	360.3	N-(2-Phenylethyl)hexadecanamide	Phenethylamide	-	0.88	0.005	138.90
Both extracts	609.3	3,10S-Hydroxypheophorbide a	Chlorophyll derivative	-	0.77	0.04	643.14
Both extracts	196.9	6-Hydroxy-4,4,7a-trimethyl-5,6,7,7a-tetrahydrobenzofuran-2(4H)-one	Hydroxylated aromatic lactone	-	0.92	0.15	750.86
D. marginata	263.0	Enoxolone	Pentacyclic triterpenoid acid	-	0.80	0.02	836.62
Both extracts	430.3	Isovitexin	Flavonoid C- Glycoside	-	0.76	0.72	1677.09
D. marginata	593.3	3-(16-Ethenyl-11-ethyl-4-hydroxy-3-methoxycarbonyl-12,17,21,26-tetramethyl-7,23,24,25-tetrazahexacyclo[18.2.1.15,8.110,13.115,18.02,6]hexacosa-1,4,6,8(26),9,11,13(25),14,16,18(24),19-undecaen-22-yl)propanoic acid	Polysubstituted carboxylic acid	-	0.86	0.08	141.67

CAPÍTULO III: Mina Marinha: Uma ferramenta lúdica para educação sobre ecossistemas costeiros

Amanda Cunha de Souza Coração, Amanda Mendonça Chyaromont,
Ana Christina Pires Lannes-Vieira, Jenifer Santana Carneiro, Emilly Gonçalves Amaral,
Joel Campos de Paula

INTRODUÇÃO

A divulgação científica é um instrumento essencial para promover o acesso democrático ao conhecimento, estimular o pensamento crítico e fomentar o engajamento da sociedade com temas relevantes da ciência e da vida cotidiana. Ao tornar conteúdos científicos acessíveis a públicos não especializados, ela favorece a formação de cidadãos mais conscientes, capazes de participar de debates informados e tomar decisões fundamentadas (Soares, 2008; Castro & Costa, 2011). A comunicação da ciência pode ocorrer por diversos meios e formatos, como textos jornalísticos, vídeos, podcasts, redes sociais e recursos interativos, que contribuem para transformar a linguagem técnica em narrativas compreensíveis e atraentes, sem perder o rigor conceitual (Massarani et al., 2002). Quando aplicada ao contexto ambiental, essa prática amplia a percepção pública sobre os ecossistemas e seus desafios, sendo especialmente relevante para aproximar a sociedade de temas como a conservação marinha e a sustentabilidade costeira, frequentemente ausentes do cotidiano escolar (Neto et al., 2022).

Nesse cenário, destaca-se a importância da cultura oceânica, conceito que envolve o entendimento do papel do oceano na vida humana e da influência das nossas ações sobre sua saúde e sustentabilidade. A promoção dessa cultura é um dos pilares da Década das Nações Unidas da Ciência Oceânica para o Desenvolvimento Sustentável (2021–2030), coordenada pela UNESCO, que busca transformar a relação entre sociedade e oceano por meio da ciência, educação e políticas públicas (UNESCO, 2020). O Brasil tem atuado ativamente nesse movimento por meio de iniciativas como a Aliança Brasileira pela Cultura Oceânica, que reúne instituições acadêmicas, governamentais e civis para fomentar ações educativas, participativas e inclusivas voltadas à valorização do oceano no contexto nacional (Aliança Brasileira pela Cultura Oceânica, 2021). Um exemplo dessa mobilização é o Programa

Escola Azul realizado no município de São Sebastião (SP), onde 100% das escolas municipais intregaram o tema oceano de forma transversal ao currículo escolar, promovendo o desenvolvimento da consciência ambiental e a importância da preservação do meio ambiente com o auxílio de instituições como o Centro de Biologia da USP (Prefeitura de São Sebastião, 2024). Essas iniciativas reconhecem o papel estratégico da educação na formação de uma consciência coletiva voltada à conservação dos ambientes marinhos e ao alcance dos Objetivos de Desenvolvimento Sustentável.

Considerando esse panorama, os jogos didáticos despontam como ferramentas inovadoras para aproximar o público de conceitos científicos, especialmente em áreas que exigem a tradução de conteúdos complexos para formatos acessíveis e engajadores. No ensino de biologia marinha, esses jogos contribuem para transformar o aprendizado em uma experiência ativa, significativa e interativa. Estudos apontam que a utilização de materiais lúdicos favorece o raciocínio lógico, estimula a cognição e conecta os conteúdos escolares com vivências concretas do cotidiano (Soares, 2008; Castro & Costa, 2011). Além de seu potencial educativo, o jogo reforça o papel da divulgação científica, ao traduzir a linguagem técnica em uma abordagem compreensível, mantendo o rigor conceitual e favorecendo a difusão do conhecimento na educação formal e não-formal (Massarani et al., 2002). Sua aplicação também se alinha às diretrizes de ações extensionistas que visam democratizar o conhecimento, aproximando ciência e sociedade por meio de atividades lúdicas, colaborativas e reflexivas (Neto et al., 2022).

A proposta do jogo “Mina Marinha” surge como uma resposta à necessidade de abordar, de maneira acessível e envolvente, temas ecológicos frequentemente negligenciados nos currículos escolares. Inspirado na lógica do tradicional jogo "Campo Minado", o jogo foi adaptado para apresentar organismos típicos de costões rochosos, os principais distúrbios ambientais que impactam esses ambientes e propostas de mitigação de distúrbios ambientais nesses ecossistemas. Sua concepção baseou-se em princípios de aprendizagem significativa, promovendo a integração entre conteúdo acadêmico e vivência prática, despertando curiosidade e engajamento (Ausubel, 1968).

MATERIAIS E MÉTODOS

O jogo foi desenvolvido com base em um tabuleiro de 21 x 21 cm que representa simbolicamente um ambiente marinho costeiro (Fig. 1). Foram confeccionadas 35 cartas divididas entre três categorias:

- **Organismos marinhos costeiros** (15 cartas verdes): Mexilhão, Caranguejo, Poliqueta, Tartaruga-marinha, Craca, Ouriço, Cavalo-marinho, Coral, Baiacu, Paru, *Hypnea*, *Sargassum*, *Caulerpa*, *Ulva* e *Colpomenia*.
- **Distúrbios** (15 cartas vermelhas): Peixe-Leão, Coral-Sol, Florações Tóxicas, Sobrepesca, Microplástico, Aumento do nível do mar, Eutrofização, Degelo das calotas polares, Erosão costeira, Vazamento de óleo e esgoto, Aquecimento dos Oceanos, Dragagem, Pisoteio, Acidificação dos Oceanos, e Ilhas de lixo.
- **Ações de Mitigação** (5 cartas beges): Limpeza de praias, Sensores Ambientais, Sistema de coleta de lixo, Licenciamento Ambiental, Programas de Restauração e recuperação da biodiversidade marinha, e Educação e Conscientização ambiental.



Figura 1: (A) Tabuleiro e Exemplos de Organismo Costeiro Marinho (B), Distúrbio (C), e Ação de Mitigação (C).

As ilustrações foram produzidas com fotografias retiradas da internet, com atenção à identidade visual e representatividade das três categorias utilizadas no jogo. Cada carta contém breve informações que apresentem os organismos e suas curiosidades, a descrição e o efeito dos distúrbios para a biodiversidade marinha e a explanação das ações de mitigação.

Os materiais utilizados foram de baixo custo e fácil replicação, com o objetivo de permitir sua produção por escolas e projetos de educação ambiental. Cabe ressaltar que o material didático proposto simplifica temas para apresentação, fazendo-se necessária mediação por educadores para discussões.

A dinâmica do jogo baseia-se na tomada de decisões estratégicas para revelar cartas ocultas no tabuleiro. As cartas positivas somam pontos ao jogador (+1), as negativas subtraem (-1), e as especiais oferecem a vantagem de jogar novamente. Ao final do jogo, vence o participante com maior pontuação acumulada. O sistema de pontuação e a aleatoriedade da disposição das cartas simulam a imprevisibilidade e os desafios enfrentados na gestão ambiental de ecossistemas costeiros.

APLICAÇÃO

Este jogo não só promove a compreensão dos impactos ambientais e das atividades humanas nos ambientes marinhos, mas também incentiva o desenvolvimento de habilidades críticas, como a resolução de problemas. O jogo foi aplicado durante a Biosemana da UNIRIO 2025, em uma oficina de divulgação científica da UNIRIO, com participação de jovens e adultos. Sua implementação evidenciou o potencial da atividade em promover o raciocínio ecológico, estimular a aprendizagem ativa e gerar discussões sobre a importância da conservação dos ambientes marinhos. Os participantes demonstraram entusiasmo com a abordagem e relataram maior facilidade em compreender os temas apresentados.

A experiência demonstrou que o jogo funciona não apenas como ferramenta pedagógica, mas também como recurso de extensão universitária e engajamento social. Inspirado por iniciativas semelhantes como os jogos Enraizando e Batalha Algal (Neto et al., 2022), o Campo Minado Marinho reforça o potencial transformador dos jogos no ensino de botânica e ficologia, favorecendo a superação da chamada “cegueira botânica” (Wandersee & Schussler, 2002) ao dar visibilidade aos organismos bentônicos marinhos de forma atrativa e significativa.

O jogo foi apresentado na Semana do Sistema Costeiro-Marinho do Jardim Botânico do Rio de Janeiro e divulgado no perfil do Instagram do Laboratório de Biologia e Taxonomia de Algas (@LABIOTAL), por meio de uma publicação no *feed* (Fig. 1). A

postagem inclui fotografias de parte da equipe ao lado de uma mesa expositiva, contendo exemplares de macroalgas, outros jogos didáticos criados, equipamentos para observar detalhes morfológicos dessas algas. Esta publicação feita no dia 29 de março de 2025 alcançou 896 visualizações, sendo 60,2% provenientes de não seguidores do perfil, e gerou 65 interações, incluindo 58 curtidas 4 compartilhamentos e 3 comentários, além de ter alcançado 624 contas. Esses dados refletem o interesse público externo pela atividade e demonstram a efetividade do uso das redes sociais como meio de ampliar o alcance das ações de divulgação científica, conectando os resultados da extensão universitária ao espaço digital.



Figura 1: Equipe LABIOTAL e Aplicação do Jogo com Público

Por fim, o reconhecimento do valor inovador do jogo também se refletiu em sua premiação no 1º Workshop em Divulgação Científica e Educação na Ficologia, promovido pelo coletivo Algas por Elas. A premiação reforçou a relevância da Mina Marinha como ferramenta de ensino e divulgação, destacando seu potencial para inspirar novas metodologias didáticas voltadas à valorização dos ecossistemas marinhos e à formação de uma cultura científica mais acessível e inclusiva.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALIANÇA BRASILEIRA PELA CULTURA OCEÂNICA. *Aliança Brasileira pela Cultura Oceânica*. São Paulo: Programa Maré de Ciência – Unifesp, [2021]. Disponível em: https://maredeciencia.com.br/alianca. Acesso em: 7 ago. 2025.

AUSUBEL, D.P. Educational psychology: a cognitive view. Nova York: Holt, Rinehart and Winston. 1968.

CASTRO, Bruna Jamila; COSTA, Priscila Caroza Frasson. Contribuições de um jogo didático para o processo de ensino e aprendizagem de Química no Ensino Fundamental segundo o contexto da Aprendizagem Significativa. *Revista Electrónica de Investigación en Educación en Ciencias*, v.6, n.2, pp.25-37, 2011.

MASSARANI, Luisa; MOREIRA, Ildeu de Castro; BRITO, Fátima (orgs.). Ciência e público: caminhos da divulgação científica no Brasil. Rio de Janeiro: Casa da Ciência – Centro Cultural de Ciência e Tecnologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro; Fórum de Ciência e Cultura, 2002. 232 p.

NETO, F. F. de O.; JORGE, T. S.; GARCIA, C. S.; DALZOTTO, D. P.; COSTA, J. L.; MEDINA, T. G. de M.; IGANCI, J. Jogos Didáticos no ensino de Botânica: Enraizando e Batalha Algal. *Hoehnea*, Pelotas, v. 49, e092022, 2022. https://doi.org/10.1590/2236-8906-09-2022.

PREFEITURA DE SÃO SEBASTIÃO. Alunos de São Sebastião participam de atividades lúdicas sobre cultura oceânica. Prefeitura Municipal de São Sebastião, 2 abr. 2024. Disponível em: https://www.saosebastiao.sp.gov.br/noticia.asp?id=N1662025173216. Acesso em: 7 ago. 2025.

SOARES, Márlon. Jogos para o Ensino de Química: teoria, métodos e aplicações. Guarapari: Ex Libris, 169 p, 2008. ISBN: 859-02-8748-3.

UNESCO. *Cultura oceânica para todos: kit pedagógico*. Paris: Comissão Oceanográfica Intergovernamental da UNESCO, 2020. 46 p. ISBN 978-92-3-300011-7. Disponível em: https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000373449_por. Acesso em: 7 ago. 2025.

WANDERSEE, J.H.; SCHUSSLER, E.E. Towards a theory of plant blindness. *Plant Science Bulletin,* v. 47, pp. 2-9, 2002.

CONCLUSÃO GERAL

Em ecossistemas marinhos, como os costões rochosos, as macroalgas calcificadas articuladas apresentam diversos papéis ecológicos essenciais devido ao seu talo tridimensional e aos seus metabólitos secundários. Dado essa importância, a presente tese teve como eixo central a investigação das estratégias das defesas física e química dessas macroalgas vermelhas calcificadas, com foco nas espécies *Dichotomaria marginata,* a qual é considerada fracamente calcificada, e *Arthrocardia variabilis,* a qual é considerada fortemente calcificada. O trabalho partiu da premissa de que, embora a calcificação seja amplamente reconhecida como uma estratégia de defesa estrutural eficiente contra herbivoria, os metabólitos secundários dessas algas ainda são pouco compreendidos com relação à esta atividade ecológica.

O Capítulo I, por meio de uma revisão sistemática e análise bibliométrica, demonstrou que os estudos existentes sobre macroalgas vermelhas calcificadas se concentram majoritariamente em aspectos taxonômicos e fisiológicos, com pouca ênfase em interações tróficas ou no papel ecológico dos metabólitos secundários. Os 67 artigos analisados nesta revisão foram separados estatisticamente pelo *software* IRaMuTeQ em quatro classes de atividades ecológicas que discutem a ecologia química de algas calcificadas, sendo elas Herbivoria, Competição, Assentamento/Metamorfose e Epifitismo. Além disso, apenas nove substâncias foram anotadas na literatura investigada com atividades ecológicas associadas. Outro aspecto levantado pela revisão sistemática dos artigos encontrados é a ausência do termo “calcárea” ou “calcificada” no título, resumo e palavras-chave de artigos que utilizaram espécies com estas características em seus respectivos trabalhos. Tal panorama evidenciou uma lacuna no conhecimento ecológico das rodófitas calcificadas e justificou a abordagem integrada adotada nesta tese, que alia química de metabólitos, estrutura morfológica e experimentação ecológica.

No Capítulo II, a caracterização do perfil químico por Cromatografia Líquida de Alta Eficiência acoplada à Espectrometria de Massas *em Tandem*, associada à quimiometria exploratória e à construção de redes moleculares dos extratos brutos em diclorometano de ambas as espécies, revelou diferenças entre os perfis metabólicos, confirmando a hipótese

de que *D. marginata* e *A. variabilis* apresentam composições químicas distintas. Enquanto *D. marginata* exibiu um cromatograma com maior abundância e intensidade de picos, *A. variabilis* apresentou um perfil menos variado, possivelmente refletindo a predominância de sua defesa física contra herbivoria baseada na calcificação. Este resultado também foi corroborado pela análise discriminante de Mínimos Quadrados Parciais (PLS-DA), onde os íons que mais contribuíram para a separação das espécies foram [M+H]+ *m/z* 458, 502, 546, 590, e 634, e a rede molecular que apontou agrupamentos de classes químicas como substâncias fenólicas, fitosteróis e terpenos em ambos os extratos.

Os ensaios de herbivoria com o caranguejo *Pachygrapsus transversus* permitiram avaliar o efeito das defesas físicas e químicas das espécies calcificadas. *A. variabilis*, com maior grau de calcificação, demonstrou resistência à herbivoria principalmente por sua estrutura rígida, validando a hipótese de que a morfologia atua como barreira eficaz contra consumidores. Tal conclusão foi validada através de ensaios de descalcificação gradual dos talos desta macroalga, onde as amostras com menor porcentagem de calcificação (até 30%) foram significativamente consumidas em comparação com o controle 100% calcificado. No entanto, seu extrato químico não inibiu significativamente o consumo em quantidade relativa à 2 gramas de alga seca, sendo apenas estatisticamente diferente quando aumentou-se o a quantidade de extrato, corroborando a hipótese de baixa eficácia química. Em contrapartida, o extrato de *D. marginata*, alga menos calcificada, apresentou elevada atividade anti-herbivoria, reduzindo de forma significativa a ingestão por parte do herbívoro. Este resultado confirmou sua eficácia química e sustentou a hipótese de que espécies com menor calcificação podem investir mais em defesas químicas para compensar a vulnerabilidade estrutural proveniente de um talo corticado e levemente calcificado.

De forma integrada, os resultados obtidos sustentaram as hipóteses propostas e demonstraram que as estratégias defensivas dessas rodófitas calcificadas são espécie-específicas e moduladas por múltiplos fatores, como grau de calcificação, composição química e tipo de consumidor. As evidências obtidas reforçaram a concepção de que a sinergia entre defesas física e química representa uma via evolutiva viável para a sobrevivência dessas algas em ambientes de elevada pressão herbívora. Além disso, os dados sugerem que o entendimento das interações planta-herbívoro em ecossistemas marinhos exige uma abordagem multidimensional, que considere não apenas as características morfológicas, mas também os aspectos metabólicos. Ao reunir revisão bibliográfica,

caracterização química e testes ecológicos experimentais destas espécies, esta tese contribuiu para aumentar a compreensão das estratégias defensivas de macroalgas vermelhas calcificadas, oferecendo uma base sólida para futuras investigações sobre o papel dessas algas nas redes ecológicas marinhas e sua resiliência em face das mudanças ambientais globais.

Complementando os aspectos ecológicos e químicos discutidos ao longo desta tese, no capítulo III foi desenvolvida uma iniciativa de divulgação científica para apresentar os conhecimentos produzidos sobre ecossistemas costeiros, como seus organismos bentônicos, os distúrbios que os afetam, e as ações de mitigações dos possíveis distúrbios em uma linguagem acessível, lúdica e reflexiva. O jogo didático “Mina Marinha” explorou tais temas por meio de uma experiência interativa, reforçando a importância de estratégias comunicativas que não apenas disseminem o conhecimento científico, mas também estimulem o engajamento público e a construção de uma consciência ambiental crítica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALI, A. I.; EL BOUR, M.; KTARI, L.; BOLHUIS, H.; AHMED, M.; BOUDABBOUS, A.; STAL, L. J. *Jania rubens*-associated bacteria: molecular identification and antimicrobial activity. *Journal of Applied Phycology*, Dordrecht, v. 24, n. 3, p. 525–534, 2012. https://doi.org/10.1007/s10811-011-9758-0.

AMSLER, Charles D. Algal Chemical Ecology. Berlin: Springer, 2008. 313 p.

ARANTES, Patrícia V. S.; NASSAR, Cristina A. G.; GESTINARI, Lísia M. S. Comunidades de algas calcáreas articuladas na Baía do Espírito Santo. *Revista Nerítica,* Curitiba, v. 9, n. 1-2, p. 33–48, 2022. https://doi.org/10.5380/rn.v9i1-2.85089.

AWAD, Nagwa E. Bioactive brominated diterpenes from the marine red alga *Jania rubens* (L.) Lamx. *Phytotherapy Research*, [S.L.], v. 18, n. 4, p. 275-279, 2004. Wiley. http://dx.doi.org/10.1002/ptr.1273.

BLUNT, John W.; COPP, Brent R.; MUNRO, Murray H. G.; NORTHCOTE, Peter T.; PRINSEP, Michèle R. Marine natural products. *Natural Product Reports*, [S.L.], v. 27, n. 2, p. 165, 2010. Royal Society of Chemistry (RSC). http://dx.doi.org/10.1039/b906091j.

BOOPATHY, Sithranga; KATHIRESAN, K. Anticancer agents derived from marine algae. *Functional Ingredients from Algae for Foods and Nutraceuticals*, [S.L.], p. 307-337, 2013. Elsevier. http://dx.doi.org/10.1533/9780857098689.2.307.

BOROWITZKA, M.A. Carbonate calcification in algae - initiation and control. In: Biomineralization: chemical and biochemical perspectives (Ed. by S. Mann, J. Webb & R.J.P. Williams), pp 63–94, 1989. VCH Verlag, Weinheim, Germany.

CASTRO, Bruna Jamila; COSTA, Priscila Caroza Frasson. Contribuições de um jogo didático para o processo de ensino e aprendizagem de Química no Ensino Fundamental segundo o contexto da Aprendizagem Significativa. *Revista Electrónica de Investigación en Educación en Ciencias*, v.6, n.2, pp.25-37, 2011.

CASTRO-SANGUINO, Carolina; LOVELOCK, Catherine; MUMBY, Peter J. Factors affecting tolerance to herbivory in a calcifying alga on coral reefs. *Marine Biology*, Berlim, v. 164, art. 37, 2017. https://doi.org/10.1007/s00227-016-3062-0.

CORNWALL, Christopher E.; CARLOT, Jérémy; BRANSON, Oscar; COURTNEY, Travis A.; HARVEY, Ben P.; PERRY, Chris T.; ANDERSSON, Andreas J.; DIAZ-PULIDO, Guillermo; JOHNSON, Maggie D.; KENNEDY, Emma; KRIEGER, Erik C.; MALLELA, Jennie; McCOY, Sophie J.; NUGUES, Maggy M.; QUINTER, Evan; ROSS, Claire L.; RYAN, Emma; SADERNE, Vincent; COMEAU, Steeve. Crustose coralline algae can contribute more than corals to coral reef carbonate production. *Communications Earth & Environment*, Londres, v. 4, n. 1, art. 105, 2023. https://doi.org/10.1038/s43247-023-00766-w.

CORNWALL, Christopher E.; HEPBURN, Christopher D.; McGRAW, Christina M.; CURRIE, Kim I.; PILDITCH, Conrad A.; HUNTER, Keith A.; BOYD, Philip W.; HURD, Catriona L. Diurnal fluctuations in seawater pH influence the response of a calcifying macroalga to ocean acidification. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, Londres, v. 280, n. 1772, art. 20132201, 2013. https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2201.

FERREIRA, Leandro S.; TURATTI, Izabel C. C.; LOPES, Norberto P.; GUARATINI, Thais; COLEPICOLO, Pio; OLIVEIRA-FILHO, Eurico C.; GARLA, Ricardo C. Apolar Compounds in Seaweeds from Fernando de Noronha Archipelago (Northeastern Coast of Brazil). *International Journal of Analytical Chemistry*, [S.L.], v. 2012, p. 1-5, 2012. Hindawi Limited. http://dx.doi.org/10.1155/2012/431954.

FLORA E FUNGA DO BRASIL. Florideophyceae. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB125620>. Acessado em 10 de fevereiro de 2025.

FOSTER, Michael S.; RIOSMENA-RODRIGUEZ, Rafael; STELLER, Diana L.; WOELKERLING, W. J. Living rhodolith beds in the Gulf of California and their implications for paleoenvironmental interpretation. *Pliocene Carbonates and Related Facies Flanking the Gulf of California, Baja California, Mexico*, [S.L.], 1997. Geological Society of America. http://dx.doi.org/10.1130/0-8137-2318-3.127.

GARCIA, Angelica Nunes; STEIN, Erika Mattos; VILLELA, Leonardo Zambotti; YOKOYA, Nair S.; COLEPICOLO NETO, Pio; CARVALHO, Luciana Retz. *Dichotomaria marginata* (Rhodophyta) como bioindicador para a poluição marinha:

uma visão geral sobre seus metabólitos e contaminantes adsorvidos. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, Viña del Mar, v. 55, n. 2, p. 128–141, 2020. https://doi.org/10.22370/rbmo.2020.55.2.2498.

GUIRY, M.D.; GUIRY, G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Disponível em :< http://www.algaebase.org>. Acessado em 10 de fevereiro 2025.

HABERMAN, Isaak; MARTONE, Patrick T. Calcified coralline algae have similar caloric value to uncalcified algae. *Marine Ecology Progress Series*, Oldendorf/Luhe, v. 713, p. 173–179, 2023. https://doi.org/10.3354/meps14341.

HAY, Mark E. Marine chemical ecology: what's known and what's next? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, [S.L.], v. 200, n. 1-2, p. 103-134, 1996. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/s0022-0981(96)02659-7.

HAY, Mark E. Predictable spatial escapes from herbivory: how do these affect the evolution of herbivore resistance in tropical marine communities? *Oecologia*, [S.L.], v. 64, n. 3, p. 396-407, 1984. Springer Science and Business Media LLC. http://dx.doi.org/10.1007/bf00379139.

HAY, Mark E.; KAPPEL, Quaker E.; FENICAL, William. Synergisms in Plant Defenses against Herbivores: interactions of chemistry, calcification, and plant quality. *Ecology*, [S.L.], v. 75, n. 6, p. 1714-1726, 1994. Wiley. http://dx.doi.org/10.2307/1939631.

HOFMANN, L.; BISCHOF, K. Ocean acidification effects on calcifying macroalgae. *Aquatic Biology*, Oldendorf/Luhe, v. 22, p. 261–279, 2014. https://doi.org/10.3354/ab00581.

HUISMAN, John M.; HARPER, James T.; SAUNDERS, Gary W. Phylogenetic study of the Nemaliales (Rhodophyta) based on large-subunit ribosomal DNA sequences supports segregation of the Scinaiaceae fam. nov. and resurrection of *Dichotomaria* Lamarck. *Phycological Research*, Oxford, v. 52, n. 3, p. 224–234, 2004. https://doi.org/10.1111/j.1440-183.2004.00344.x.

JOHANSEN, H. W. Changes and additions to the articulated coralline flora of California. *Phycologia*, Baltimore, v. 10, n. 2, p. 241–246, 1971. https://doi.org/10.2216/i0031-8884-10-2-241.1.

JOHANSEN, H.W. Coralline Algae: A First Synthesis. Boca Raton: CRC Press, 1981. 249 p.

JOHNSON, Maggie Dorothy; PRICE, Nichole N.; SMITH, Jennifer E. Contrasting effects of ocean acidification on tropical fleshy and calcareous algae. *Peerj*, [S.L.], v. 2, p. e411, 2014. PeerJ. http://dx.doi.org/10.7717/peerj.411.

KOGAME, K.; UWAI, S.; ANDERSON, R. J.; CHOI, H.-G.; BOLTON, J. J. DNA barcoding of South African geniculate coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta). *South African Journal of Botany*, v. 108, p. 337–341, 2017. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.08.013.

LEWIS B.; DIAZ-PULIDO G. Suitability of three fluorochrome markers for obtaining in situ growth rates of coralline algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,* v. 490, p. 64–73, 2017. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2017.02.004.

LIAO, W.-R.; LIN, J.-Y.; SHIEH, W.-Y.; JENG, W.-L.; HUANG, R. Antibiotic activity of lectins from marine algae against marine vibrios. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, [S.L.], v. 30, n. 7, p. 433-439, 2003. Oxford University Press (OUP). http://dx.doi.org/10.1007/s10295-003-0068-7.

LITTLER, Mark M. Calcification and its Role among the Macroalgae. *Micronesica-Series*, [S.L.], v. 12, n. 1, p. 27-41, 1976.

MANILAL, Aseer; SUGATHAN, Sujith; BALU, Sabarathnam; KIRAN, Seghai; SELVIN, Joseph; SHAKIR, Chippu; LIPTON, Aaron. Antifouling Potentials of Seaweeds Collected from the Southwest Coast of India. *World Journal of Agricultural Science*, [S.L.], v. 6, n. 3, p. 243-248, 2010.

MARTINS, Cintia D. Leal; RAMLOV, Fernanda; CARNEIRO, Nathália Peixoto Nocchi; GESTINARI, Lisia M.; SANTOS, Bruno F.; BENTO, Lilian M.; LHULLIER, Cintia; GOUVEA, Lidiane; BASTOS, Eduardo; HORTA, Paulo A. Antioxidant properties and total phenolic contents of some tropical seaweeds of the Brazilian coast. *Journal Of*

Applied Phycology, [S.L.], v. 25, n. 4, p. 1179-1187, 2012. Springer Science and Business Media LLC. http://dx.doi.org/10.1007/s10811-012-9918-x.

MARTINS, Cintia D. Leal; RAMLOV, Fernanda; CARNEIRO, Nathália Peixoto Nocchi; GESTINARI, Lisia M.; SANTOS, Bruno F. dos; BENTO, Lilian M.; LHULLIER, Cintia; GOUVEA, Lidiane; BASTOS, Eduardo; HORTA, Paulo A. Antioxidant properties and total phenolic contents of some tropical seaweeds of the Brazilian coast. *Journal Of Applied Phycology*, [S.L.], v. 25, n. 4, p. 1179-1187, 2012. Springer Science and Business Media LLC. http://dx.doi.org/10.1007/s10811-012-9918-x.

MARTONE, Patrick T.; SCHIPPER, Soren R.; FROESE, Tyrel; BRETNER, Janessa; DEMONG, Alexis; EASTHAM, Tao M. Calcification does not necessarily protect articulated coralline algae from urchin grazing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, [S.L.], v. 537, p. 151513, 2021. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2021.151513.

MASCHEK, J.A.; BAKER, B.J. The Chemistry of Algal Secondary Metabolism. In: McClintock JB, Baker BJ (eds) Marine Chemical Ecology. CRC Press, Boca Raton, pp 1-2, 2001.

MASSARANI, Luisa; MOREIRA, Ildeu de Castro; BRITO, Fátima (orgs.). Ciência e público: caminhos da divulgação científica no Brasil. Rio de Janeiro: Casa da Ciência – Centro Cultural de Ciência e Tecnologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro; Fórum de Ciência e Cultura, 2002. 232 p.

MCCLINTOCK, J.B.; BAKER, B.J. Marine Chemical Ecology. Boca Raton: CRC Press, 2001. 622 p.

MCCOOK, Laurance; JOMPA, Jamaluddin; DIAZ-PULIDO, G. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*, [S.L.], v. 19, n. 4, p. 400-417, 2001. Springer Science and Business Media LLC. http://dx.doi.org/10.1007/s003380000129.

MCCOY, Sophie J.; PUESCHEL, Curt M.; CORNWALL, Christopher E.; COMEAU, Steeve; KRANZ, Sven A.; SPINDEL, Nathan B.; BOROWITZKA, Michael A. Calcification in the coralline red algae: a synthesis. *Phycologia*, Oxford, v. 62, n. 6, p. 648–666, 2023. https://doi.org/10.1080/00318884.2023.2285673.

McGRAW, Christina M.; CORNWALL, Christopher E.; REID, Malcolm R.; CURRIE, Kim I.; HEPBURN, Christopher D.; BOYD, Philip W.; HURD, Catriona L.; HUNTER, Keith A. An automated pH-controlled culture system for laboratory-based ocean

acidification experiments. *Limnology and Oceanography: Methods*, Lawrence, v. 8, p. 686–694, 2010. https://doi.org/10.4319/lom.2010.8.686.

MEDEIROS, Heloisa E.; DA GAMA, Bernardo A.P.; GALLERANI, Gianfranco. Antifouling Activity of Seaweed Extracts from Guarujá, São Paulo, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, [S.L.], v. 55, n. 4, p. 257-264, 2007.

NASH, M. C.; OPDYKE, B. N.; TROITZSCH, U.; RUSSELL, B. D.; ADEY, W. H.; KATO, A.; DIAZ-PULIDO, G.; BRENT, C.; GARDNER, M.; PRICHARD, J.; KLINE, D. I. Dolomite-rich coralline algae in reefs resist dissolution in acidified conditions. *Nature Climate Change*, Londres, v. 3, n. 3, p. 268–272, 2012. https://doi.org/10.1038/nclimate1760.

NASH, Merinda C.; DIAZ-PULIDO, Guillermo; HARVEY, Adela S.; ADEY, Walter. Coralline algal calcification: a morphological and process-based understanding. *Plos One*, [S.L.], v. 14, n. 9, p. e0221396, 2019. Public Library of Science (PLoS). http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0221396.

NELSON, W. A. Calcified macroalgae - critical to coastal ecosystems and vulnerable to change: a review. *Marine And Freshwater Research*, [S.L.], v. 60, n. 8, p. 787, 2009. CSIRO Publishing. http://dx.doi.org/10.1071/mf08335.

OHSAWA, Noboru; OGATA, Yasuhiro; OKADA, Noriyuki; ITOH, Nobuya. Physiological function of bromoperoxidase in the red marine alga, Corallina pilulifera: production of bromoform as an allelochemical and the simultaneous elimination of hydrogen peroxide. *Phytochemistry*, [S.L.], v. 58, n. 5, p. 683-692, 2001. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/s0031-9422(01)00259-x.

PADILLA, Dianna K. Algal Structure Defenses: form and calcification in resistance to tropical limpets. *Ecology*, [S.L.], v. 70, n. 4, p. 835-842, 1989. Wiley. http://dx.doi.org/10.2307/1941352.

PAUL, Valerie J.; HAY, Mark E. Seaweed susceptibility to herbivory: chemical and morphological correlates. *Marine Ecology Progress Series*, [S.L.], v. 33, p. 255-264, 1986. Inter-Research Science Center. http://dx.doi.org/10.3354/meps033255.

RIBEIRO, Ana Lívia Negrão Leite; YOKOYA, Nair S. Effects of elevated CO_2, temperatures and nitrogen availabilities on the physiological responses of the aragonite-calcified species *Dichotomaria marginata* (Rhodophyta, Nemaliales). *Algal Research*, Amsterdã, v. 75, art. 103250, 2023. https://doi.org/10.1016/j.algal.2023.103250.

ROLEDA, M. Y.; CORNWALL, C. E.; FENG, Y.; McGRAW, C. M.; SMITH, A. M.; HURD, C. L. Effect of ocean acidification and pH fluctuations on the growth and development of coralline algal recruits, and an associated benthic algal assemblage. *Plos One*, São Francisco, v. 10, n. 10, p. e0140394, 2015. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140394.

ROZAS, E.; FREITAS, J. C. Anti-inflammatory activity of the apolar extract from the seaweed *Galaxaura marginata* (Rhodophyta, Nemaliales). *Journal of Venomous Animals and Toxins Including Tropical Diseases*, [S.L.], v. 13, n. 2, 2007. FapUNIFESP (SciELO). http://dx.doi.org/10.1590/s1678-91992007000200011.

ROZAS, E.; FREITAS, J.C. Neurotoxins in the polar fraction of the seaweed *Galaxaura marginata* (Rhodophyta, Nemaliales). *Revista Brasileira de Farmacognosia*, [S.L.], v. 18, n. 2, 2008. Springer Science and Business Media LLC. http://dx.doi.org/10.1590/s0102-695x2008000200003.

SCHUPP, Peter J.; PAUL, Valerie J. Calcium Carbonate and Secondary Metabolites in Tropical Seaweeds: variable effects on herbivorous fishes. *Ecology*, [S.L.], v. 75, n. 4, p. 1172-1185, 1994. Wiley. http://dx.doi.org/10.2307/1939440.

SHEU, Jyh-Horng; HUANG, Shiang-Yuh; WANG, Guey-Horng; DUH, Chang-Yih. Study on Cytotoxic Oxygenated Desmosterols Isolated from the Red Alga *Galaxaura marginata*. *Journal of Natural Products*, [S.L.], v. 60, n. 9, p. 900-903, 1997. American Chemical Society (ACS). http://dx.doi.org/10.1021/np9701844.

SMITH, A.M.; SUTHERLAND, J.E..; KREGTING, L.; FARR, T.J.; WINTER, D.J. Phylomineralogy of the Coralline red algae: correlation of skeletal mineralogy with molecular phylogeny. *Phytochemistry*, [S.L.], v. 81, p. 97-108, 2012. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.phytochem.2012.06.003.

SOARES, Márlon. Jogos para o Ensino de Química: teoria, métodos e aplicações. Guarapari: Ex Libris, 169 p, 2008. ISBN: 859-02-8748-3.

TEIXEIRA, Valéria L. Marine Natural Products from Seaweeds. *Revista Virtual de Química*, [S.L.], v. 5, n. 3, 2013. Sociedade Brasileira de Química (SBQ). http://dx.doi.org/10.5935/1984-6835.20130033.

UNESCO. *Cultura oceânica para todos: kit pedagógico*. Paris: Comissão Oceanográfica Intergovernamental da UNESCO, 2020. 46 p. ISBN 978-92-3-300011-7. Disponível em: https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000373449_por. Acesso em: 7 ago. 2025.

VAN DER HEIJDEN, L. H.; KAMENOS, N. A. Reviews and syntheses: Calculating the global contribution of coralline algae to total carbon burial. *Biogeosciences*, Göttingen, v. 12, p. 6429–6441, 2015. https://doi.org/10.5194/bg-12-6429-2015.

VÁZQUEZ, A.I.F.; SÁNCHEZ, C.M.D.; DELGADO, N.G.; ALFONSO, A.M.S.; ORTEGA, Y.S.; SÁNCHEZ, H.C. Anti-inflammatory and analgesic activities of red seaweed *Dichotomaria obtusata*. *Brazilian Journal of Pharmaceutical Sciences*, [S.L.], v. 47, n. 1, 2011.

VILLAS-BÔAS, Alexandre B.; FIGUEIREDO, Marcia A. O. Are anti-fouling effects in coralline algae species specific? *Brazilian Journal of Oceanography*, [S.L.], v. 52, p. 11-18, 2004.

VLACHOS, V.; CRITCHLEY, A.T.; HOLY, A. Antimicrobial activity of extracts from selected southern African marine macroalgae. *South African Journal of Science*, [S.L.], v. 93, n. 7, p. 328-332, 1997.

WHITTAKER, R. H.; FEENY, P. P. Allelochemics: chemical interactions between species. *Science*, [S.L.], v. 171, n. 3973, p. 757-770, 1971. American Association for the Advancement of Science (AAAS). http://dx.doi.org/10.1126/science.171.3973.757.



Mulheres ao mar:

Seis décadas de contribuições de pesquisadoras brasileiras na construção do conhecimento sobre macroalgas marinhas

ANEXO I: Mulheres ao mar: seis décadas de contribuições de pesquisadoras brasileiras na construção do conhecimento sobre macroalgas marinhas

Amanda Cunha de Souza Coração, Ana Christina Pires Lannes-Vieira, Amanda Mendonça Chyaromont, Jenifer Santana Carneiro

2ª Edição – Prêmio Elisa Frota Pessoa concedido pelo Museu do Amanhã e Secretaria Municipal de Ciência

RESUMO

A ficologia, ciência que abrange o estudo das macroalgas marinhas, foi iniciada com grupos compostos majoritariamente por homens. A área passou a incluir gradualmente a participação de mulheres, resultando em contribuições notáveis no avanço da ciência marinha. Este estudo buscou analisar a representatividade das mulheres brasileiras no estudo das macroalgas marinhas. A análise dos currículos na Plataforma Lattes revelou que as mulheres são maioria na área de macroalgas marinhas no Brasil, o que está alinhado com a maior quantidade de mulheres em cursos de graduação em ciências biológicas e na pós-graduação em botânica. As pesquisadoras estão fortemente representadas em áreas de atuação como Taxonomia, Fisiologia e Biotecnologia. As mulheres também estão presentes no cultivo de macroalgas em comunidades tradicionais costeiras, contribuindo para a economia local, sustentabilidade de recursos marinhos, preservação de práticas de manejo e proporcionando a independência financeira. O estudo também identifica e destaca a importância das pioneiras na ficologia brasileira, cujas contribuições foram fundamentais para o avanço do conhecimento sobre as macroalgas e inspiraram gerações futuras de cientistas. As informações coletadas ressaltam a importância dos direitos conquistados pelas mulheres brasileiras e reforçam a relevância da presença feminina na comunidade acadêmica e na formação de novas ficólogas no Brasil.

INTRODUÇÃO

As macroalgas marinhas são organismos macroscópicos fotossintetizantes que possuem um talo (não desenvolvem raízes, caule e folhas), e ocorrem da faixa entremarés até regiões profundas da zona de luz no ambiente marinho, sendo fonte de alimento, abrigo e substrato para diversos organismos (Figura 1) (Graham *et al.*, 2016). São conhecidas mais de 900 espécies de macroalgas no litoral do Brasil, a maioria sendo de algas vermelhas (~580 spp.), seguidas pelas algas verdes (~230 spp.) e pardas (107 spp.) (Flora e Funga do Brasil, http://floradobrasil.jbrj.gov.br/).



Figura 1. Fotografias da comunidade da região entremarés de costões rochosos, incluindo macroalgas marinhas.

A ficologia é o estudo das algas (Lee, 2008), e os ficólogos são os profissionais que atuam produzindo conhecimento sobre taxonomia, biogeografia, ecologia, fisiologia e química desses organismos. O estudo sistematizado das algas marinhas foi iniciado em 1753 com a publicação do *Species plantarum* de Carls Linnaeus (1707-1778). Durante os séculos XVIII, XIX e XX, a ficologia foi liderada por grupos acadêmicos compostos majoritariamente por homens, consequência das poucas oportunidades ou exclusão da participação das mulheres no campo da pesquisa científica (Hutcheson, 2022). Embora tenham menor representatividade, as mulheres participaram na construção de conhecimento acerca das macroalgas marinhas no século XVIII. Mulheres vitorianas como Margret Gatty, Amelia Grithith e Mary Wyatt popularizaram o passatempo de coletar algas, enquanto a Rainha Vitória tinha sua própria coleção de macroalgas (Reid, 2018). Atualmente, estas exsicatas podem ser encontradas em diversos herbários do Reino Unido, como o Museu de História Natural e o Jardim Botânico de Edimburgo.

No Brasil, o estudo sistematizado das macroalgas começou na década de 1950 com estudos publicados por Aylthon Brandão Joly (1924-1975). Joly obteve o grau de doutor na Universidade de São Paulo, onde posteriormente ocupou cargo de professor e orientou 20 alunos (Ferri, 1975), entre os quais se destaca a "madrinha" dos biólogos, Dra. Noemy Yamaguishi Tomita (1935-2015), que, como presidente da Associação Paulista de Biólogos (Apab), possuiu importante papel na luta pela regulamentação da profissão de Biólogo no Brasil, ocorrida em 1979. Além disso, a Dra. Yamaguishi-Tomita participou da criação do Conselho Federal e dos Conselhos Regionais de Biologia (CRBio-07, 2015), sendo presidente do respectivo Conselho Federal por oito anos (1999-2007) (*In Memorian*, 2016).

Oliveira-Filho (1977) definiu que a fase inicial da ficologia brasileira foi marcada por estudos de levantamento florístico e taxonomia morfológica, e que os estudos de fisiologia, ecologia, citologia e química foram iniciados a partir de 1970. Desde então, muitos grupos de pesquisa estudam o potencial biotecnológico das macroalgas da costa brasileira, principalmente a bioatividade de produtos naturais (Martins *et al.*, 2018). Além disso, com o advento das análises moleculares e sua expansão, diversas revisões taxonômicas e estudos filogenéticos utilizando marcadores moleculares e genomas completos têm sido publicadas (Ex.: Araújo *et al.*, 2022; Jesus *et al.*, 2023; Carneiro *et al.*, 2023).

As macroalgas são reconhecidas como os vegetais do milênio pela variedade de benefícios socioeconômicos a que estão relacionadas (Dhargalkar & Pereira, 2004). O cultivo de macroalgas representa importante papel na segurança alimentar e nutricional, nos usos industriais, no empoderamento das mulheres e na mitigação e adaptação às mudanças climáticas (Sultana *et al.*, 2022). No litoral brasileiro as algas vermelhas são as mais colhidas e/ou cultivadas por comunidades tradicionais (Simioni *et al.*, 2019). O projeto fundado e liderado por mulheres cearenses, "Mulheres de Corpo e Alga" (2001-atual), realiza o cultivo sustentável de algas marinhas para a extração de gelificantes utilizados na fabricação de alimentos e cosméticos, bem como a produção e a comercialização desses produtos. Essa iniciativa complementa a renda de dez famílias e promove a conservação do meio ambiente (Fundação Brasil Cidadão).

Embora este estudo seja direcionado às contribuições de pesquisadoras na construção do conhecimento, é imprescindível destacar também a presença de mulheres na divulgação

científica sobre algas. O projeto "Algas por Elas" na plataforma *Instagram*, coordenado pela Dra. Priscila Barreto de Jesus (Universidade Federal do ABC), contempla no nome o seu significado: uma equipe formada por doutoras atuando com excelência na divulgação científica. Além de trazer informações relevantes e curiosidades interessantes sobre o mundo da ficologia de maneira acessível, o projeto contribui com a valorização das mulheres na área, com *posts* frequentes sobre pesquisadoras e suas contribuições. Outro projeto muito interessante e na mesma plataforma é o "Algas do Piauí", liderado pela Dra. Maria Irisvalda Leal Gondim Cavalcanti (Instituto Federal do Piauí), que realiza a divulgação científica sobre a flora marinha do estado.

A Década do Oceano (IOC/UNESCO, 2020) se aproxima da metade e impulsiona o conhecimento da biodiversidade marinha e a preservação dos oceanos. Além disso, a conservação da vida marinha e o estabelecimento da igualdade de gênero são dois objetivos presentes na Agenda 2030 das Nações Unidas de Objetivos para o Desenvolvimento Sustentável (ONU, 2015). Embora a participação de mulheres cientistas na ficologia brasileira seja altamente reconhecida, até o momento é desconhecido um estudo que reúna informações quantitativas sobre a presença das mulheres na área. Portanto, esse estudo busca analisar a proporção de mulheres e homens com contribuições na construção do conhecimento científico sobre as macroalgas marinhas no Brasil, além de destacar as ficólogas pioneiras do país e ressaltar outras cientistas de referência na área e algumas de suas contribuições. É importante ressaltar que, embora no texto se discuta questões de gênero em categorias exclusivas utilizando os termos "homem" e "mulher", as autoras deste artigo reconhecem que gênero não é um caráter binário, e reconhecem, respeitosamente, a contribuição de pessoas não-binárias no meio acadêmico.

MATERIAIS E MÉTODOS

Os dados acadêmicos dos pesquisadores foram obtidos na Plataforma Lattes (https://lattes.cnpq.br/) no modo de busca por assunto com as palavras-chave: "Macroalga Marinha", com os campos "Doutores" e nacionalidade "brasileira" selecionados. A busca retornou 375 currículos e foi encerrada em junho de 2024. A análise de cada currículo foi feita com base nos critérios de inclusão: 1) Pesquisador apresentar vínculo permanente em uma instituição pública ou privada; 2) Conter o termo "Macroalga" ou "Alga" no texto informativo, linha de pesquisa ou projetos cadastrados. Foram desconsiderados os currículos

que apresentaram somente projetos com enfoque em algas de águas continentais e microalgas marinhas.

Após a triagem, foram considerados 159 currículos, incluindo homens e mulheres. Foram planilhadas informações de nome, gênero, área de atuação, instituição de vínculo, região da instituição, associação à pós-graduação, tempo de contribuição (considerados ano inicial do projeto mais antigo com macroalgas marinhas e ano final do projeto mais recente cadastrado na plataforma), e *link* do currículo Lattes. Concomitantemente, foi consultada a literatura sobre a história da ficologia brasileira para retirada de informações sobre as primeiras pesquisadoras mulheres desta área no Brasil, uma vez que a plataforma Lattes foi lançada somente em 1999. A partir destes dados, foi obtida a proporção de homens e mulheres em cada tópico. Neste estudo, foram consideradas pioneiras as ficólogas que possuíram orientação direta com o primeiro ficólogo brasileiro Aylthon Brandão Joly.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Porcentagem de homens e mulheres: geral, por região federativa e área de atuação

Segundo dados obtidos na plataforma Lattes, as mulheres possuem relevância na construção do conhecimento científico sobre macroalgas marinhas, superando em número os homens (Figura 2A). Essa participação ativa pode ser relacionada à maior quantidade de mulheres na população brasileira (51,5%) e ao fato de que as mulheres constituem a maioria nas matrículas de graduação (57%) e pós-graduação (53%) (Silva *et al.*, 2020; IBGE, 2022). Além disso, dentre os anos de 1996 e 2021, o Centro de Gestão e Estudos Estratégicos registrou que as mulheres participaram significativamente na área de Ciências Biológicas (63,5%), e também lideraram a obtenção de diplomas de mestrado na área de botânica (65%) e as demais áreas de conhecimento na Biologia entre os anos 1996 e 2017 no Brasil, reforçando sua relevância no avanço da ciência botânica no país.

Estes resultados diferem de outras grandes áreas que foram analisadas neste mesmo recorte temporal. Enquanto as mulheres perfazem a maior porcentagem de obtenção na área de Ciências Biológicas, elas apresentam números menores em áreas como Ciências Exatas e da terra (33,2%), Ciências Aplicadas e Sociais (46,4%), e Engenharias (32,6%). As métricas respectivas à área de Ciências Biológicas com relação ao aumento no número de mulheres podem estar relacionadas ao papel social de cuidado atribuído à mulher pela

sociedade patriarcal, visto que os biólogos possuem estreita relação com o cuidar da vida e meio ambiente e educar a sociedade, além de ser considerada uma área menos hostil quando comparada a outras áreas da ciência (ex.Física e Engenharia).(Nunes et al.,2020; Santos & Tortato, 2018). No entanto, apesar da maior porcentagem de mulheres com diplomas na área de botânica e nas demais áreas de conhecimento das Ciências Biológicas, a distribuição de ambos os gêneros no quesito bolsistas de produtividade PQ/CNPq ainda é desigual, com maioria masculina (Cunha et al., 2021). Estudos apontam que estereótipos de gênero, entrada tardia das mulheres nas ciências, a escassez de modelos femininos em áreas dominadas por homens e os desafios relacionados à conciliação entre carreira científica e tarefas de cuidado contribuem para restringir a presença e a ascensão das mulheres em determinadas áreas (Costa et al., 2024; Barros & Mourão, 2020).

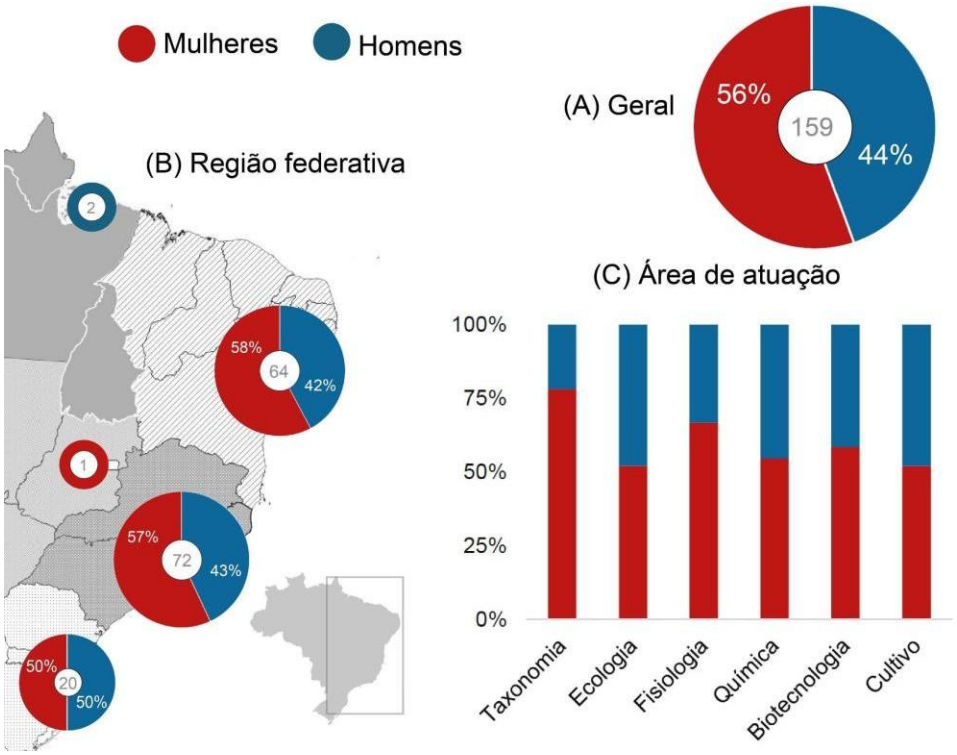


Figura 2: Porcentagens de homens e mulheres com contribuições na ficologia marinha do Brasil. (A) Quantidade total de pesquisadores considerados após busca na plataforma Lattes; (B) Quantidade total de pesquisadores por região federativa; (C) Pesquisadores por área de atuação em pesquisas relacionadas à ficologia marinha.

A distribuição geográfica dos pesquisadores na área de ficologia marinha no Brasil apresenta uma maior concentração no Sudeste (45%) e no Nordeste (40%), seguida pelas

regiões Sul (13%), Norte (1%) e Centro-Oeste (1%) (Figura 2B). As regiões Sudeste e Nordeste apresentaram o maior número de pesquisadoras. A concentração de pesquisadores nestas regiões pode ser atribuída por fatores históricos, geográficos e socioeconômicos. No Nordeste, a exploração comercial de algas marinhas é impulsionada pela rica diversidade e abundância de espécies de macroalgas, atraindo pesquisadores focados em biotecnologia e conservação marinha. Já no Sudeste, além da biodiversidade marinha, a presença do maior polo socioeconômico do país contribui para o desenvolvimento de importantes instituições de ensino e pesquisa (Marinho-Soriano, 2017; Silva *et al.*, 2017). Os pesquisadores analisados são vinculados a diversas instituições das esferas pública e privada, como a Universidade de São Paulo, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Universidade Federal do Ceará, Universidade Federal de Santa Catarina, Ministério da Saúde, a empresa *d'Alga* Aquicultura Urbana, entre outras.

Segundo os dados obtidos, as áreas com maior número de pesquisadoras foram: taxonomia, fisiologia, biotecnologia (Figura 2C). As áreas de química, cultivo e ecologia apresentaram porcentagens relativamente menores, porém a quantidade de mulheres ainda é expressiva. As áreas nas quais as pesquisadoras foram divididas são definidas na tabela 1 e exemplificadas com artigos de autoria liderada por mulheres.

Tabela 1. As principais áreas de atuação da Ficologia Marinha entre as pesquisadoras.

Área	Definição geral	Exemplo
Taxonomia	Busca nomear, descrever e classificar os organismos (CDB, 2007).	Sistemática de algas vermelhas do gênero *Hypnea* J.V.Lamouroux (Jesus *et al.*, 2023).
Ecologia	Estuda as interações entre os organismos e dos organismos com o ambiente (Odum, 2006).	Relação de herbivoria: anfípoda e espécies de algas vermelha e parda (Andrade *et al.*, 2024).
Fisiologia	Estuda as propriedades, funções e processos de suporte à vida dos	Efeitos de altas concentrações de nitrato na germinação de esporos de uma espécie de alga

Área	Definição geral	Exemplo
	organismos ou de suas partes (National Library of Medicine, 2019).	vermelha (Pereira *et al.*, 2019).
Química	Estudo científico para descobrir moléculas e composição química dos organismos (Obando *et al.*, 2022)	Diterpenos dolastanos e secodolastanos de uma espécie de alga parda (Teixeira *et al.,* 1986).
Biotecnologia	Aplicação tecnológica que utilize sistemas biológicos, organismos vivos, ou seus derivados, para fabricar ou modificar produtos ou processos para utilização específica (CDB,1994).	Biotecnologia de algas marinhas no Brasil: seis décadas de estudos sobre produtos naturais e suas atividades biológicas (Fernandes *et al.*, 2014)
Cultivo	Produção de biomassa controlada em laboratório ou para uso comercial (Patarra *et al.*, 2014).	Produção de biocombustíveis, alimentos, matérias-primas e produtos para uso na agricultura (Rotter *et al.*, 2020)

Mulheres associadas a programas de Pós-Graduação e na formação de novos pesquisadores

A associação a programas de pós-graduação é um indicador do comprometimento acadêmico e da continuidade da pesquisa científica. Além deste estudo ter registrado a maior porcentagem de mulheres com contribuição na área de ficologia marinha, 32% das mulheres afirmaram possuir vínculo a programas de pós-graduação, enquanto 25% dos homens registraram vínculo. Cerca de 38 profissionais (43%) não informaram possuir vínculo a um programa de pós-graduação. A figura 4 demonstra a quantidade de alunos e profissionais com orientação concluída pelas mulheres analisadas neste trabalho, evidenciando a maior quantidade de alunos de Iniciação Científica.

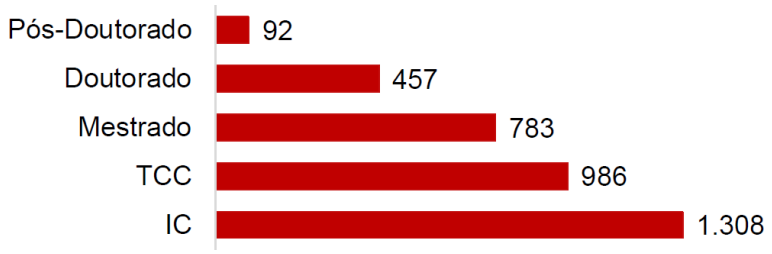


Figura 4: Orientações feitas por mulheres na ficologia marinha. TCC: Trabalho de Conclusão de Curso, IC: Iniciação científica. Total: 3.626.

Apesar da maior presença das mulheres evidenciar sua contribuição significativa para a formação de novos pesquisadores, a ocupação da academia por pesquisadoras a nível global ainda é escassa. Silva e colaboradores (2020) realizaram um estudo entre 2015 e 2019 com dados de mulheres e homens nas esferas, técnica (estudantes de graduação até professores de pós-graduação), técnico-político (coordenadores de cursos de graduação até coordenadores de áreas de conhecimento da CAPES), e político (presidentes da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência até Ministro da Ciência e Tecnologia). Os autores evidenciaram a diminuição da participação das mulheres em cargos de liderança, a qual é uma tendência registrada também mundialmente, com 71% dos pesquisadores universitários sendo homens e apenas 3% dos Prêmios Nobel de Ciências concedidos às mulheres (UNESCO 2020, 2022). Além disso, ainda há discrepâncias entre homens e mulheres em relação ao salário, premiações e outros fatores em instituições de pesquisa (Shellock *et al.*, 2022).

Relação do avanço nas políticas femininas no Brasil e presença das mulheres na academia científica

As primeiras organizações políticas femininas ocorreram na década de 1910 e estimularam a participação das mulheres na esfera política brasileira e a igualdade jurídica (Novellino, 2018). Estes movimentos motivaram a criação de outras associações relacionadas a nomes renomados da ciência brasileira, como a bióloga Bertha Maria Júlia Lutz. Na década de 1920, Bertha Lutz e a professora Maria Lacerda de Moura fundaram a Liga para a Emancipação Intelectual da Mulher (LEIM), que posteriormente foi denominada Federação Brasileira para o Progresso Feminino (FBPF), com a finalidade da emancipação intelectual das mulheres, promoção da educação feminina e aumento do nível da formação escolar (Hahner, 2003; Novellino 2018). Após a concessão às mulheres brasileiras do direito

de votar e se candidatar a cargos políticos, Bertha Luz tornou-se deputada federal e participou ativamente da estruturação da Universidade Federal do Rio de Janeiro (anteriormente denominada Universidade do Brasil) nas discussões acerca sobre saúde, assistência à maternidade e à infância (Hahner, 2003). Essas iniciativas não apenas abriram caminho para a igualdade de gênero na política, mas também estabeleceram as bases para a crescente presença e contribuição das mulheres na ciência brasileira.

À medida que as lutas por direitos políticos e igualdade de gênero avançaram, houve também o aumento no ingresso de mulheres nas universidades, como foi visto a partir das décadas de 1960 e 1970 (Ribeiro & Vieira, 2023). Esse crescimento no acesso à educação superior proporcionou uma maior diversidade de perspectivas e contribuições científicas em diversas áreas, incluindo no campo da ficologia marinha. Porém, Ribeiro & Vieira demonstraram que nessa época o número de mulheres brasileiras com diploma de ensino superior ainda era inferior se comparado ao número de homens, sendo apenas 14% de mulheres em 1960 e 26% em 1970. Em 1980 essa diferença reduziu, sendo as mulheres 45% das pessoas com diploma de ensino superior (Ribeiro & Vieira, 2023).

Desde a década de 1960 as mulheres têm contribuído para o avanço do conhecimento na ficologia marinha. A figura 5 ilustra o tempo de contribuição das mulheres na área baseado nos projetos científicos cadastrados nos seus respectivos currículos. Essas pesquisadoras têm realizado estudos importantes sobre as macroalgas e suas aplicações biotecnológicas. A presença crescente de mulheres a partir de 1995 na ficologia (Figura 5) corresponde ao período em que o nível de escolarização e número médio de anos de estudos foram maiores quando comparado aos homens, estimulado pela exigência de escolaridade do mercado de trabalho (INEP, 2004).

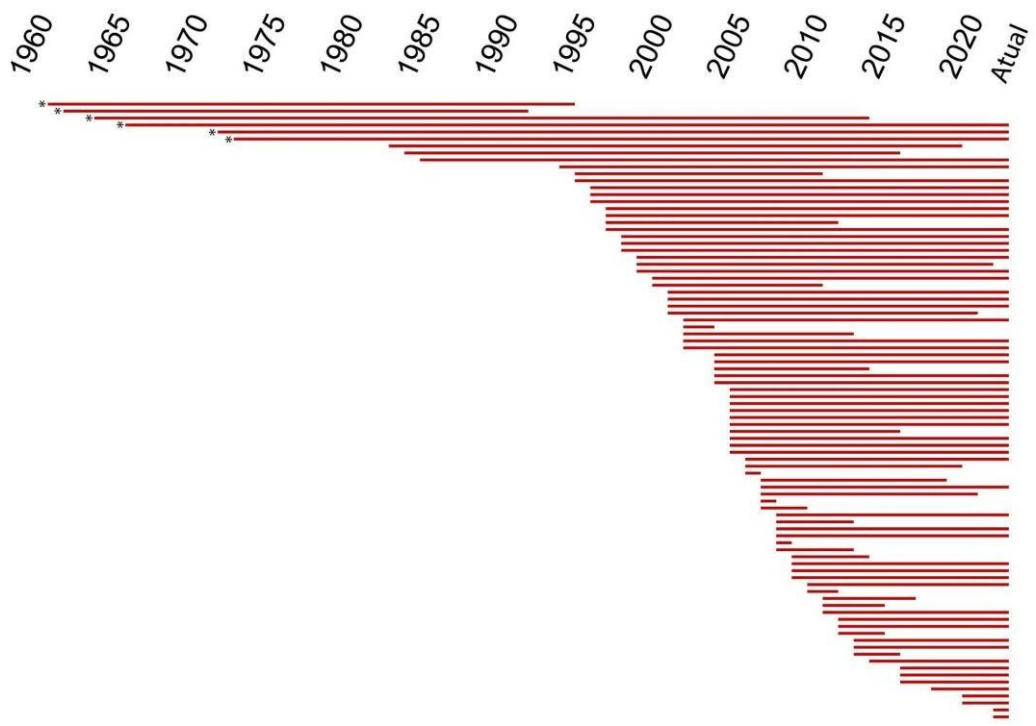


Figura 5: Representação do tempo de contribuição das pesquisadoras conforme o ano do projeto mais antigo e do mais recente com macroalgas marinhas cadastrados no currículo Lattes. Os asteriscos sinalizam a contribuição das mulheres pioneiras e cada linha corresponde a uma pesquisadora da área de ficologia.

Pioneiras na ficologia marinha brasileira

Este estudo identificou ao menos seis pioneiras na ficologia marinha no Brasil (Tabela 2). A década de 1960 marca o início das publicações científicas com contribuições dessas pesquisadoras ao estudo das macroalgas marinhas. Nesse período, essas cientistas contribuíram com a descrição de novas espécies de algas e com a citação de espécies que antes tinham sua distribuição citada apenas para a região Indo-Pacífica, Caribe, África e Europa (Joly & Cordeiro-Marinho, 1962; Joly *et al.* 1963, Joly & Ugadim, 1963, Joly *et al.*, 1965, Joly *et al.*, 1969). Estes trabalhos permitiram, além da compreensão e registro da flora ficológica brasileira, a ampliação do conhecimento da taxonomia e ecologia destes organismos e aperfeiçoamento da sistemática das macroalgas marinhas devido à apresentação das estruturas reprodutoras antes desconhecidas na literatura brasileira (Ugadim, 1986).

Tabela 2. Mulheres consideradas como pioneiras da ficologia marinha no Brasil neste estudo. Listadas por ordem alfabética.

Nome	Currículo Lattes
Marilza Cordeiro Marino†	-
Noemy Yamaguishi Tomita†	-
Silvia Maria Pita de Beauclair Guimarães	http://lattes.cnpq.br/5172982470973392
Sonia Maria Barreto Pereira	http://lattes.cnpq.br/4441019058848398
Yocie Yoneshigue Valentin	http://lattes.cnpq.br/9974585192916180
Yumiko Ugadim†	-

A primeira publicação da ficologia marinha brasileira com a participação de uma pesquisadora é o segundo levantamento florístico de algas marinhas da costa do Brasil, realizado por Aylthon B. Joly em colaboração com Marilza Cordeiro Marino em 1962. Cordeiro Marino seguiu sua formação na área e obteve o título de Doutora em 1972 na Universidade de São Paulo (USP) com o estudo de algas vermelhas do Estado de Santa Catarina, sob a orientação de Joly. Suas contribuições são relacionadas principalmente à taxonomia e ao cultivo laboratorial de macroalgas marinhas. Foi responsável pela estruturação da Coleção de Culturas de Algas, Cianobactérias e Fungos do Instituto de Botânica (CCIBt) de São Paulo, que hoje possui a Dra. Nair Sumie Yokoya como curadora da seção de algas.

Em 1963, Joly publicou outro levantamento fitogeográfico de algas marinhas com colaboradores, dentre os quais estão Yumiko Ugadim e Noemy Yamaguishi-Tomita. Yumiko Ugadim tornou-se Doutora em 1970 pela USP, sob orientação do Joly no estudo de algas marinhas bentônicas do litoral sul do estado de São Paulo e do Paraná. Suas contribuições fazem-se presentes nas áreas de taxonomia, ecologia e cultivo. Yamaguishi-Tomita obteve o título de Doutora em Ciências pela Universidade Estadual de Campinas (Unicamp) em 1976, com a tese "Contribuição ao conhecimento do gênero *Sporolithon* (Corallinaceae, Cryptonemiales) no Brasil", sob orientação do Dr. Hermógenes de Freitas

Leitão Filho, após o falecimento do Joly (*In Memorian, 2016*). Foi pioneira no estudo do gênero *Sporolithon* no Brasil, além de realizar louváveis contribuições na regulamentação da profissão de biólogo no país e na criação dos Conselhos de Biologia.

Joly orientou também as ficólogas Silvia Maria Pita de Beauclair Guimarães e Sonia Maria Barreto Pereira no mestrado na USP, concluídos em 1973 e 1974, respectivamente. A dissertação de Silvia Guimarães é focada no estudo da reprodução de uma alga vermelha, e a de Sonia Pereira é direcionada ao levantamento florístico de algas verdes da Ilha de Itamaracá, em Pernambuco. Com o falecimento de Joly em 1975, Sonia Pereira foi orientada no doutorado pela ex-aluna de Joly, Dra. Yumiko Ugadim, no estudo de algas verdes também da Ilha de Itamaracá, concluído em 1978. As contribuições da Dra. Sonia Pereira estão relacionadas principalmente a taxonomia, filogenia molecular e bioprospecção de produtos naturais de algas marinhas. A ficóloga Silvia Guimarães foi orientada no doutorado pela também ex-aluna de Joly, Marilza Cordeiro Marino, no estudo de algas vermelhas no Estado do Espírito Santo, finalizado em 1991. As contribuições da Dra. Silvia Guimarães estão relacionadas principalmente às áreas de taxonomia, ecologia e cultivo de algas.

A bióloga e oceanógrafa Dra. Yocie Yoneshigue Valentin é a pesquisadora com o maior tempo de contribuição na construção do conhecimento sobre as algas marinhas, com cerca de seis décadas de carreira. Durante esse tempo, desenvolveu estudos relacionados à taxonomia, ecofisiologia e biotecnologia. Foi orientanda do Professor Aylthon Brandão Joly na Universidade São Paulo. Entre seus trabalhos mais renomados estão os estudos sobre a biodiversidade de algas marinhas bentônicas da Baía de Guanabara publicado em 1970, seguido da sua tese de doutoramento publicada em 1985, que discorre sobre a taxonomia e ecologia das algas marinhas da Região de Cabo Frio (Yoneshigue-Valentin, 1970a,b; Yoneshigue-Valentin, 1985). Estas e outras publicações da Professora ainda são utilizadas por diversos pesquisadores e alunos da ficologia marinha. Outro trabalho desenvolvido pela cientista é o estudo do cultivo e ciclo de vida completo da alga parda endêmica do Brasil, a *Laminaria abyssalis* A.B.Joly & E.C.Oliveira, o qual foi a primeira pesquisa deste tema com uma aplicação no tratamento de enfermidades como herpes (Santos *et al.*, 1999; Soares *et al.*, 2012). A Dra. Yoneshigue Valentin publicou 144 artigos em periódicos especializados e 33 capítulos de livros, orientou cerca de 60 alunos de graduação e pós-graduação, e, segundo a Plataforma Árvore da Ciência (UFMG, 2024), possui 284 pesquisadores descendentes na sua genealogia acadêmica, reforçando sua contribuição significativa à

ciência. Seu impacto é reconhecido com diversas homenagens, incluindo a Medalha Almirante Tamandaré, a criação do prêmio Yocie Yoneshigue Valentin para melhores trabalhos em algas marinhas, e a sua contribuição como coordenadora do Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia Antártico de Pesquisas Ambientais para a compreensão integrada das mudanças ambientais percebidas na Antártica. A Dra. Yocie Yoneshigue Valentin foi laureada na categoria Cientista Inspiração no Prêmio Marta Vanucci para Mulheres na Ciência do Oceano em 2021 e com a Medalha Minerva do Mérito Acadêmico em 2023, pela UFRJ.

Outras ficólogas notáveis e suas contribuições para a ficologia marinha

Reconhecida também pelo seu pioneirismo e ampliação do conhecimento acerca da ficologia marinha, a Dra. Valéria Laneuville Teixeira destacou-se por suas contribuições à área de química de produtos naturais marinhos. A Dra. Teixeira inicialmente produziu publicações importantes sobre a ecologia de macroalgas bentônicas e a influência da poluição ambiental nestes organismos em costões de várias regiões do Rio de Janeiro (Teixeira & Moura-Neto, 1977; Guimarães *et al.*, 1982). No entanto, a partir do mestrado a pesquisadora dedicou-se à área de química de produtos naturais de macroalgas marinhas e bioprospecção, assim como o estudo da importância taxonômica, ecológica e evolutiva dos produtos naturais destas algas. Em sua tese de doutoramento denominada "O uso de carotenoides como marcadores taxonômicos e filogenéticos das algas", foi feita uma correlação destes carotenoides e índices taxonômicos, permitindo discutir a evolução através destas moléculas produzidas desde as algas morfologicamente mais simples (Ex.: cianobactérias) até as mais complexas (Ex.: algas pardas), tornando esta uma publicação renomada e de grande importância para a ficologia marinha (Teixeira *et al.*, 1990).

Além disso, Dra. Teixeira continua a contribuir de forma significativa via estudos de biotecnologia marinha, onde diversas atividades biológicas (anti-viral, anti-coagulante, entomotóxica, etc.) são associadas aos produtos naturais de algas marinhas (Lorensi *et al.*, 2019; Souza *et al.*, 2019; Barros *et al.*, 2024; Pereira *et al.*, 2004). Até o momento, Dra. Valéria Teixeira publicou 167 artigos em periódicos científicos e 6 capítulos de livros, orientou 102 alunos em cursos de graduação e pós-graduação e possui 160 pesquisadores descendentes na sua genealogia acadêmica (Plataforma Árvore da Ciência - UFMG, 2024), evidenciando sua louvável e relevante contribuição.

Abordando outra vertente da ficologia marinha, a Dra. Márcia Abreu de Oliveira Figueiredo é uma renomada pesquisadora cujas contribuições auxiliaram no desenvolvimento do conhecimento da taxonomia e ecologia de macroalgas. Sob orientação da Dra. Yoneshigue Valentin no mestrado (1985-1989), a ficóloga desenvolveu projetos focados na descrição da flora marinha da região de Cabo Frio (Yoneshigue & Figueiredo, 1983; Yoneshigue *et al.*, 1986, Yoneshigue & Figueiredo, 1987). Em seguida, realizou o doutoramento (189-1993) na área de *Environmental Sciences* na University of Liverpool, na Grã-Bretanha, investigando a susceptibilidade das algas coralíneas crostosas às outras algas que crescem sobre elas (Figueiredo *et al.*, 1996; Figueiredo *et al.*, 1997). A partir deste momento, Dra. Figueiredo aplicou a sua experiência e publicou o seu conhecimento acerca das macroalgas marinhas calcárias, incluindo rodolitos, durante o seu trabalho em instituições científicas como o Jardim Botânico do Rio de Janeiro (JBRJ) e o Museu Nacional do Rio de Janeiro (Figueiredo *et al.*, 2015; Villas-Boas *et al.*, 2023).

Além disso, a pesquisadora foi coordenadora científica do Projeto Peregrino *Marine Calcareous Algae* (PEMCA), uma cooperação realizada entre JBRJ, a empresa norueguesa *Statoil*, e o Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira para selecionar bioindicadores ambientais na avaliação dos impactos da exploração e produção de óleo e gás. A Dra. Figueiredo associou-se ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica) do Museu Nacional e foi Docente da Escola Nacional de Botânica Tropical do JBRJ. Orientou cerca de 39 estudantes desde à iniciação científica até profissionais no pós-doutoramento e, durante sua carreira acadêmica, publicou 40 artigos científicos, 4 livros, 14 capítulos de livros, e possui 16 pesquisadore descendentes na sua genealogia acadêmica (Plataforma Árvore da Ciência - UFMG, 2024).

A Dra. Mariana Cabral de Oliveira se sobressai na ficologia marinha brasileira com estudos de biodiversidade e biologia molecular de algas, em especial, algas vermelhas. Embora sua primeira publicação tenha sido sobre a tolerância de gametófitos de *Laminaria abyssalis* a diferentes temperaturas *in vitro* (Oliveira & Oliveira, 1987), a pesquisadora optou por aprofundar-se na investigação da biologia molecular durante seu doutorado (1989-1993). Seu projeto, intitulado "Filogenia de *Porphyra* spp. (Rhodophyta): sequenciamento do gene nuclear para o RNA da subunidade pequena do ribossomo (rDNA 18S) e estudos morfológicos da fase conchocelis" foi orientado pelo professor Edison José de Paula, terceira geração após Joly (Oliveira *et al.*, 1995). Em sua livre-docência (2005), a Dra. Oliveira

expandiu seu foco para avaliar a origem e evolução das algas eucarióticas e de seus cloroplastos com ênfase nas algas vermelhas.

Adicionalmente, a pesquisadora participou do Projeto Genoma da bactéria *Xylella fastidiosa,* um dos maiores projetos científicos brasileiros para sequenciamento genético de um fitopatógeno que acomete plantas de importância econômica. Atualmente, ocupa o cargo de vice-presidente/presidente eleita da *International Phycological Society* e editora associada do *Journal of Phycology*, uma renomada revista científica que concentra publicações relacionadas à ficologia. A Dra. Mariana Cabral de Oliveira, membro do Programa de Pós-graduação em Botânica na USP, já orientou 54 alunos e tem em sua trajetória acadêmica 31 artigos publicados, 14 capítulos de livros, além de 86 pesquisadores descendentes diretos e indiretos em sua árvore genealógica acadêmica (Plataforma Árvore da Ciência - UFMG, 2024).

Além das renomadas cientistas mencionadas anteriormente, outras mulheres também desempenharam, e desempenham, papéis essenciais ao longo das décadas na construção e avanço do conhecimento em ficologia marinha no Brasil. Essas pesquisadoras não apenas ampliaram a compreensão científica sobre as macroalgas, mas também inspiraram e formaram novas gerações de pesquisadoras, garantindo a continuidade e o desenvolvimento da ficologia em diversas regiões do país. Suas trajetórias destacam a relevância das mulheres na ciência, consolidando o Brasil como um exemplo da participação de mulheres em estudos de macroalgas marinhas.

As mulheres no cultivo comercial de macroalgas e a relação com o empoderamento feminino

A desigualdade de gênero causa menos oportunidades profissionais e salários menores (Chant, 2008). Nesse contexto, o cultivo de macroalgas tem incentivado e permitido que as mulheres sustentem suas famílias, ingressem no mercado de trabalho e melhorem sua situação econômica. Além de promover o empoderamento feminino, é uma prática inovadora e sustentável (Lima *et al.*, 2023).

Embora não existam dados oficiais precisos, estima-se que cerca de 80% dos maricultores de algas marinhas sejam mulheres (Brennan, 2013), por essa atividade exigir menos de tempo em comparação com a pesca, ocorrendo apenas durante a maré baixa e em áreas próximas às suas residências (Marinho-Soriano, 2017). Nas comunidades caiçaras, as

mulheres detêm conhecimento da dinâmica dos ecossistemas costeiros, o que facilita a colheita de macroalgas e preserva tradições (Marinho-Soriano, 2017). Dentre as algas marinhas coletadas, as algas vermelhas do gênero *Gracilariopsis*, *Hypnea*, e *Kappaphycus* são as mais exploradas e cultivadas (Figura 3) (Simioni *et al.,* 2019).



Figura 3: Exemplos dos gêneros de macroalgas vermelhas que são amplamente coletadas e cultivadas. As fotografias foram retiradas do site *Algaebase*. (A) *Gracilariopsis tenuifrons* (C.J.Bird & E.C.Oliveira) Fredericq & Hommersand; (B) *Pterocladiella capillacea* (S.G.Gmelin) Santelices & Hommersand; (C) *Kappaphycus alvarezii* (Doty) L.M.Liao

Existem diversos projetos na costa brasileira com a finalidade da comercialização de produtos derivados das macroalgas marinhas. Um exemplo notável é a Associação de Maricultoras do Rio do Fogo (AMAR), formada por 16 mulheres coletoras no Rio Grande do Norte. Fundada em 2009 com o apoio do Governo do Estado e do Banco Mundial, a AMAR visa expandir o mercado e proporcionar maior independência financeira às suas integrantes (World Bank Group, 2018, Andrade *et al.*, 2020). Entre as líderes desse projeto pioneiro estão Nízia Silva e Luzia Cruz do Nascimento, que possuem licença para explorar dez hectares do Oceano Atlântico. Elas produzem alimentos ricos em colágeno, minerais, proteínas, carboidratos e vitamina A, utilizando o pó das macroalgas na produção (Negócios.net, 2024). Este projeto não só fortalece a economia local, mas também serve como modelo de empoderamento feminino na maricultura brasileira.

CONCLUSÃO

Ao longo das últimas seis décadas as mulheres possuíram uma presença expressiva na construção do conhecimento sobre a ficologia marinha no Brasil. A análise dos currículos na Plataforma Lattes revelou que as mulheres, além de terem maior representatividade do que os homens, também têm um papel importante na formação de novos pesquisadores,

especialmente em programas de pós-graduação. A história da ficologia marinha brasileira apresenta diversos nomes femininos que estabeleceram as bases para o avanço do conhecimento, como Dra. Yumiko Ugadim, Dra. Noemy Yamaguishi Tomita, e Dra. Yocie Yoneshigue Valentin, e outras. Destaca-se a importância da presença dessas pioneiras, pois iniciaram seus estudos em uma época na qual as universidades eram predominantemente ocupadas por homens, numa sociedade que ainda começava a discutir o empoderamento feminino. Estas e outras pesquisadoras que vieram posteriormente assumiram posições de liderança em pesquisas fundamentais que ampliaram e continuam a ampliar o entendimento científico em áreas como taxonomia, fisiologia, biotecnologia, ecologia e química. A presença crescente de mulheres na ficologia demonstra um progresso na igualdade de gênero e enriquece continuamente o campo científico com novas perspectivas e descobertas. Esses resultados destacam a importância de continuar promovendo a inclusão e a diversidade no campo científico, reconhecendo e valorizando as contribuições das mulheres para o desenvolvimento da ciência no Brasil. Tal como as algas ocupam os costões rochosos e crescem sob a luz do sol, as mulheres conquistaram espaço na ficologia e expandiram sua presença sob a luz da igualdade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDRADE, Aynara. Ribeiro de.; PAULA, Caio Augusto.; LEITE, Fosca Pedini Pereira.; COSTA, Tânia Marcia.; MACHADO, Glauco Barreto de Oliveira. The role of food value on host use by the herbivorous amphipod Sunamphitoe pelagica. **Journal Of Experimental Marine Biology And Ecology**, v. 574, p. 152007, 2024.

ANDRADE, Herika Mylena Medeiros de Queiroz; ROSA, Luiz Pinguelli; SOUZA, Flavo Elano Soares; SILVA, Neilton Fidelis; CABRAL, Maulori Curié; TEIXEIRA, Dárlio Inácio Alves. Seaweed Production Potential in the Brazilian Northeast: A Study on the Eastern Coast of the State of Rio Grande do Norte, RN, Brazil. **Sustainability**, [MDPI], v. 12, n. 3, p. 1-20, 2020.

ARAÚJO, Larissa Mota; ROCHA, Diogo Souza Bezerra; AFFE, Helen Michelle de Jesus; DE JESUS, Priscila Barreto. A scientometric study of the molecular data on Brazilian red algae. **Acta Botanica Brasilica**, v. 37, p. e20220174, 2022. doi: https://doi.org/10.1590/1677-941X-ABB-2022-017.

Árvore da Ciência: Uma Plataforma para Exploração da Genealogia Acadêmica Brasileira. 2024 – DCC/UFMG.

BARROS, Caroline de Souza; CIRNE-SANTOS, Claudio ; ESTEVES, Priscila O. ; GOMES, Max W. L. ; RABELO, Vítor W. ; SANTOS, Thamyres M.; Teixeira, Valéria Laneuville; PAIXÃO, Izabel C.N.P. Antiviral Activity of *Kappaphycus alvarezii* Seaweed against ZIKV. **Current Topics in Medicinal Chemistry**, v. 24, p. 1-7, 2024.

BELLO, Alessandro & ESTÉBANEZ, María Elina. Uma equação desequilibrada: aumentar a participação das mulheres na STEM na LAC. UNESCO, 2022.

BICUDO, Carlos E. de M.; SANT'ANNA, Célia L.; BICUDO, Denise de C.; SANTOS, Diclá P.; PINTO, Laine Sormus de Castro; AZEVEDO, Maria Teresa de P.; XAVIER, Miriam B.; FUJII, Mutue T.; YOKOYA, Nair S.; GUIMARÃES, Sílvia M.P. de B. Estudo da diversidade de espécies de algas do Estado de São Paulo. **Instituto de Botânica**: Seção de Ficologia, São Paulo, dez. 1996.

BRASIL. Ministério da Educação. Instituto Nacional de Estudos e Pesquisas Anísio Teixeira (INEP). **O desafio de uma educação de qualidade para todos: educação no Brasil** - 1990-2000. Brasília, DF, 2004.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Convenção sobre Diversidade Biológica (CDB). Aprovada pelo Decreto Legislativo nº 2, de 1994. Disponível em: https://www.gov.br/mma/pt-br/assuntos/biodiversidade-e-biomas/convencao-sobre-diversidade-biologica Acesso em: 08 de agosto de 2024.

BRENAN, Wren. Cultivating Change: Women's Involvement in a Brazilian Seaweed Collective. **Honors projects**. Paper 19. 2013. Disponível em: https://digitalcommons.macalester.edu/anth_honors/19.

CARNEIRO, Victor Andrei Rodrigues; MARTINS, Nuno Tavares; SILVA, Sebastiana Lidielda Albuquerque da; BARROS-BARRETO, Maria Beatriz de; PEREIRA, Sonia

Barreto; CASSANO, Valéria. Revealing the diversity of the genus *Ulva* (Ulvales, Chlorophyta) in southeastern Brazil, with a description of *Ulva kanagawae* sp. nov. **Phycologia**, [S.L.], v. 62, n. 5, p. 407. 4202023. doi: http://dx.doi.org/10.1080/00318884.2023.2243433.

CENTRO DE GESTÃO E ESTUDOS ESTRATÉGICOS. Brasil: Mestres e Doutores 2019. Disponível em: https://mestresdoutores2019.cgee.org.br/web/guest/dados. Acesso em: 08 de agosto de 2024.

CHANT, Sylvia. The 'Feminisation of Poverty' and the 'Feminisation' of Anti-Poverty Programmes: room for revision?. **The Journal Of Development Studies**, [S.L.], v. 44, n. 2, p. 165-197, fev. 2008. doi: http://dx.doi.org/10.1080/00220380701789810.

CRBIO-07. Conselho Regional de Biologia do Paraná. **Nota de falecimento de Noemy Yamaguishi Tomita**: crbio-07. CRBio-07. 2015. Disponível em: https://crbio07.gov.br/noticias/nota-de-falecimento-de-noemy-yamaguishi-tomita/. Acesso em: 06 de agosto de 2024.

DARGALKAR, V.K. & PEREIRA, Neelam. Seaweed: Promising Plant of the Millennium. **Science and Culture**, pp. 60-66, 2005.

FERNANDES, Daniela Rezende Peçanha; OLIVEIRA, Vinícius Peruzzi; YONESHIGUE-VALENTIN, Yocie. Seaweed biotechnology in Brazil: six decades of studies on natural products and their antibiotic and other biological activities. **Journal of Applied Phycology**, v. 26, p. 1923–1937. 2014. https://doi.org/10.1007/s10811-014-0287-5.

FERRI, Mário G. AYLTHON BRANDÃO JOLY: Sua Vida e Sua Obra. **Boletim de Botânica Da Universidade de São Paulo**, v. 3, pp. 7–16, 1975.

FIGUEIREDO, Marcia Abreu de Oliveira.; EIDE, Ingvar ; REYNIER, Marcia; VILLAS-BÔAS, Alexandre Bigio.;TÂMEGA, Frederico Tapajós De Souza.; FERREIRA, Carlos Gustavo ; NILSSEN, Ingunn ; COUTINHO, Ricardo ; JOHNSEN, Ståle . The effect of sediment mimicking drill cuttings on deep water rhodoliths in a flow-through system:Experimental work and modeling. **Marine Pollution Bulletin**, v. 95, p. 81-88, 2015.

FIGUEIREDO, Marcia Abreu de Oliveira.; KAIN, Joanna M. ; NORTON, Trevor Alan. Biotic interactions in the colonization of crustose coralline algae by epiphytes. **Journal of Experimental Marine Biology And Ecology**, v. 199, p. 303-318, 1996.

FIGUEIREDO, Marcia Abreu de Oliveira.; NORTON, Trevor Alan. ; KAIN, J. M. . Settlement and survival of epiphytes on two intertidal crustose coralline alga. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, Amsterdam, Holanda, v. 213, p. 247-260, 1997.

FLORA E FUNGA DO BRASIL. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: http://floradobrasil.jbrj.gov.br/. Acesso em: 4 de agosto de 2024.

FUNDAÇÃO BRASIL CIDADÃO. Mulheres de corpo e alga. Disponível em: https://www.brasilcidadao.org.br/projetos/mulheres-de-corpo-e-alga/. Acesso em: 05 de agosto de 2024.

GRAHAM, Linda E.; GRAHAM, James M.; COOK, M. E.; WILCOX, Lee W. **Algae**. 3. ed. LJLM Press, 2016.

GUIMARÃES, Jean Remy Daveé; LACERDA, Luiz Drude; TEIXEIRA, Valéria Laneuville. Concentração de metais pesados em algas bentônicas da Baia da Ribeira, Angra dos Reis–RJ, com sugestão de espécies monitoras. **Brazilian Journal of Biology**, Rio de Janeiro, v. 42, n.3, p. 553-557, 1982.

HAHNER, June E. **Emancipação do sexo feminino: a luta pelos direitos da mulher no Brasil 1850-1940**. Florianópolis: Editora Mulheres, 2003.

HUTCHESON, Emily S. A Central Bureau of Feminine Algology: Algae, Mutualism, and Gendered Ecological Perspectives, 1880–1910. **Journal of the History of Biology**, v. 55, pp. 791-825, 2022. doi:https://doi.org/10.1007/s10739-022-09698-1

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Censo Demográfico 2022. População por idade e sexo: resultados do universo. Rio de Janeiro, 2023.

In memoriam. **Hidrobiológica** [en linea]. 2016, v. 26, n. 2. Disponível em: https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57849746002. Acesso em: 06 agosto 2024.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). **Censo Brasileiro de 2022**. IBGE, 2022. Disponível em: https://www.ibge.gov.br/estatisticas/sociais/trabalho/22827-censo-demografico-2022.html?edicao=38166&t=destaques. Acesso em: 06 de agosto de 2024.

IOC (Intergovernmental Oceanographic Commission)/UNESCO (United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization). The science we need for the ocean we want: the United Nations Decade of Ocean Science for Sustainable Development (2021-2030). Paris: **IOC Publishing**. 2020

IOC-UNESCO. Global Ocean Science Report: The Current Status of Ocean Science around the World. Paris: **UNESCO**, 2017.

JESUS, Priscila Barreto de; LYRA, Goia de Mattos; ZHANG, Hongrui; FUJII, Mutue Toyota; NAUER, Fabio; NUNES, José Marcos de Castro; DAVIS, Charles C.; OLIVEIRA, Mariana Cabral. Phylogenomics and taxon-rich phylogenies of new and historical specimens shed light on the systematics of Hypnea (Cystocloniaceae, Rhodophyta). **Molecular Phylogenetics And Evolution**, [S.L.], v. 183, p. 107752, jun. 2023. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2023.107752.

JESUS, Priscila Barreto de; LYRA, Goia de Mattos; ZHANG, Hongrui; FUJII, Mutue Toyota; NAUER, Fabio; NUNES, José Marcos de Castro; DAVIS, Charles C.; OLIVEIRA, Mariana Cabral. Phylogenomics and taxon-rich phylogenies of new and historical specimens shed light on the systematics of *Hypnea* (Cystocloniaceae, Rhodophyta). **Molecular Phylogenetics And Evolution**, [S.L.], v. 183, p. 107752, jun. 2023. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2023.107752.

JOLY, Aylthon Brandão & CORDEIRO-MARINO, Marilza. Additions to the marine flora of Brazil. II. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo,** v. 257, n. 18, pp. 223-228, 1962.

JOLY, Aylthon Brandão & OLIVEIRA-FILHO, Eurico Cabral. Two Brazilian Laminarias. **Instituto de Pesquisas Marítimas**, Rio de Janeiro, v. 4, pp. 1-13, 1967.

JOLY, Aylthon Brandão & UGADIM, Yumiko. Note On The Occurrence Of One Species Of Ceramiella (Rhodophyta) In The American South Atlantic. **Boletim Da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras**, Universidade de São Paulo. Botânica, n. 20, pp. 39–53, 1963.

JOLY, Aylthon Brandão. 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, v. 294, pp.1-393, 1965.

JOLY, Aylthon Brandão; CORDEIRO, Marilza; YAMAGUISHI-TOMITA, Noemy. *Antithamnion tristicum* and *Ophidocladus herposiphonioides*, two new Rhodophyceae from Southern Brazil. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras**, Universidade de São Paulo, v. 20, pp. 55-71, 1963.

JOLY, Aylthon Brandão; CORDEIRO-MARINO, Marilza; UGADIM, Yumiko; YAMAGUISHI-TOMITA, Noemy; PINHEIRO, F.C. New marine algae from Brazil. **Arquivos de Ciências do Mar**, Fortaleza, v. 5, n. 2, p. 79-92, dez. 1965.

JOLY, Aylthon Brandão; UGADIM, Yumiko; DIAZ, G.J.J.; YAMAGUISHI-TOMITA, Noemy; CORDEIRO-MARINO, Marilza; YONESHIGUE-BRAGA, Yocie. Additions to the marine flora of Brazil. **Rickia**, n. 4, pp. 61-74. 1969.

LEE, Robert Edward. **Phycology.** 5th ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2018.

LIMA, Elivelto da Silva; SANTOS, Thamara Marcos dos; SOUSA, Paulo Henrique Gomes de Oliveira. Mulheres De Corpo E Alga: Um Empreendedorismo Inovador, Sustentável E Social. In: E**ngema – 25 Encontro Internacional Sobre Gestão Empresarial E Meio Ambiente Da Fea/Usp – Faculdade De Economia, Administração E Contabilidade Da Universidade De São Paulo**. 2023. p. 1-3.

LORENSI, G. H.; OLIVEIRA, R. S.; LEAL, A. ; ZANATTA, A. P. ; ALMEIDA, C. G. M. ; BARRETO, Y. ; ROSA, M. E. ; VIEIRA, P. B.; RAMOS, C.J.B. ; VICTORIA, F. C. ; PEREIRA, A.B.; TEIXEIRA, Valéria Laneuville ; BELO, C.A.D. Entomotoxic activity of *Prasiola crispa* (Antarctic algae) in *Nauphoeta cinerea* cockroaches: identification of main steroidal compounds. **Marine Drugs**, v. 17, p. 573-586, 2019.

MARINHO-SORIANO, Eliane. Historical context of commercial exploitation of seaweeds in Brazil. **Journal of Applied Phycology**, v. 29, 665–671, 2017. doi:https://doi.org/10.1007/s10811-016-0866-8.

MARTINS, Aline P.; ZAMBOTTI-VILLELA, Leonardo; YOKOYA, Nair S.; COLEPICOLO, Pio. Biotechnological potential of benthic marine algae collected along the Brazilian coast. **Algal Research**, [S.L.], v. 33, p. 316-327, jul. 2018. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.algal.2018.05.008.

NATIONAL LIBRARY OF MEDICINE. Collection Development Guidelines. Physiology. Disponível em: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK518698/. Acesso em: 08 de agosto de 2024.

NEGOCIOS.NET. Maricultoras de Rio do Fogo podem triplicar produção de algas marinhas. 2024. Disponível em:https://portalnegocios.com.br/blog/maricultoras-de- rio-do-fogo-podem-triplicar-produc-ao-de-algas-marinhas. Acesso em: 06 de agosto de 2024.

NOVELLINO, Maria Salet Ferreira. Movimento Feminista no Brasil no século XX. **Revista Feminismos**, [S.L.], v. 6, n. 1, 2019. Disponível em: https://periodicos.ufba.br/index.php/feminismos/article/view/30362. Acesso em: 6 agosto de 2024.

OBANDO, Johana Marcela Concha; SANTOS, Thalisia Cunha dos; BERNARDES, Marcelo; NASCIMENTO, Nívia; VILLAÇA, Roberto Campos; TEIXEIRA, Valéria Laneuville; BARBARINO, Elisabete; CAVALCANTI, Diana Negrão. Chemical variation and analysis of diterpenes from seaweed *Dictyota menstrualis* under

controlled conditions. **Algal Research**, [S.L.], v. 62, p. 102637, mar. 2022. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.algal.2022.102637.

ODUM, Eugene Pleasants. **Fundamentos de ecologia**. 6. ed. Lisboa: Fundação Calouste Gulbenkian, [2001]. 927 p. ISBN 972310158X.

OLIVEIRA FILHO, Eurico Cabral. **Algas marinhas do Sul do estado do Espirito Santos (Brasil) CERAMILAES**. 1967. 276 f. Tese (Doutorado) - Curso de Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1967.

OLIVEIRA, Eurico. Aylthon Brandão Joly. In: GARBARY, David; WYNNE, Michael J. **Prominent Phycologists of the 20th Century**. Hantsport, Nova Scotia: Lancelot Press Limited, 1996. p. 500-245.

OLIVEIRA, Mariana Cabral; KURNIAWAN, Joelius ; BIRD, Carolyn J. ; RICE, Ellen L. ; MURPHY, Collen A. ; SINGH, Rama K. ; GUTELL, Robin R. ; RAGAN, Mark A. A Preliminary Investigation Of The Order Bangiales (Bangiophycidae, Rhodophyta) Based on Sequences of Nuclear Small-Subunit Ribosomal RNA Genes. **Phycological Research**, v. 43, p. 71-79, 1995.

OLIVEIRA, Mariana Cabral; OLIVEIRA, Eurico Cabral. Tolerância de gametófitos de *Laminaria abyssalis* (Phaeophyta) a diferentes temperaturas, in vitro. **Nerítica**, v. 02, p. 153-158, 1987

OLIVEIRA-FILHO, Eurico Cabral de. Algas marinhas bentônicas do Brasil. 1977. Tese (Livre Docência em Ficologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1977. doi:10.11606/T.41.2013.tde-14032013-171424.

ONU – NAÇÕES UNIDAS NO BRASIL. A Agenda 2030. 2015. Disponível em: https://brasil.un.org/sites/default/files/2020-09/agenda2030-pt-br.pdf. Acesso em: 06 de agosto de 2024.

PATARRA, Rita F.; BUSCHMANN, Alejandro H.; ABREU, Maria H.; NETO, Ana I. Cultivo de macroalgas nos Açores: Oportunidades e Desafios. **Boletim de Biotecnologia, Sociedade Portuguesa de Biotecnologia**, v. 2, n. 5, pp. 16-18, 2014.

PEREIRA, Débora Tomazi; OURIQUES, Luciane Cristina; BOUZON, Zenilda Laurita; SIMIONI, Carmen. Effects of high nitrate concentrations on the germination of carpospores of the red seaweed *Pyropia acanthophora* var. *brasiliensis* (Rhodophyta, Bangiales). **Hydrobiologia**, [S.L.], v. 847, n. 1, p. 217-228, 15 out. 2019. Springer Science and Business Media LLC. http://dx.doi.org/10.1007/s10750-019-04083-2.

PEREIRA, H; LEAO-FERREIRA, L; MOUSSATCHE, N; TEIXEIRA, Valéria Laneuville; CAVALCANTI, Diana Negrão; COSTA, L; DIAZ, R; FRUGULHETTI, I. Antiviral activity of diterpenes isolated from the Brazilian marine alga against human immunodeficiency virus type 1 (HIV-1). **Antiviral Research**, [S.L.], v. 64, n. 1, p. 69-76, out. 2004. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.antiviral.2004.06.006.

REID, Geraldine. From the Shore to the Sublittoral: Liverpool's Algal Women. **A Journal for Museum and Archives Professionals**, v 14, n. 4, 2018. http://dx.doi.org/10.1177/155019061801400405.

RIBEIRO, Alexandra Ferreira Martins & VIEIRA, Alboni Marisa Dudeque Pianovski. O ingresso de mulheres nas universidades no Brasil (1940-1980). **Revista IberoAmericana de Estudos em Educação**, Araraquara, v. 18, n. 00, e023100, 2023. doi: https://doi.org/10.21723/riaee.v18i00.18047

ROTTER, Ana; BACU, Ariola; BARBIER, Michèle; BERTONI, Francesco; BONES, Atle M.; CANCELA, M. Leonor; CARLSSON, Jens; CARVALHO, Maria F.; CEGŁOWSKA, Marta; DALAY, Meltem Conk. A New Network for the Advancement of Marine Biotechnology in Europe and Beyond. **Frontiers In Marine Science**, 2020. Frontiers Media SA. http://dx.doi.org/10.3389/fmars.2020.00278.

SANTOS, M.G.M; LAGROTA, M.H.C; MIRANDA, M.M.F.S; YONESHIGUE-VALENTIN, Y; WIGG, M.D. A Screening for the antiviral effect of Brazilian marine

alga extracts against acyclovir resistant Herpes simplex Virus Type I. **Botanica Marina**, v. 42, p. 227-230, 1999.

SECRETARIADO DA CONVENÇÃO SOBRE DIVERSIDADE BIOLÓGICA. 2007. **Guia para a Iniciativa Global de Taxonomia**, Série Técnica. 195pp.

SHELLOCK, Rebecca J; CVITANOVIC, Christopher; MACKAY, Mary; MCKINNON, Merryn C.; BLYTHE, Jessica; KELLY, Rachel; VAN PUTTEN, Ingrid E.; TUOHY, Paris; BAILEY, Megan; BEGOSSI, Alpina. Breaking down barriers: the identification of actions to promote gender equality in interdisciplinary marine research institutions. **One Earth**, [S.L.], v. 5, n. 6, p. 687-708, jun. 2022. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.oneear.2022.05.006.

SILVA, Roberta Peixoto Areas; ABREU, Alice R. P.; SANTANA, Ademir, E; BARBOSA, Marcia, C; NOBRE, Carlos. Gender and the scissors graph of Brazilian science:from equality to invisibility. **OSF Preprints,** 2020.

SIMIONI, Carmen; HAYASHI, Leila; OLIVEIRA, Mariana Cabral. Seaweed resources of Brazil: what has changed in 20 years?. **Botanica Marina**, [S.L.], v. 62, n. 5, p. 433-441, 6 ago. 2019. Walter de Gruyter GmbH. http://dx.doi.org/10.1515/bot-2019-0021.

SOARES, Angélica Ribeiro ; ROBAINA, Marcela C.S.; MENDES, Gabriella S. ; SILVA, Thalia S.L.; GESTINARI, Lísia M.S.; PAMPLONA, Odinéia S.; YONESHIGUE-VALENTIN, Yocie ; KAISER, Carlos R. ; ROMANOS, Maria Teresa Villela. Antiviral activity of extracts from Brazilian seaweeds against herpes simplex virus. **Revista Brasileira de Farmacognosia** (Impresso), v. 22, p. 714-723, 2012.

SOUZA, Vivian Rodrigues; ANDRADE, Laura Moura; KELLY, Ketely Granja Pereira; CAIO, Cesar Richter Nogueira; CAVALCANTI, Diana Negrão; TEIXEIRA, Valéria Laneuville; FULY, Andre. Exploring the anticoagulant and antiplatelet effect of the extracts of the red marine alga *Acanhophora spicifera*. **Journal of Medicinal Plant Research**, v. 13, p. 31-40, 2019.

SULTANA, Fahmida; WAHAB, M.D Abdul; NAHIDUZZAMAN, M.D; MOHIUDDIN, Md; IQBAL, Mohammad Zafar; SHAKIL, Abrar; MAMUN, Abdullah-Al; KHAN, Md Sadequr Rahman; WONG, Lilian; ASADUZZAMAN, Md. Seaweed farming for food and nutritional security, climate change mitigation and adaptation, and women empowerment: a review. **Aquaculture And Fisheries**, [S.L.], v. 8, n. 5, p. 463-480, set. 2023. Elsevier BV. http://dx.doi.org/10.1016/j.aaf.2022.09.001.

TEIXEIRA, Valéria Laneuville ; GOTTLIEB, Otto Richard ; KELECOM, Alphonse. O Uso de Carotenoides Como Marcadores Taxonomicos e Filogeneticos de Algas 1.Principais Características das Classes. **Química Nova**, v. 13, n. 4, p. 293-297, 1990.

TEIXEIRA, Valéria Laneuville; MOURA NETO, R. S. Dinâmica de Populações: Um estudo prático. **Contato** (Brasília), Rio de Janeiro, v. 21, p. 21-24, 1977.

TEIXEIRA, Valéria Laneuville; TOMASSINI, Therezinha; FLEURY, Beatriz Grosso; KELECOM, Alphonse. Dolastane and Secodolastane Diterpenes from the Marine Brown Alga, *Dictyota cericornis*. **Journal Of Natural Products**, [S.L.], v. 49, n. 4, p. 570-575, jul. 1986. American Chemical Society (ACS). http://dx.doi.org/10.1021/np50046a002.

UGADIM, Yumiko. Histórico dos estudos taxonômicos de algas macroscópicas marinhas bentônicas realizados no Brasil. Algas: energia do Amanhã. **Instituto Oceanográfico da Univerdade de São Paulo**, 1986.

UNESCO. Relatório anual da UNESCO no Brasil 2020. Disponível em: https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000376049

VILLAS-BÔAS, Alexandre Bigio.; ÂMEGA, Frederico Tapajós De Souza; FIGUEIREDO, Marcia Abreu de Oliveira.; COUTINHO, Ricardo. Photosynthetic responses of crustose coralline algae recruit from an upwelling area to light intensity, temperature and current flow rate in a mesocosm. **Marine Environmental Research**, v. 190, p. 106118, 2023.

WORLD BANK GROUP. No Rio Grande do Norte, Brasil, as mulheres conquistam sua independência nas águas do mar. 2018. Disponível em: https://www.worldbank.org/pt/news/feature/2018/03/22/brazil-rio-grande-norte-women-economic-independence-ocean. Acesso em: 08 agosto 2024.

YONESHIGUE-VALENTIN, Yocie & FIGUEIREDO, Marcia Abreu de Oliveira. Flore Marine de la region de Cabo Frio (Bresil), 3: Ectocarpaceae (Phaeophyta) nouvelles pour la côte bresilienne. **Vie et Milieu**, v. 33, n.3/4, p. 181-190, 1983.

YONESHIGUE-VALENTIN, Yocie & FIGUEIREDO, Marcia Abreu de Oliveira. Flora Marinha da região de Cabo Frio (Estado do Rio de Janeiro, Brasil) 1. Chlorophyceae raras para o litoral brasileiro. **Nerítica** (Pontal do Sul), v. 2, p. 119-134, 1987.

YONESHIGUE-VALENTIN, Yocie; BOUDOURESQUE, Charles-François; FIGUEIREDO, Marcia Abreu de Oliveira. Flore Algale de la region de Cabo Frio (Bresil), 5: *Boodlea composita* (Boodleaceae-Chlorophyta), *Dictyota* (Dictyotaceae - Phaeophyta) et *Lophosiphonia cristata* (Rhodomelaceae-Rhodophyta) pour la côte bresilienne. **Rickia**, São Paulo, v. 13, p. 17-27, 1986.

YONESHIGUE-VALENTIN, Yocie Flora Marinha Bentônica da Baía de Guanabara e cercanias. II - Phaeophyta. **Instituto de Pesquisas Marítimas** v. 45, p.1-31, 1970b.

YONESHIGUE-VALENTIN, Yocie. Flora Marinha Bentônica da Baía de Guanabara e cercanias. I - Chlorophyta. **Instituto de Pesquisas Marítimas** 42:1-51, 1970a.

YONESHIGUE-VALENTIN, Yocie. Taxonomie et écologie des algues marines dans la région de Cabo Frio (Rio de Janeiro, Brésil). Doucteur de d'Etat-Sciences, Université d'AixMarseille, Marseille. E. 1985.