

Estructura de los mantos de rodolitos de 4 a 55 metros de profundidad en la costa sur del estado de Espírito Santo, Brasil

Structure of rhodolith beds from 4 to 55 meters deep along the southern coast of Espírito Santo State, Brazil

GM Amado-Filho^{1*}, G Maneveldt², RCC Manso¹, BV Marins-Rosa¹, MR Pacheco³, SMPB Guimarães³

¹ Programa Zona Costeira, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rua Pacheco Leão 915, 22460-030 Rio de Janeiro RJ, Brazil. * E-mail: gfilho@jbrj.gov.br

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

³ Instituto de Botânica, Av. Miguel Estefano 3687, 04301-902 São Paulo, SP, Brazil.

Resumen

Los mantos de rodolitos son de las comunidades bentónicas más extensas de la plataforma continental brasileña, pero su estructura es pobremente conocida. La región de flora marina más rica de la zona costera de Brasil está ubicada en el estado de Espírito Santo y su diversidad ha sido parcialmente asociada con la presencia de amplias áreas de rodolitos, que se extienden desde la zona intermareal hasta 120 m de profundidad sobre la plataforma continental. Una especie de alga marina, *Laminaria abyssalis*, es endémica de esta zona y se encuentra entre 45 y 120 m de profundidad. En este trabajo se determinó la densidad y las dimensiones físicas de los rodolitos superficiales entre 4 y 55 m de profundidad en la región sur del estado de Espírito Santo. El área de estudio está a una distancia de 3 a 45 km de la costa. Las muestras fueron recolectadas en 2004 y 2005 por buceo autónomo en tres rangos de profundidad: 4–18 m, 25–30 m y 50–55 m. Para determinar la densidad de los rodolitos se utilizaron líneas de transectos e imágenes de video. Se midieron los diámetros y la esfericidad de por lo menos 60 individuos de cada rango de profundidad. Se observó un incremento en la talla de los rodolitos así como una reducción en su densidad de la zona superficial a la más profunda. La forma típica en todas las profundidades fue la esférica. Se identificaron cinco géneros de especies formadoras de rodolitos: *Lithothamnion*, *Lithophyllum*, *Hydrolithon*, *Neogoniolithon* y *Sporolithon*. La biomasa epibéntica y la riqueza de especies sobre el manto de rodolitos en la zona más somera fue menor en invierno, probablemente debido a la perturbación causada por las tormentas invernales típicas. Las variaciones en la luz y la temperatura podrían ser los factores más importantes en los cambios observados en los mantos de rodolitos de las zonas más profundas.

Palabras clave: rodolitos, plataforma continental, distribución, comunidad epibéntica.

Abstract

Rhodoliths are one of the most extensive benthic communities of the Brazilian continental shelf, but their structure is poorly known. The richest marine flora of Brazil's coastal zone is found in Espírito Santo State and its diversity has been partly associated with the presence of extensive areas of rhodoliths, extending from the intertidal zone to 120 m across the continental shelf. One species of kelp, *Laminaria abyssalis*, is endemic to this area and occurs between 45 and 120 m depth. Our objective was to determine the density and physical dimensions of the superficial rhodoliths between 4 and 55 m depth in the southern region of Espírito Santo State. The study area was 3 to 45 km offshore. Samples were obtained in 2004 and 2005 by Scuba diving in three depth zones: 4–18 m, 25–30 m and 50–55 m. Transect lines and video images were used to determine rhodolith density. The diameter and sphericity of at least 60 individuals from each zone were measured. Rhodolith size increased and density decreased from the shallow to the deeper zones. Spheroidal was the typical shape throughout the depth zones. Five rhodolith-forming genera were identified: *Lithothamnion*, *Lithophyllum*, *Hydrolithon*, *Neogoniolithon* and *Sporolithon*. Epibenthic biomass and species richness over the rhodolith bed in the shallow zone was lowest in winter, likely the result of disturbance caused by typical winter storms. Changes in light and temperature are probably the most important factors in the changes observed in the rhodolith beds from the deepest zones.

Key words: rhodoliths, continental shelf, distribution, epibenthic community.

Introducción

Los rodolitos forman una de las comunidades bénticas más importantes de la plataforma continental de Brasil (Gherardi 2004). Se estima que los mantos de rodolitos brasileños se

Introduction

Rhodoliths are one of the most important benthic communities of the Brazilian continental shelf (Gherardi 2004). Brazilian rhodolith beds are estimated to occur between 3° and

extienden entre 3° y 22° S, por lo que ésta se considera el área de mayor extensión en el mundo con este tipo de comunidad (Foster 2001). Los rodolitos son capaces de transformar fondos homogéneos de sedimento suave en sustratos heterogéneos duros, creando un hábitat para numerosas algas e invertebrados que incluyen especies epibénticas, crípticas e infaunales (Steller *et al.* 2003); por ello, los rodolitos son considerados especies fundamentales (Foster *et al.* 2007).

En un estudio reciente que evaluó la biota marina en la zona económica exclusiva de Brasil (área marina que se extiende 320 km mar adentro), se mostró que el aumento en la diversidad de organismos epibénticos puede asociarse con la presencia de mantos de rodolitos. Un índice de diversidad de Shannon-Wiener de 4.0 y 5.1 bits ind⁻¹ para áreas específicas con una profundidad de hasta 250 m se ha asociado con la presencia de sustratos calcáreos y mantos de rodolitos (Lavrado 2006).

Gracias a los esfuerzos continuos de investigadores durante los últimos 40 años, las algas marinas bentónicas son uno de los grupos de organismos más estudiados en Brasil; según Oliveira (2002), se han encontrado 811 especies de ellas en los ecosistemas marinos brasileños. Sin embargo, el conocimiento de la flora marina generalmente se limita a las zonas intermareales y submareales someras. No existen estudios sobre las comunidades bénticas por debajo de los 5 m de profundidad, pero los mantos de rodolitos han sido propuestos como uno de los hábitats submareales más favorables para realizar muestreos de la diversidad marina de Brasil (Horta *et al.* 2001).

La región de la zona costera de Brasil más rica en flora marina es el estado de Espírito Santo (18.35–21.30° S). Su diversidad ha sido parcialmente asociada con la presencia de amplias áreas de nódulos que consisten principalmente de algas rojas calcáreas que se extienden desde la zona intermareal hasta 100 m de profundidad (Horta *et al.* 2001, Guimarães 2006). La región del estado de Espírito Santo es considerada una zona transicional entre la costa brasileña tropical y la subtropical. Su gran número de especies parece ser resultado de los efectos combinados de la localización geográfica, las condiciones climáticas y oceanográficas prevalecientes, y la gran diversidad de hábitats marinos que se encuentran en la parte sur del estado (Guimarães 2006). La mayor parte del fondo marino en esta región es duro y está cubierto por rodolitos de algas coralinas incrustantes.

Entre 3 y 120 m de profundidad se encuentra un grupo béntico especial, pero poco conocido, asociado con una macrofauna rica. Entre 45 y 120 m de profundidad crece una especie de alga marina endémica de esta región: *Laminaria abyssalis*. Su distribución en esta zona es inusual ya que las macroalgas generalmente se encuentran en las regiones templadas del mundo. Hasta este estudio, los muestreos en la zona submareal del estado de Espírito Santo a profundidades mayores que 5 m habían consistido en actividades de dragado “no amigables con el ambiente” y todas las muestras obtenidas de *L. abyssalis* aparecían adheridas a los rodolitos mediante su órgano de fijación, lo que indica su asociación con los mantos de rodolitos

22° S, considered the largest area supporting rhodolith beds in the world (Foster 2001). Rhodoliths are capable of transforming homogeneous soft sediment bottoms into heterogeneous hard substrata, providing habitat for a number of other algae and invertebrates, including epibenthic, crypto and infaunal species (Steller *et al.* 2003). For the reasons given, rhodoliths are foundation species (Foster *et al.* 2007).

In a recent study that evaluated the marine biota in the Brazilian exclusive economic zone (the marine area extending 320 km offshore), it was shown that the increase in diversity of epibenthic organisms can be associated with the presence of rhodolith beds. A Shannon-Wiener diversity index of 4.0 and 5.1 bits ind⁻¹ found in specific areas down to 250 m depth was associated with the presence of calcareous bottom substrate and rhodolith beds (Lavrado 2006).

Benthic marine algae are one of the most well-studied groups of organisms in Brazil due to the continued efforts of researchers during the last 40 years. According to Oliveira (2002), 811 species of macroalgae occur in Brazilian marine ecosystems; however, knowledge of the marine flora is generally restricted to the intertidal and shallow subtidal zones. Studies focusing on benthic communities below 5 m depth are lacking, and rhodolith beds have been cited as one of the most promising subtidal habitats for Brazilian marine diversity surveys (Horta *et al.* 2001).

The richest marine floral region of the Brazilian coastal zone is that of Espírito Santo State (18.35–21.30° S). Its diversity has, in part, been associated with the presence of extensive areas of nodules, consisting largely of calcareous red algae extending from the intertidal zone down to 100 m depth (Horta *et al.* 2001, Guimarães 2006). The region of Espírito Santo State is considered a transitional zone between the tropical and sub-tropical Brazilian coast. The high number of species appears to result from the combined effects of the geographical location, prevailing oceanography, climatic conditions, and the great diversity of marine habitats that occur in the southern part of the state (Guimarães 2006). Most of the sea bottom in this region is hard, covered by crustose coralline algal rhodoliths.

A poorly known but very special benthic assemblage associated with a rich macrofauna is found between 3 and 120 m depth. One species of kelp, *Laminaria abyssalis*, occurs between 45 and 120 m depth and is endemic to this area. Its distribution in this region is unusual because kelps are primarily found in temperate regions of the world. Until now, sampling in the subtidal region of Espírito Santo State below 5 m depth had consisted only of “environmentally unfriendly” dredging activities and all samples of *L. abyssalis* obtained were attached by their holdfast to rhodoliths, indicating its association with the rhodolith beds (Yoneshigue-Valentin *et al.* 1995). In November 2004, our group was the first to dive and to film this community at 50 m depth, as well as the associated rich assemblages of sponges, corals, molluscs, crustaceans and fish.

In order to implement management and conservation initiatives in marine ecosystems, it is first necessary to determine

(Yoneshigue-Valentin *et al.* 1995). En noviembre de 2004 nuestro grupo fue el primero en bucear y filmar esta comunidad a 50 m de profundidad, así como las comunidades asociadas de esponjas, corales, moluscos, crustáceos y peces.

Para poder implementar iniciativas de manejo y conservación en ecosistemas marinos, primero es necesario determinar la estructura y la dinámica de las comunidades y poblaciones. Recientemente, la Compañía Brasileña de Petróleo encontró depósitos de petróleo en la zona de la plataforma continental del estado de Espírito Santo, los cuales probablemente serán explotados en los próximos 10 años. En un sentido amplio, la tasa de degradación del sistema natural es mayor que la velocidad de las iniciativas de conservación. Hasta ahora no existían datos sobre la abundancia y distribución de los mantos de rodolitos en el estado de Espírito Santo. El objetivo principal de este trabajo, por tanto, fue determinar la densidad, la composición genérica y las dimensiones físicas de los rodolitos superficiales entre 4 y 55 m de profundidad en la parte sur de esta región.

Material y métodos

Área de estudio

El área de estudio se localiza en la parte sur del estado de Espírito Santo, Brasil (20°55'35" S, 40°45'28" W; 21°02'97" S, 40°17'82" W), a una distancia de 3 a 45 km de la costa. Las muestras se obtuvieron mediante buceo autónomo (Scuba) en tres rangos de profundidad: 4–18 m (zona 1), 25–30 m (zona 2) y 50–55 m (zona 3). Las zonas eran adyacentes una a la otra sobre la plataforma continental perpendicular al eje norte-sur de la costa.

Las muestras fueron recolectadas en 2004 (zona 1) y 2005 (zonas 2 y 3) durante invierno y verano. En las zonas 1 y 2 se realizaron transectos de 20 m de largo sobre el fondo del mar. En cada zona, se pusieron cuatro líneas de transectos a una distancia mínima de 1.5 km entre cada una. Se colocaron aleatoriamente 10 cuadrantes de 0.625 m² a lo largo de cada línea de transecto, de tal forma que se muestrearon 40 cuadrantes en cada zona. Todos los rodolitos recolectados en cada cuadrante se colocaron en bolsas separadas. Debido a las restricciones en el tiempo de buceo a 50–55 m de profundidad, en la zona 3 se empleó una combinación de métodos alternativos para muestrear los rodolitos. La densidad de rodolitos se midió mediante observaciones por video digital (cámara miniDV Canon DC100 con carcasa submarina); la visibilidad a esta profundidad varió de 30 a 35 m. El buzo se colocaba a 10 m del fondo y detenía la cámara con un ángulo de 90° con respecto éste, obteniendo por lo menos cinco cuadros individuales. Se filmó una ancla de tamaño conocido a una misma distancia de 10 m del buzo para usarla como escala. Este método puede subestimar los rodolitos pequeños cuando se encuentran bajo una cubierta de *Laminaria*. Para obtener las muestras de rodolitos de la zona 3, el buzo se movía en una dirección recta de norte a sur, recolectando los primeros rodolitos individuales que encontraba,

the structure and dynamic patterns of communities and populations. Recently, the Brazilian Oil Company found fine oil deposits in the continental shelf area of Espírito Santo State and these are expected to be exploited in the next 10 years. In a broad sense, the rate of natural system degradation is commonly faster than the speed of conservation initiatives. Until now, there no data are available about rhodolith abundance and distribution for Espírito Santo State. The main aim of this research, therefore, was to determine the density, generic composition and physical dimensions of the superficial rhodoliths between 4 and 55 m depth in the southern area of this region.

Material and methods

Study area

The study area is located in the southern region of Espírito Santo State, Brazil (20°55'35" S, 40°45'28" W; 21°02'97" S, 40°17'82" W), 3 to 45 km offshore. Samples were obtained by Scuba diving in three depth zones: 4–18 m (zone 1), 25–30 m (zone 2) and 50–55 m (zone 3). The zones were adjacent to each other on the continental shelf perpendicular to the north-south axis of the coast.

Samples were collected in 2004 (zone 1) and 2005 (zones 2 and 3) during winter and summer periods. In zones 1 and 2, 20-m-long transects were run over the sea bottom. In each zone, four transect lines were positioned at a minimum distance of 1.5 km from each other. Ten 0.625 m² quadrates were randomly positioned along each transect line, resulting in 40 quadrates sampled in each zone. All superficial rhodoliths from each quadrate were transferred to separate collection bags. Due to dive time restrictions at 50–55 m depth, alternative methods were combined to sample the rhodoliths in zone 3. To determine rhodolith density, digital video (Canon DC100 miniDV camera with underwater housing) observations were used; the visibility at this depth ranged from 30 to 35 m. The diver positioned 10 m from the bottom and held the camera at a 90° angle to the bottom, obtaining at least five individual frames. An anchor of known size was filmed at the same 10-m distance by the diver and used as a scale. This method may underestimate small rhodoliths when cover of *Laminaria* canopy is present. Rhodoliths from zone 3 were collected by the diver moving in a straight north-south direction, collecting the first 60 individual rhodoliths encountered. These were transferred to collection bags, lifted to the boat, and fixed in 4% formalin in seawater.

Rhodolith density and epibenthic flora

Rhodolith density in zones 1 and 2 was determined by counting individual rhodoliths in quadrates. For zone 3, video frames were digitized, converted to binary images and the number of individual rhodoliths in a field frame was determined using the Image-Pro Plus 4.0 software.

To examine possible seasonal changes in the benthic communities associated with rhodolith beds, the composition and

los cuales eran colocados en bolsas, transferidos a la embarcación y fijados en formol al 4% en agua de mar.

Densidad de rodolitos y flora epibéntica

En las zonas 1 y 2 la densidad de rodolitos se determinó mediante el conteo de rodolitos individuales en los cuadrantes. Para la zona 3, los cuadros de video fueron digitalizados y convertidos en imágenes binarias, y el número de rodolitos individuales en una imagen se determinó usando la paquetería Image-Pro Plus 4.0.

Para analizar las posibles variaciones estacionales en las comunidades bénticas asociadas a los mantos de rodolitos, se determinaron la composición y la biomasa de la flora epibéntica en los cuadrantes de la zona 1 en el verano así como en el invierno del mismo año (2004). Actualmente se está estudiando la composición y la biomasa en las zonas 2 y 3 por lo que éstas serán discutidas en trabajos futuros. Las especies algales individuales primero fueron identificadas y luego separadas una de la otra bajo un microscopio estereoscópico. Después de la separación, las muestras de algas fueron secadas en un horno a 60°C durante 48 h y pesadas en una balanza analítica para determinar su masa seca.

Dimensiones

La forma de los rodolitos se determinó siguiendo el método de Bosence y Pedley (1982), que consiste en medir los ejes largos, intermedios y cortos de sus superficies exteriores. Estos datos fueron graficados usando la hoja de cálculo TRIPILOT de Graham y Midgley (2000), quienes graficaron datos en el diagrama de las formas de cantos de Sneed y Folk (1958), y que puede utilizarse para separar los rodolitos en formas esféricas, discoidales o elipsoidales (Bosence y Pedley 1982, Perry 2005).

El volumen ocupado por los rodolitos fue estimado usando las muestras de las zonas 1 y 2. Después de quitar todos los organismos epibénticos, se sumergieron rodolitos individuales en un frasco graduado lleno de agua y se determinó el volumen desplazado.

Después de un análisis de homogeneidad de varianzas (prueba de Cochran), se aplicó un análisis de varianza de una vía para evaluar las diferencias en las dimensiones, las densidades y la esfericidad de los rodolitos con la profundidad. Los análisis estadísticos se realizaron con la paquetería Statistica (v6.0). Todos los datos se presentan como medias \pm error estándar y las diferencias se consideraron significativas a $P < 0.05$.

Identificación

La identificación de los rodolitos se basó tanto en los caracteres vegetativos como en los reproductivos. Los especímenes conservados en formol fueron descalcificados en ácido nítrico al 10%. Después de la descalcificación, todos los especímenes fueron sumergidos sucesivamente en soluciones de etanol al

biomass of epibenthic flora in quadrates from zone 1 were determined in both summer and winter of the same year (2004). The composition and biomass in zones 2 and 3 are currently being studied and will be the subject of future work. Individual algal species were first identified and then separated from one another under a stereomicroscope. After separation, the algal samples were oven dried at 60°C for 48 h and then weighed on an analytical balance to determine their dry mass.

Dimensions

Rhodolith shape was determined following the method of Bosence and Pedley (1982), by measuring the long, intermediate and short axes of the outer surfaces of the rhodoliths. These data were plotted using the TRIPILOT spreadsheet of Graham and Midgley (2000), who plotted data on the pebble-shape diagram of Sneed and Folk (1958), and which can be used to separate rhodoliths into spheroidal, discoidal or ellipsoidal shapes (Bosence and Pedley 1982, Perry 2005).

The volume occupied by rhodoliths was estimated using samples from zones 1 and 2. After the removal of all epibenthic organisms, individual rhodoliths were submerged in a graduated beaker filled with water and the displaced volume was determined.

After homogeneity of variances assessment (Cochran test), one-way ANOVA was applied to evaluate differences in rhodolith dimensions, densities and sphericity with depth. The statistical analyses were performed using Statistica (v6.0). All data are expressed as means \pm standard error and differences were considered significant at $P < 0.05$.

Identification

Rhodolith identification was done based on both vegetative and reproductive characters. Formalin-preserved specimens were decalcified in 10% nitric acid. After decalcification all specimens were immersed in a sequence of 70%, 90% and 100% ethanol solutions for a minimum of 30 min each. Specimens were then immersed in Leica Historesin filtration medium until completely infiltrated. All specimens were sectioned at 12–15 μ m thickness using a Bright 5030 microtome. The sections were transferred to a slide covered with distilled water stained with Toluidine blue and photographed under an Olympus microscope equipped with a digital camera. Thallus terminology follows Chamberlain (1990) and the applied taxonomic characteristics were based on Womersley (1996). As a reference to macroalgal terminology and identification we followed Wynne (2005).

Results

Density, epibenthic flora and biomass

Rhodoliths from all zones were generally nodular, without branches or with short, wide branches (fig. 1). Rhodolith

70%, 90% y 100% durante un mínimo de 30 min en cada una; posteriormente, se sumergieron en medio de filtración Leica Historesin. Todos los especímenes se seccionaron (12–15 μm de espesor) con un microtomo Bright 5030, y las secciones fueron colocadas en portaobjetos cubiertos con agua destilada teñida con azul de toluidina, y fotografiadas bajo un microscopio Olympus equipado con una cámara digital. La terminología utilizada para los talos es la usada por Chamberlain (1990) y las características taxonómicas aplicadas se basaron en Womersley (1996). Se consultó a Wynne (2005) como referencia para la identificación y terminología macroalgal.

Resultados

Densidad, flora epibéntica y biomasa

En general, los rodolitos de todas las zonas fueron nodulares, sin ramas o con ramas cortas y anchas (fig. 1). La densidad de rodolitos varió de 125 (± 86) ind m^{-2} en la zona 1 a

density varied from 125 (± 86) ind m^{-2} in zone 1 to 32 (± 12) ind m^{-2} in zone 3; densities in zones 1 and 2 were similar (table 1). There was a highly significant ($P < 0.001$, ANOVA followed by the Tukey test) reduction in the rhodolith density observed in zone 3.

Seasonal changes were observed in the epibenthic macroalgal biomass and composition (table 2) of rhodolith beds from zone 1. Substantially fewer species and less biomass of epibenthic algae were recorded in winter (65 taxa, $62 \pm 25 \text{ g m}^{-2}$) than in summer (109 taxa, $116 \pm 68 \text{ g m}^{-2}$). Many epibenthic rhodophytes, especially the delicate gelatinous and ephemeral species, were collected only in the summer period (table 2), such as *Anthithamnion*, *Ceramium*, *Chrysymenia*, *Halymenia*, *Hypoglossum*, *Nemastoma*, and *Sciniaia*.

Dimensions

Rhodolith dimensions were determined for 356 individuals: 182 from zone 1, 112 from zone 2, and 62 from zone 3

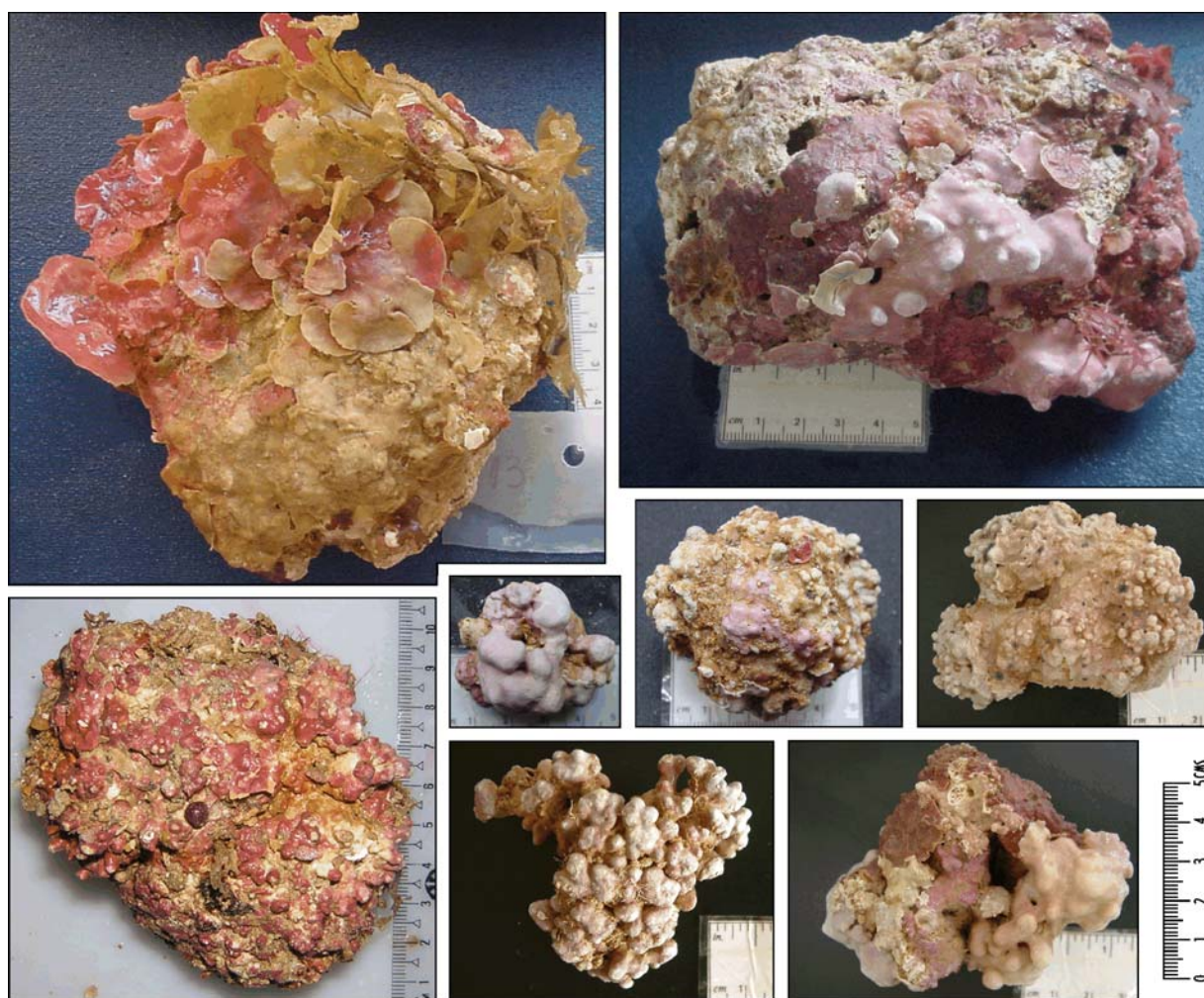


Figura 1. Imágenes de ocho rodolitos típicos recolectados vivos a lo largo del rango de profundidades, mostrando el intervalo de tallas y las formas observadas en el área de estudio.

Figure 1. Images of eight typical live rhodoliths collected along the depth gradient, showing the range of sizes and shapes observed in the study area.

Tabla 1. Diámetro (cm) y densidad (ind m⁻²) de los rodolitos de los tres rangos de profundidad. Los datos del diámetro corresponden a los tres ejes medidos (largo, intermedio y corto) y su media: X (SE) = media (error estándar).

Table 1. Diameter (cm) and density (ind m⁻²) of rhodoliths from the three depth zones. Diameter data are the three axes measured (long, intermediate and short) and their mean: X (SE) = mean (standard error).

Axis		Depth zones		
		1 (4–18 m)	2 (25–30 m)	3 (50–55 m)
Long	X (SE)	5.7 (1.9)	8.2 (3.9)	10.9 (4.1)
	Min-max	2.0–9.5	4.6–24.3	4.2–25.5
Intermediate	X (SE)	4.2 (1.5)	6.0 (1.9)	8.2 (2.8)
	Min-max	2.0–8.0	2.9–13.4	3.3–18.5
Short	X (SE)	3.4 (1.4)	4.5 (1.4)	5.7 (2.2)
	Min-max	1.5–7.0	1.6–9.0	1.6–9.5
Mean	Diameter (cm)	4.5 (1.3)	6.3 (1.9)	8.3 (2.7)
Density	No. m ⁻²	122 (13.2)	115 (9.2)	32 (3.0)

32 (± 12) ind m⁻² en la zona 3; las zonas 1 y 2 presentaron densidades similares (tabla 1). En la zona 3 se observó una reducción altamente significativa ($P < 0.001$, análisis de varianza seguido por la prueba de Tukey) en la densidad de rodolitos.

Se observaron cambios estacionales en la biomasa y la composición de las macroalgas epibénticas de los mantos de rodolitos de la zona 1 (tabla 2). En invierno se registraron un número sustancialmente menor y menos biomasa de algas epibénticas (65 taxones, 62 ± 25 g m⁻²) que en verano (109 taxones, 116 ± 68 g m⁻²). Varias especies de rodofitas epibentónicas, especialmente las gelatinosas delicadas y efímeras, sólo fueron recolectadas en verano (tabla 2), tales como *Acrochaetium*, *Agardhiella*, *Anthithamnion*, *Ceramium*, *Chrysmenia*, *Halymenia*, *Hypoglossum*, *Nemastoma* y *Scinaia*.

Dimensiones

Se determinaron las dimensiones de 356 rodolitos: 182 de la zona 1, 112 de la zona 2 y 62 de la zona 3 (tabla 1). Los ejes largos, intermedios y cortos fueron de 2.0 a 25.5 cm, de 2.0 a 18.5 cm y de 1.5 a 10.5 cm, respectivamente. Los promedios de las medidas de los tres ejes variaron de 4.5 (± 1.4) cm a 6.3 (± 2.0) cm a 8.3 (± 2.7) cm. El aumento en las dimensiones de los rodolitos con la profundidad para los tres parámetros medidos fue significativo ($P < 0.05$) (tabla 1). La frecuencia de tallas del diámetro medio de la mayoría de los rodolitos de la zona 1 (69%) fue de 3.1 a 6 cm (fig. 2). La mayoría de los rodolitos de la zona 2 (93%) tuvieron un diámetro medio de 3.1 a 9 cm, mientras que los de la zona 3 (74%) lo tuvieron de 6.1 a 12 cm (fig. 2). El diámetro medio de los rodolitos presentó una correlación positiva con la profundidad ($r = 0.61$, $n = 353$, $P < 0.05$).

Nuestros datos muestran que la mayoría de los rodolitos presentaron una forma esférica (fig. 3). En la zona 1, 88%

(table 1). The long, intermediate and short axes varied from 2.0 to 25.5 cm, from 2.0 to 18.5 cm, and from 1.5 to 10.5 cm, respectively. The mean of the three axis measurements ranged from 4.5 (± 1.4) cm to 6.3 (± 2.0) cm to 8.3 (± 2.7) cm. The increase in rhodolith dimensions with depth for all three parameters measured (long, intermediate and short) was significant ($P < 0.05$) (table 1). The size frequency (fig. 2) of mean diameter of most of the rhodoliths from zone 1 (69%) was 3.1–6 cm. Rhodoliths from zone 2 were largely 3.1–9 cm (93%), while those from zone 3 (74%) were 6.1–12 cm (fig. 2). Rhodolith mean diameter was positively correlated with depth ($r = 0.61$, $n = 353$, $P < 0.05$).

Our data show that most of the rhodoliths were spherical (fig. 3). In zone 1, 88% were spherical, 4% were discoid and 8% were ellipsoid. In zone 2, 83% were spherical, 7% were discoid and 10% were ellipsoid. In zone 3, 77% were spherical, 13% were discoid and 10% were ellipsoid. Qualitative observations showed the spherical shape to be the typical form throughout the depth gradient studied. The data do, however, suggest a decrease in sphericity with depth.

The volume of 148 rhodoliths from zones 1 and 2 varied from 10 to 150 cm³, and rhodolith volume and diameter were positively correlated ($r = 0.72$, $P < 0.05$) (fig. 4).

Identificación

Five dominant genera formed rhodoliths in the study area: *Hydrolithon*, *Lithophyllum* and *Neogoniolithon* (Coralliaceae); *Sporolithon* (Sporolithaceae); and *Lithothamnion* (Hapalidiaceae).

Discussion

This study provides the first quantitative measures of rhodolith dimensions and abundance along a depth gradient on the Brazilian continental shelf. Our results show an increase in

Tabla 2. Lista de los taxones encontrados en la zona 1 (4–18 m de profundidad) en el verano y el invierno: + = presente; – = ausente.
Table 2. List of the taxa found in zone 1 (4–18 m depth) in summer and winter: + = present; – = absent.

Group/taxa	Season		Group/taxa	Season	
	Summer	Winter		Summer	Winter
Rhodophyta			Rhodophyta (Cont.)		
<i>Acrochaetium antillarum</i>	+	–	<i>Gracilaria mammilaris</i>	+	+
<i>Acrochaetium microscopicum</i>	+	–	<i>Gracilaria</i> sp.	+	–
<i>Agardhiella floridana</i>	+	–	<i>Haliptilon cubense</i>	+	–
<i>Agardhiella ramosissima</i>	+	–	<i>Haliptilon subulatum</i>	+	+
<i>Aglaothamnion</i> sp.	+	–	<i>Halymenia brasiliiana</i>	+	–
<i>Amansia</i> sp. 1	+	+	<i>Halymenia floresia</i>	+	–
<i>Amansia</i> sp. 2	+	–	<i>Halymenia floridana</i>	+	+
<i>Amphiroa beauvoisii</i>	+	+	<i>Herposiphonia</i> sp.	+	–
<i>Amphiroa rigida</i>	+	+	<i>Heterosiphonia gibesii</i>	+	–
<i>Antithamnion antillanum</i>	+	–	<i>Heterosiphonia crispella</i>	+	+
<i>Asparagopsis taxiformis</i>	+	–	<i>Hypnea musciformis</i>	–	+
<i>Botryocladia pyriformis</i>	+	+	<i>Hypnea</i> sp.	–	+
<i>Wrightiella tumanowiczii</i>	–	+	<i>Hypnea spinella</i>	+	+
<i>Ceramium brasiliense</i>	+	–	<i>Hypoglossum tenuifolium</i>	+	–
<i>Ceramium</i> cf. <i>comptum</i>	+	–	<i>Jania ungulata</i>	+	–
<i>Ceramium flaccidum</i>	+	–	<i>Jania adhaerens</i>	+	+
<i>Ceramium</i> sp.	+	–	<i>Laurencia</i> sp.	+	–
<i>Champia parvula</i>	+	–	<i>Lomentaria rawitscheri</i>	+	–
<i>Chondria plathyramea</i>	–	+	<i>Tsengia</i> sp.	+	–
<i>Chondria</i> sp.	+	+	<i>Neosiphonia sphaerocarpa</i>	+	–
<i>Chondrophycus furcatus</i>	+	+	<i>Ochtodes secundiramea</i>	+	+
<i>Chondrophycus translucidus</i>	+	–	<i>Osmundaria obtusiloba</i>	+	+
<i>Chrysomenia enteromorpha</i>	+	–	<i>Osmundea lata</i>	+	–
<i>Chrysomenia</i> sp.	+	–	<i>Periphykon delesserioides</i>	+	+
<i>Craspedocarpus jolyi</i>	+	+	<i>Peyssonnelia inamoena</i>	+	+
<i>Crouania attenuata</i>	+	–	<i>Peyssonnelia simulans</i>	+	–
<i>Cryptonemia seminervis</i>	+	+	<i>Peyssonnelia</i> sp.	+	+
<i>Cryptonemia</i> sp.	+	–	<i>Plenosporium caribaeum</i>	+	–
<i>Dichotomaria marginata</i>	+	+	<i>Plocamium brasiliense</i>	+	+
<i>Dichotomaria obtusata</i>	+	+	<i>Polysiphonia</i> sp.	+	–
<i>Dictyurus occidentalis</i>	–	+	<i>Protokuetzlingia schottii</i>	+	–
<i>Dipterosiphonia reversa</i>	–	+	<i>Pteroclatiella capillaceae</i>	–	+
<i>Dorhniella antillarum</i>	+	–	<i>Rhodymenia divaricata</i>	+	–
<i>Erythrotrichia carnea</i>	+	–	<i>Sahlingia subintegra</i>	–	+
<i>Falkenbergia hillebrandii</i>	+	–	<i>Scinaia</i> cf. <i>aborealis</i>	+	–
<i>Gelidiopsis</i> sp.	+	–	<i>Sebdenia flabellata</i>	+	–
<i>Gelidiopsis variabilis</i>	–	+	<i>Solieria filiformis</i>	+	+
<i>Gelidium</i> cf. <i>pusillum</i>	+	–	<i>Spyridia clavata</i>	+	+
<i>Gelidium</i> sp.	+	+	<i>Spyridia filamentosa</i>	+	–
<i>Gracilaria cervicornis</i>	+	+	<i>Stylonema alsidii</i>	+	–
<i>Gracilaria cuneata</i>	+	+	<i>Tricleocarpa cylindrica</i>	–	+
<i>Gracilaria curtissiae</i>	+	+	<i>Tricleocarpa fragilis</i>	+	+
<i>Gracilaria domingensis</i>	+	+	Subtotal	75	40

(Continued)

Group/taxa	Season		Group/taxa	Season	
	Summer	Winter		Summer	Winter
Phaeophyta			Chlorophyta		
<i>Colpomenia sinuosa</i>	+	+	<i>Anadyomene stellata</i>	-	+
<i>Dictyopteris delicatula</i>	+	+	<i>Boodleopsis pusilla</i>	+	-
<i>Dictyopteris jolyana</i>	+	+	<i>Caulerpa cupressoides</i>	+	-
<i>Dictyopteris justii</i>	+	-	<i>Caulerpa mexicana</i>	+	+
<i>Dictyopteris plagiogramma</i>	+	+	<i>Caulerpa pusilla</i>	+	-
<i>Dictyota bartayresiana</i>	+	+	<i>Caulerpa verticilata</i>	+	-
<i>Dictyota ciliolata</i>	+	-	<i>Caulerpa webbiana</i>	+	-
<i>Dictyota mertensii</i>	+	-	<i>Chamaedoris peniculum</i>	+	+
<i>Dictyota</i> sp.	+	+	<i>Codium isthmocladum</i>	+	-
<i>Feldmania irregularis</i>	+	-	<i>Codium</i> sp.	-	+
<i>Lobophora variegata</i>	+	+	<i>Halimeda cuneata</i>	-	+
<i>Padina gymnospora</i>	+	+	<i>Halimeda discoidea</i>	+	+
<i>Sargassum filipendula</i>	+	+	<i>Halimeda gracilis</i>	+	+
<i>Sargassum furcatum</i>	+	-	<i>Halimeda opuntia</i>	+	+
<i>Sargassum cf. hystrix</i>	-	+	<i>Rhipilia tomentosa</i>	-	+
<i>Sargassum hystrix</i>	+	+	<i>Udotea cyathiformis</i>	+	+
<i>Sargassum platycarpum</i>	+	-	<i>Udotea flabellum</i>	-	+
<i>Sargassum vulgare</i>	+	+	Subtotal	12	11
<i>Spatoglossum schroederi</i>	+	-			
<i>Sphacelaria rigidula</i>	+	-			
<i>Sphacelaria</i> sp.	+	-	TOTAL (125)	109	65
<i>Stypopodium zonale</i>	+	+			
<i>Zonaria tournefortii</i>	+	+			
Subtotal	22	14			

resultaron ser esféricas, 4% discoidales y 8% elipsoidales. En la zona 2, 83% fueron esféricas, 7% discoidales y 10% elipsoidales. En la zona 3, 77% fueron esféricas, 13% discoidales y 10% elipsoidales. Las observaciones cualitativas mostraron que la forma esférica fue la típica a lo largo de los rangos de profundidad estudiados; sin embargo, los datos indican una reducción de la esfericidad con la profundidad.

El volumen de 148 rodolitos de las zonas 1 y 2 osciló entre 10 y 150 cm³, y se encontró una correlación positiva entre el volumen y el diámetro ($r = 0.72$, $P < 0.05$) (fig. 4).

Identificación

Se identificaron cinco géneros formadores de rodolitos dominando el área de estudio: *Hydrolithon*, *Lithophyllum* y *Neogoniolithon* (Corallinaceae); *Sporolithon* (Sporolithaceae); y *Lithothamnion* (Hapalidiaceae).

Discusión

Este estudio proporciona las primeras mediciones cuantitativas de las dimensiones y abundancia de rodolitos en diferentes rangos de profundidad sobre la plataforma

rhodolith dimensions with depth. Although there are differences in gradient depth scales, the observed pattern of dimension distribution contrasts with that reported for other rhodolith beds. Littler *et al.* (1991) found that rhodolith diameters from San Salvador Seamount (Bahamas) varied from an average of 9 cm at 67–91 m depth, to 5 cm at depths below 200 m. Steller and Foster (1995) found that branch density and size of rhodoliths from Baja California (Mexico) also generally decreased with increasing depth from 3 to 12 m. Water motion and sedimentation have been highlighted as factors that determine rhodolith morphology and depth distribution (Steller and Foster 1995, Foster *et al.* 1997, Foster 2001). Steller and Foster (1995) also pointed out that light decreases with depth, while sedimentation increases. Our experience at the study site since 2003 indicates that the first 30 km offshore are characterized by a high suspended particle concentration in the water column down to 30 m. This is largely due to run-off of organic matter from the mainland that causes visibility in a range of 1 to 8 m, depending on wind direction and intensity. In contrast, the region between 30 and 60 km offshore is characterized by a low concentration of suspended particles from 35 to 120 m depth, with visibility ranging from 30 to 35 m. These clear offshore continental shelf waters provide more suitable light and

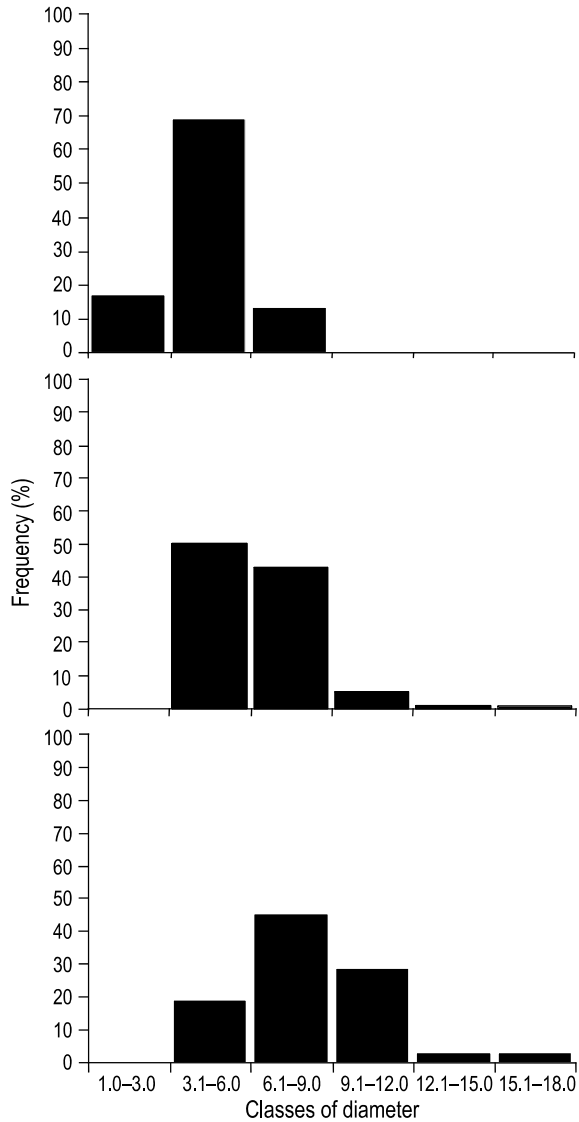


Figura 2. Frecuencia de distribución de las clases de diámetro de rodolitos (cm) por rango de profundidad: (a) zona 1, (b) zona 2, y (c) zona 3.
Figure 2. Frequency of distribution of rhodolith diameter classes (cm) by depth zone: (a) zone 1, (b) zone 2, and (c) zone 3.

continental de Brasil. Nuestros resultados muestran un incremento en las dimensiones de los rodolitos con la profundidad. Aunque existen diferencias en los rangos de profundidad, el patrón de dimensiones observado contrasta con lo encontrado para otros mantos de rodolitos. Littler *et al.* (1991) encontraron que los diámetros de los rodolitos de la montaña submarina San Salvador (Bahamas) oscilaron entre un promedio de 9 cm a 67–91 m de profundidad y 5 cm a profundidades menores que 200 m. Steller y Foster (1995) encontraron que la densidad de ramas y el tamaño de rodolitos en Baja California (México) generalmente también decrecieron a mayor profundidad, entre 3 y 12 m. Se ha encontrado que el flujo de agua y la sedimentación son factores que determinan la morfología y la distribución vertical de los rodolitos (Steller y Foster 1995,

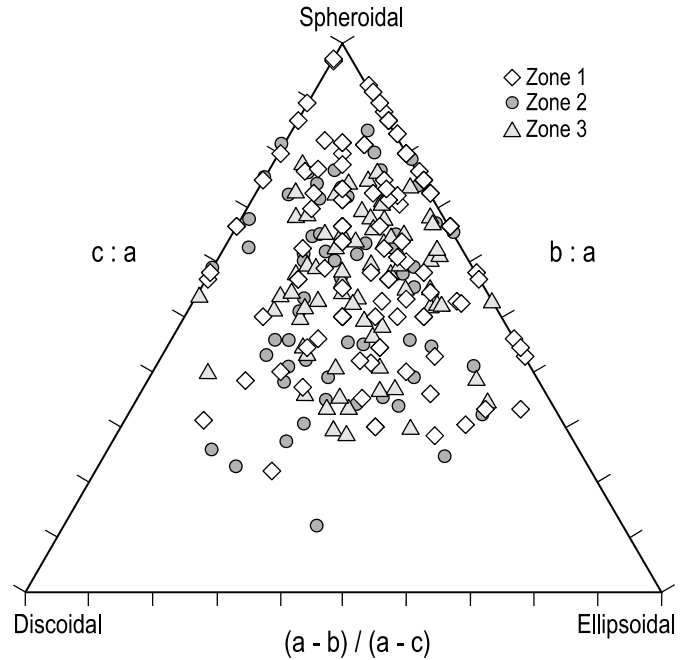


Figura 3. Diagrama de la esfericidad de los rodolitos de las zonas de muestreo 1, 2 y 3; cada punto es la esfericidad de un rodolito.
Figure 3. Sphericity diagram of rhodoliths from sampling zones 1, 2 and 3; each point is the sphericity of one rhodolith.

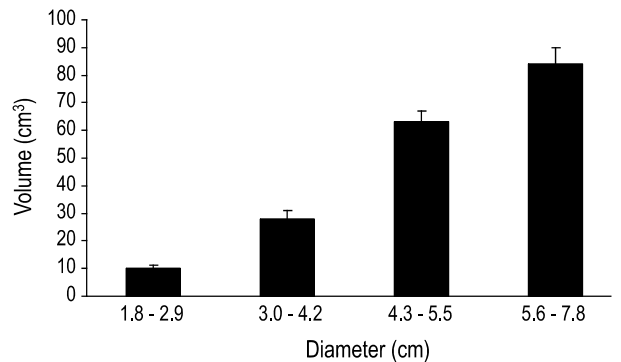


Figura 4. Volumen de los rodolitos en cuatro clases de diámetro de las zonas 1 y 2, que varían de 1.8 a 7.8 cm.
Figure 4. Volume of rhodoliths in four diameter classes from zones 1 and 2, ranging from 1.8 to 7.8 cm.

sedimentation conditions for rhodolith growth in deep versus shallow waters, resulting in higher rhodolith dimensions in the deeper zone. The ability to survive while growing slowly in dim light may favor species such as nongeniculate coralline algae, which may have a lower respiration rate and/or greater resistance to grazing and perhaps overgrowth in deep water (>30 m) communities (Spalding *et al.* 2003). It is important to indicate that due to the low density of kelp canopy, the estimation of rhodolith density in the deepest zone by video transect was not affected.

Rhodolith sphericity has commonly been used as an indicator of frequency of movement (Sneed and Folk 1958, Bosellini and Ginsburg 1971, Bosence 1976, Prager and

Foster *et al.* 1997, Foster 2001). Steller y Foster (1995) también mencionan que la luz disminuye con la profundidad, mientras que la sedimentación aumenta. Nuestra experiencia en el área de estudio desde 2003 indica que los primeros 30 km mar adentro se caracterizan por una concentración alta de partículas suspendidas en la columna de agua hasta los 30 m de profundidad. Esto se debe principalmente a los desechos de materia orgánica del continente que producen una visibilidad de 1 a 8 m, según la intensidad y dirección del viento. En contraste, la zona a una distancia de 30 a 60 km de la costa se caracteriza por una concentración baja de partículas suspendidas a una profundidad de 35 a 120 m, con una visibilidad de 30 a 35 m. Estas aguas claras sobre la plataforma continental proporcionan mejores condiciones de sedimentación y luz para el crecimiento de los rodolitos en aguas profundas que en aguas someras, por lo que las dimensiones de los rodolitos son mayores en la zona más profunda. La capacidad de sobrevivir mientras crecen lentamente con luz débil puede ser favorable para especies como las algas coralinas no geniculadas, las cuales pueden presentar una tasa de respiración menor y/o una mayor resistencia al pastoreo y posiblemente al crecimiento excesivo en aguas profundas (>30 m) que las comunidades de macroalgas (Spalding *et al.* 2003). Es importante mencionar que, debido a la baja densidad de la cubierta de algas marinas, la estimación de la densidad de rodolitos mediante transectos de video no se vio afectada en la zona más profunda.

La esfericidad de rodolitos ha sido utilizada frecuentemente como un indicador de movimiento (Sneed y Folk 1958, Bosellini y Ginsburg 1971, Bosence 1976, Prager y Ginsburg 1989). Algunos estudios han sugerido que la forma de los rodolitos cambia de esférica a discoidal en la medida que se reduce el movimiento del agua y, con ello, la frecuencia de rotación (Bosellini y Ginsburg 1971; Bosence, 1976, 1991; Prager y Ginsburg 1989). Esto generalmente sucede conforme aumenta la profundidad. Aunque se observó una tendencia a la reducción (de 88% a 77%) en la proporción de rodolitos esféricos entre la zona 1 y la 3, nuestros resultados muestran que la mayoría de los rodolitos de 4 a 55 m de profundidad fueron esferoidales, lo cual indica que la forma no se vio muy afectada por la mayor estabilidad del movimiento de agua y la sedimentación a mayores profundidades. Esto sustenta la hipótesis de Steller y Foster (1995) y Foster (2001) en el sentido de que la morfología de los rodolitos puede no estar solamente en función del movimiento del agua, sino que la rotación de los rodolitos puede estar controlada por otros procesos además de las corrientes (e.g., perturbación por el pastoreo de peces e invertebrados benthicos; Glynn 1974, Marrack 1999), y que algunas algas pueden colonizar todas las superficies de un rodolito sin que éste esté rotando (e.g., Scoffin *et al.* 1985).

La densidad de rodolitos varió de 32 (± 12 [zona profunda]) a 125 (± 86 [zona somera]) rodolitos m^{-2} , muy por debajo de lo observado en otros mantos típicos de rodolitos. En Baja California, por ejemplo, se pueden observar densidades de $\sim 11,000$ rodolitos m^{-2} (Steller *et al.* 2003), y en La Parguera, Puerto Rico, donde se encuentra un manto monotípico de

Ginsburg 1989). Some studies have suggested that rhodolith shape changes from spherical to discoidal in association with a reduction in water motion and, thus, the turning frequency decreases (Bosellini and Ginsburg 1971; Bosence, 1976, 1991; Prager and Ginsburg 1989). This generally occurs with increasing depth. Although a decreasing trend from 88% to 77% of spheroid rhodoliths was found between zone 1 and zone 3, our results show that most of the rhodoliths from 4 to 55 m depth were spheroidal. This indicates that rhodolith shape was not greatly affected by the more stable conditions of water motion and sedimentation at deeper depths. This reinforces the assumption of Steller and Foster (1995) and Foster (2001) that rhodolith morphology may not simply be a function of water motion, but that rhodolith rotation may be controlled by processes other than currents (e.g., disturbance by grazing fish and benthic invertebrates; Glynn 1974, Marrack 1999), and that some algae can colonize all surfaces of a rhodolith without it being turning (e.g., Scoffin *et al.* 1985).

Rhodolith density ranged from 32 (± 12 [deep zone]) to 125 (± 86 [shallow zone]) rhodoliths m^{-2} , far lower than that observed for other typical rhodolith beds. Densities in Baja California, for example, can reach $\sim 11,000$ rhodoliths m^{-2} (Steller *et al.* 2003), and in La Parguera, Puerto Rico, where a monotypical bed of *Cruoriella* occurs, densities can reach 524 rhodoliths m^{-2} (Ballantine *et al.* 2000). Density can be important to bed stability; i.e., high density beds may be more resistant to wave disturbance and consequently may provide a more stable environment (Marrack 1999, Hinojosa-Arango and Riosmena-Rodríguez 2004). In the deeper depth zone environment (50–55 m) of our study area, where wave disturbance is reduced, far fewer rhodoliths per square meter were observed than in the shallow depth zone.

The relationship between dimension and volume determined for rhodoliths in Baja California by Steller *et al.* (2003) has shown that the volume occupied by rhodoliths of 2.1 to 4.8 cm diameter ranged from 2.1 to 34.9 cm^3 . Rhodoliths of a similar diameter from our study area have a higher volume, ranging from 10 to 100 cm^3 . This comparatively higher volume indicates that the rhodoliths from the south of Espíritu Santo State are more compact with less internal spaces, possessing short, densely packed branches.

The comparison of the epibenthic macroalgal biomass and composition of rhodolith beds from zone 1 (4–18 m depth) surveyed in two seasons, showed that samples from the summer period possessed up to twice as much biomass and species than those from the winter period. These results can be explained by the high instability caused over the beds by the frequency of typical storm disturbance conditions along the southeastern Brazilian coast, which is higher in winter than in summer (Soares-Gomes and Pires-Vanin 2003). The high species richness or diversity observed in this study is most likely related to the reduced frequency of storm conditions in summer in some areas of the Brazilian continental shelf (Soares-Gomes and Pires-Vanin 2003, Amado-Filho *et al.* 2006).

Cruoriella, las densidades pueden alcanzar hasta 524 rodolitos m^{-2} (Ballantine *et al.* 2000). La densidad puede ser importante para la estabilidad del manto, de tal forma que los mantos de alta densidad pueden ser más resistentes al oleaje y consecuentemente pueden proporcionar un ambiente más estable (Marrack 1999, Hinojosa-Arango y Riosmena-Rodríguez 2004). En la zona más profunda (50–55 m) de nuestra área de estudio, donde hay poca perturbación debido al oleaje, la cantidad de rodolitos por metro cuadrado fue mucho menor que en la zona somera.

La relación entre la dimensión y el volumen de los rodolitos en Baja California, determinada por Steller *et al.* (2003), mostró que el volumen ocupado por rodolitos de 2.1 a 4.8 cm de diámetro varió de 2.1 a 34.9 cm^3 . Los rodolitos de nuestra área de estudio tienen un mayor volumen, oscilando entre 10 y 100 cm^3 . Este volumen comparativamente mayor indica que los rodolitos del sur del estado de Espírito Santo son más compactos, con menos espacios internos, y que tienen ramas cortas y densamente compactadas.

La comparación de la biomasa macroalgal epibéntica y la composición de los mantos de rodolitos de la zona 1 (4–18 m de profundidad) muestreada en dos estaciones del año, indicó que las muestras del periodo estival presentaron hasta dos veces más densidad y especies que las del periodo invernal. Estos resultados pueden explicarse por la gran inestabilidad causada sobre los mantos por la frecuencia de las tormentas típicas a lo largo de la costa sudoriental de Brasil, la cual es mayor en invierno que en verano (Soares-Gomes y Pires-Vanin 2003). La gran riqueza de especies o diversidad observada en este estudio probablemente esté relacionada con la menor frecuencia de condiciones de tormenta durante el verano en algunas zonas de la plataforma continental brasileña (Soares-Gomes y Pires-Vanin 2003, Amado-Filho *et al.* 2006).

A pesar de que las algas marinas bénticas son consideradas uno de los grupos de organismos marinos mejor estudiados de Brasil (Oliveira 2002), las algas rojas coralinas incrustantes aún siguen siendo poco conocidas. La identificación de por lo menos cinco géneros de algas coralinas constituye una evidencia de la complejidad de este grupo en el área de estudio y, en vista de que la mayoría de los rodolitos son heterogéneos en sus taxones coralinos, es muy difícil determinar los géneros principales que los compone. Actualmente es imposible especular sobre los géneros principales, pero podemos afirmar que el grupo más común que forma rodolitos en el área pertenece a la familia Corallinaceae; esto es, los géneros que presentan conceptáculos tetrasporangiales uniporados.

En resumen, la estructura de los mantos de rodolitos estudiados se relacionó con el rango de profundidad. Las dimensiones típicamente incrementaron con la profundidad mientras que las densidades decrecieron. La perturbación causada por las tormentas invernales típicas resultó en una reducción estacional de las comunidades epibénticas sobre los mantos de rodolitos en la zona somera. Las variaciones de luz y temperatura pueden ser los factores más importantes en los cambios observados en los rodolitos de las zonas más

Although benthic marine algae have been considered one of the most well-known groups of marine organisms from Brazil (Oliveira 2002), the encrusting coralline red algae remain a poorly-known group. The identification of at least five coralline algal genera is evidence of the complexity of the group in the study area and since most rhodoliths are heterogeneous in their coralline taxa it is very difficult to determine the main genera that compose it. At this moment it is impossible to speculate about the main genera, but we can affirm that the most common group forming the rhodoliths in the area belong to the family Corallinaceae; i.e., genera that present uniporate tetrasporangial conceptacles.

In summary, the structure of the rhodolith beds studied was related to the depth gradient. Rhodolith dimensions typically increased with depth while their densities decreased. The instability caused by typical winter storms resulted in a seasonal reduction of the epibenthic communities over rhodolith beds in the shallow zone. Changes in light and temperature may be the most important factors in the changes observed in rhodoliths from the deepest zones. The five genera of encrusting coralline red algae (*Hydrolithon*, *Lithophyllum*, *Lithothamnion*, *Neogoniolithom* and *Sporolithon*) identified as comprising the dominant rhodolith flora of the southern region of Espírito Santo State provide botanical information about important Brazilian rhodolith habitats. Further studies on the taxonomic composition and ecology of Brazilian rhodoliths are needed.

Acknowledgements

This research was supported by grants from CNPq (Brazilian Science Council) to GM Amado-Filho and SMPB Guimarães. We are grateful to the editor and reviewers (especially M Foster) for their comments that significantly improved the quality of this work.

profundas. Los cinco géneros de algas coralinas rojas incrustantes (*Hydrolithon*, *Lithophyllum*, *Lithothamnion*, *Neogoniolithom* y *Sporolithon*) identificados en la composición de los rodolitos de la parte sur del estado de Espírito Santo proporcionan información botánica sobre los importantes hábitats de rodolitos brasileños. Se requieren estudios adicionales sobre la composición taxonómica y la ecología de los rodolitos brasileños.

Agradecimientos

Este trabajo fue apoyado por becas del CNPq (Consejo de Ciencia de Brasil) a GM Amado-Filho y SMPB Guimarães. Se agradecen los comentarios del editor y los revisores (en particular de M Foster) que mejoraron significativamente la calidad de este trabajo.

Traducido al español por Christine Harris.

Referencias

- Amado-Filho GM, Horta PA, Brasileiro PS, Barros-Barreto MB, Fujii MT. 2006. Subtidal benthic marine algae of the Marine State Park of Laje de Santos (São Paulo, Brazil). *Braz. J. Oceanogr.* 54(4): 123–132.
- Ballantine DL, Bowden-Kerby A, Aponte NE. 2000. *Cruoriella* rhodoliths from shallow-water back reef environments in La Parguera, Puerto Rico (Caribbean Sea). *Coral Reefs* 19: 75–81.
- Bosellini A, Ginsburg RN. 1971. Form and internal structure of recent algal nodules (Rhodolites) from Bermuda. *J. Geol.* 79: 669–682.
- Bosence DWJ. 1976. Ecological studies on two unattached coralline algae from western Ireland. *Paleontology* 19(2): 365–395.
- Bosence DWJ. 1991. Coralline algae: Mineralization, taxonomy, and palaeoecology. In: Riding R (ed.), *Calcareous Algae and Stromatolites*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 98–113.
- Bosence DWJ, Pedley HM. 1982. Sedimentology and palaeoecology of Miocene coralline algal biostrome from the Maltese Islands. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 38: 9–43.
- Chamberlain YM. 1990. The genus *Leptophytum* (Rhodophyta, Corallinaceae) in the British Isles with descriptions of *Leptophytum bornetii*, *L. elatum* sp. nov. and *L. laeve*. *Br. Phycol. J.* 25: 179–199.
- Foster MS. 2001. Rhodoliths: Between rocks and soft places. *J. Phycol.* 37: 659–667.
- Foster M, Riosmena-Rodríguez R, Steller D, Woelkerling WMJ. 1997. Living rhodolith beds in the Gulf of California and their significance for paleoenvironmental interpretation. In: Johnson M, Ledesma-Vázquez J (eds.), *Pliocene Carbonates and Related Facies Flanking the Gulf of California, Baja California, Mexico*. Geological Society of America Special Paper, Boulder, pp. 127–139.
- Foster MS, McConnico LM, Lundsten L, Wadsworth T, Kimball T, Brooks LB, Medina-López M, Riosmena-Rodríguez R, Hernández-Carmona G, Vázquez-Elizondo RM, Johnson S, Steller DL. 2007. Diversity and natural history of a *Lithothamnion muelleri-Sargassum horridum* community in the Gulf of California. *Cienc. Mar.* 33(4): 367–384.
- Gherardi DFM. 2004. Community structure and carbonate production of a temperate rhodolith bank from Arvoredo Island, Southern Brazil. *Braz. J. Oceanogr.* São Paulo 52(3/4): 207–224.
- Glynn PW. 1974. Rolling stones among the Scleractinia: Mobile coralloliths in the Gulf of Panama. *Proc. 2nd International Coral Reef Symp., Brisbane* (2), pp. 183–198.
- Graham DJ, Midgley NG. 2000. Graphical representation of particle shape using triangular diagrams: An Excel spreadsheet method. *Earth Surf. Process. Landforms* 25(13): 1473–1477.
- Guimarães SMPB. 2006. A revised checklist of benthic marine Rhodophyta from the state of Espírito Santo, Brazil. *Bol. Inst. Bot.* 17: 145–196.
- Hinojosa-Arango G, Riosmena-Rodríguez R. 2004. Influence of rhodolith-forming species and growth-form on associated fauna of rhodolith beds in the central-west Gulf of California, Mexico. *Mar. Ecol.* 25(2): 109–127.
- Horta PA, Amancio E, Coimbra CS, Oliveira EC. 2001. Considerações sobre a distribuição e origem da flora de macroalgas marinhas brasileiras. *Hoehnea* 28(3): 243–265.
- Lavrado HP. 2006. Caracterização do ambiente e da comunidade bentônica. Capítulo 1. In: Lavrado HP, Ignácio BL (eds.), *Biodiversidade bentônica da região central da Zona Econômica Exclusiva Brasileira*. Série Livros do Museu Nacional, Museu Nacional(18), Rio de Janeiro, pp. 19–66.
- Littler MM, Littler DS, Hanisak MD. 1991. Deep-water rhodolith distribution, productivity, and growth history at sites of formation and subsequent degradation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 150: 163–182.
- Marrack EC. 1999. The relationship between water motion and living rhodolith beds in the southwestern Gulf of California, Mexico. *Palaios* 14: 159–171.
- Oliveira EC. 2002. Macroalgas marinhas da costa brasileira: Estado do conhecimento, usos e conservação biológica. In: Araújo EL *et al.* (eds.), *Biodiversidade, Conservação e Uso Sustentável da Flora do Brasil*. Sociedade Botânica do Brasil & UFRPE, Recife, pp. 122–127.
- Perry CT. 2005. Morphology and occurrence of rhodoliths in siliciclastic, intertidal environments from a high latitude reef setting, southern Mozambique. *Mar. Geol.* 214: 143–161.
- Prager EJ, Ginsburg RN. 1989. Carbonate nodule growth on Florida's outer shelf and its implications for fossil interpretations. *Palaios* 4: 310–317.
- Scoffin TP, Stoddart DR, Tudhope AW, Woodroffe C. 1985. Rhodoliths and coralloliths of Muri Lagoon, Rarotonga, Cook Islands. *Coral Reefs* 4: 71–80.
- Sneed ED, Folk RL. 1958. Pebbles in the lower Colorado River, Texas, a study in particle morphogenesis. *J. Geol.* 66(2): 114–150.
- Soares-Gomes A, Pires-Vanin AM. 2003. Padrões de abundância, riqueza e diversidade de moluscos bivalves na plataforma continental ao largo de Ubatuba, São Paulo, Brasil: Uma comparação metodológica. *Rev. Bras. Zool.* 20: 717–725.
- Spalding H, Foster MS, Heine JN. 2003. Composition, distribution and abundance of deep-water (> 30 meters) macroalgae in central California. *J. Phycol.* 39: 273–284.
- Steller DL, Foster MS. 1995. Environmental factors influencing distribution and morphology of rhodoliths in Bahía Concepcion, BCS, Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 194: 201–212.
- Steller DL, Riosmena-Rodríguez R, Foster MS, Roberts C. 2003. Rhodolith bed diversity in the Gulf of California: The importance of rhodolith structure and consequences of anthropogenic disturbances. *Aquat. Conserv. Mar. Freshwat. Ecosyst.* 13: S5–S20.
- Womersley HBS. 1996. *The Marine Benthic Flora of Southern Australia*. Part IIIB. Australian Biological Resources Study, Canberra, 392 pp.
- Wynne MJ. 2005. A checklist of benthic marine algae of tropical and subtropical western Atlantic. 2nd revision. *Nova Hedwigia* 129: 1–151.
- Yoneshigue-Valentin Y, Mitchell GJP, Gurgel CFD. 1995. Quelques observations préliminaires sur les macroalgues de la plateforme continentale du sud-est brésilien. *Acta Bot. Gallica* 142: 161–165.

Recibido en noviembre de 2006;
aceptado en julio de 2007.