


*Victor Andrei Rodrigues Carneiro*



Estudos moleculares e morfológicos do gênero *Ulva* L.  
(Ulvales, Chlorophyta) no sudeste do Brasil

Molecular and morphological studies of the genus *Ulva* L.  
(Ulvales, Chlorophyta) in southeast Brazil

São Paulo, SP  
2021

EXEMPLAR CORRIGIDO

*Victor Andrei Rodrigues Carneiro*

Estudos moleculares e morfológicos do gênero *Ulva* L.  
(Ulvaes, Chlorophyta) no sudeste do Brasil

Molecular and morphological studies of the genus *Ulva* L.  
(Ulvaes, Chlorophyta) in southeast Brazil

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica, do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos necessários à obtenção do Título de Mestre em Botânica.

Orientadora: Prof<sup>a</sup> Dra. Valéria Cassano.

São Paulo, SP  
2021

Carneiro, Victor Andrei Rodrigues

Estudos morfológicos e moleculares do gênero *Ulva* L.  
(Ulvaceae, Chlorophyta) no sudeste do Brasil / Victor Andrei  
Rodrigues Carneiro; orientadora Valéria Cassano  
-- São Paulo, 2021  
p. 195

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de Biociências da Universidade de São  
Paulo. Programa de Pós-Graduação em Botânica.

1. Ulvaceae, 2. DNA barcode, 3. Filogenia, 4. *rbcl*, 5. *tufA*. I. Cassano,  
Valéria, orient. II. Título

Comissão Julgadora:

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).



---

Profa. Dra. Valéria Cassano  
Orientadora

*“Se acaso anoitecer  
Do seu perder o azul  
Entre o mar e o entardecer  
Alga marinha, vá na maresia  
Buscar ali um cheiro de azul”  
(Djavan – Azul)*

*“Trabalhando o sal  
É amor, o suor que me sai  
Vou viver cantando  
O dia tão quente que faz  
Homem ver criança  
Buscando conchinhas no mar  
Trabalho o dia inteiro  
Pra vida de gente levar”  
(Milton Nascimento – Canção do Sal)*

*Vá daqui lobo ardiloso, carniceiro  
Lebre manca, dom desterro  
Livra o mundo  
Rasga o pano  
(Daíra feat. Andréa Bak – Mesmo Antes de  
Morrer)*

*“Vem do luar no céu  
Vem do luar  
No mar coberto de flor, meu bem  
De Iemanjá  
De Iemanjá a cantar o amor  
E a se mirar  
Na lua triste no céu, meu bem  
Triste no mar”  
(Baden Powell, Vinícius de Moraes e Quarteto em  
Cy – Canto de Iemanjá)*

*“É no rumo do puxar  
E é na corrente de voltar  
O que é teu é no além-mar  
Não é preciso nem remar  
Já vai chegar” (Silva – Maré)*

*“Apesar de você  
Amanhã há de ser outro dia”  
(Chico Buarque – Apesar de Você)*

*“Olho pra estrada  
Solto a sua mão  
Agradeço a caminhada  
Mas eu vou em outra direção”  
(Luiza Lian – Azul Moderno)*

*“Quando brotarem as flores  
Quando crescerem as matas  
Quando colherem os frutos  
Digam o gosto pra mim”  
(Elis Regina – Aos Nossos Filhos. Música de Ivan  
Lins e Victor Martins)*

## **Agradecimentos**

Por terem nascido sob o Sol em Leão, leoninos aparentemente revelam uma necessidade quase intrínseca de falar de si mesmos. Talvez nem tenha relação alguma com astrologia, mas, certamente, minha personalidade é bastante condizente com esse aspecto, um tanto egocêntrico, de centrar-se na própria figura, nas próprias experiências. Eu sou um deles, admito. Para tanto, uso como justificativa para tamanha falação a oportunidade única de vivenciar a pós-graduação num momento tão conturbado. Decerto, é uma circunstância “infelizmente” especial. Antes de agradecer devidamente a cada pessoa que esteve e está presente na construção dessa saga, preciso externalizar todos esses pensamentos sobre ela, sobre o que vivi nesse período e sobre tantas outras coisas igualmente relevantes.

Iniciar a pós-graduação na Universidade de São Paulo fazia parte de um sonho que parecia muito distante. E era, por uma série de fatores, longe da realidade a qual eu me encontrava, mas não há necessidade de especificá-los. Também não sei ao certo qual onda me trouxe aqui; se foi obra do destino, se foi por sorte, persistência ou a positividade de acreditar que tudo daria certo ou o meu amor incondicional pela ciência. A ficha só caiu definitivamente quando cruzei aquele portão de embarque rumo à aventura que me enfrentava logo à frente. Naquele saudoso momento, um pensamento involuntário, em meio à tempestade de pensamentos dolorosos da despedida iminente, pairou e imediatamente fincou raízes na minha mente: “agora sou eu por mim mesmo”, pensei. E era. Foi a primeira vez que saí para viver longe de casa. A partir dali tudo seria novo: novas paisagens, novos amigos e novas experiências. A partir daquele momento, eu teria que lidar com isso “sozinho”. Teria que adquirir maturidade para lidar com os problemas, algo que não teria sido alcançado se houvesse decidido não enfrentar tal desafio. E que baita desafio, por assim dizer. Desnecessário talvez seria afirmar que foi difícil, pois foi, mesmo. Desde o princípio, eu estava ciente disso.

Nessa linha temporal entre a saída de Maceió à chegada em São Paulo aconteceram muitas coisas. Fiz amigos que assim serão, ao menos creio, mantidos dessa maneira por toda a minha vida. Também me ocorreu, assim como é descrito na música “Encontros e Despedidas”, de Milton Nascimento, acontecimentos comuns na vida de todo ser humano:

“Tem gente que chega pra ficar/Tem gente que vai pra nunca mais”. Faz parte. Conheci lugares fantásticos, paisagens do próprio paraíso. Experiências igualmente incríveis, tanto em laboratório quanto com essa nova vivência. No entanto, não poderia deixar de falar das coisas duras, àquelas que me afligiram durante esse tempo. Mal sabia eu que a dor da separação do lugar de onde vim, no momento de partir, seria uma pequena amostra do que se sucederia. Vieram as dores da solidão, de se sentir completamente perdido, de sentir como se tivesse abandonado minha família. Corações partidos. O medo de não sentir capaz de seguir a diante. Algumas tristes descobertas. Uma pandemia inesperada e a calamidade instaurada no nosso país, tanto por ela quanto pelo desmonte descarado da educação e a onda horrenda do movimento anti-ciência e ter ficado tão doente a ponto de ter medo de morrer tão jovem.

A consciência de que tive os privilégios e as condições necessárias que propiciaram minha chegada ao lugar que hoje ocupo pela oportunidade de acesso à educação é cada vez mais evidente, bem como todo o auxílio que me foi prestado por tantas pessoas fantásticas que cruzaram meu caminho ao longo da vida. Não foi fácil, mas vocês me abasteceram continuamente com boas energias, carinho e ajudas das mais variadas formas. Não seria eu mesmo se não agradecesse a todos vocês apropriadamente. Por gostar de escrever coisas bonitas a pessoas de alma bonita, deixo meus mais sinceros agradecimentos, sem a menor sutileza e em plena gratidão:

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa que me foi concedida (PROEX), muito obrigado.

Ao pai da ficologia brasileira Prof. Dr. Ailton Brandão Joly (*in memoriam*) e a alguns dos muitos de seus sucessores: Dr. Eurico Cabral de Oliveira, Yumiko Ugadin (*in memoriam*), Dra. Sônia Maria Barreto Pereira, Dra. Mutue Toyota Fujii, Dra. Amélia Iacona Kanagawa, Dr. Edison José de Paula (*in memoriam*), Dr. José Marcos de Castro Nunes, Dr. Carlos Wallace Moura, Dra. Élica Amara Cecília Guedes, Dr. Carlos Frederico Deluqui Gurgel, Dra. Maria de Fátima de Oliveira Carvalho, Aigara Miranda Alves e Dra. Priscila Barreto de Jesus. Pela grande contribuição ao conhecimento da diversidade de algas marinhas do nosso país e pela forte influência que seus trabalhos exerceram sobre esse jovem taxonomista desde a graduação, meu mais sincero e carinhoso obrigado.

À minha orientadora Profa. Dra. Valéria Cassano, pela empatia e atenção nos anos antes e durante a pós-graduação, bem como a amizade que vem sendo construída desde então e pela ótima recepção quando cheguei aqui. Até hoje me espanto com sua capacidade de se dispor, mesmo estando corriqueiramente bastante atarefada, a ajudar seus alunos e a qualquer pessoa que precise de você. É algo que eu particularmente considero de uma nobreza sem tamanho. Obrigado por ter aceitado o desafio de orientar um rapaz que você mal conhecia. Lembro que, em meados de 2015, quando eu identificava as *Laurencia* e *Palisada* coletadas em Alagoas me baseando na sua tese, pensei: “Essa mulher tem que me orientar”. Certamente essa uma das melhores decisões da minha vida foi ter te escolhido como orientadora, cujo papel, à sua maneira, deve servir de exemplo para todos os orientadores e a qualquer pessoa que deseje um dia estar na academia, pois você o cumpre brilhantemente. Obrigado por tudo.

Ao carioca mais gente fina que eu conheci nessa jornada, Nuno Tavares Martins (vulgo, por mim mesmo, Nuninho). Precisava escrever um parágrafo só para você, amigo. Foi-te dada a tarefa, pelas mãos da nossa orientadora, de que você me ajudaria a dar os primeiros passos na parte molecular do meu trabalho. Você o fez muito bem, me ajudando demais, com a paciência e dedicação dignas dos nossos melhores professores. Consequentemente, de forma quase natural, você se converteu em um dos meus melhores amigos. Sou eternamente grato a você por tudo, incluindo as coletas no Rio de Janeiro, as análises dos dados moleculares posteriores e as compras de passagens aéreas e afins que você efetuou no seu cartão para me ajudar (risos). Muito obrigado, amigo. Como se diz em Alagoas quando queremos falar que alguém é incrivelmente incrível, “tu é meu e o boi não lambe!”.

À paulistana mais querida e maravilhosa que encontrei nessa selva de pedra, Amanda Rodrigues Chiaramonte. Amandinha, eu também precisava escrever outro parágrafo para você, meu bem. Às vistas de tudo o que aconteceu com a gente ao longo desses mais de dois anos, dos aperreios da pós-graduação, das risadas em meio às piadas malfeitas, das confissões sobre o quanto um amor não correspondido dói na alma e tantas outras coisas que não cabem num parágrafo tão curto, sua amizade se concretizou em uma das minhas maiores dádivas. Com muito zelo, a guardarei como uma mulher rica guarda suas joias. Não tenho palavras para

descrever o sentimento de gratidão por tudo o que você por mim. Te amo demais. Com muito carinho, muito obrigado.

Aos demais queridíssimos amigos e amigas do Laboratório de algas marinhas Edison José de Paula (LAM) Rosângela Medeiros (Rô), Inara Regina (Inarinha), Michele Christine (Mi), Fabiana March (Fabi), André, Luska, Fábio, Mariana, Matheus, Bruno, Lara, Taíssa pelo companheirismo, pela amizade e por simplesmente serem seres humanos incríveis com quem tive a oportunidade de aprender e vivenciar tanta coisa boa. Foi um prazer imenso dividir o mesmo espaço com vocês durante esse tempo. Às professoras integrantes do LAM Dra. Estela Plastino, Dra. Mariana Cabral de Oliveira e Dra. Fanly Fungyi Chow Ho pelo companheirismo, pelos auxílios e pelo aprendizado que obtive ao longo de todo esse tempo. Muito obrigado!

Aos lindos e lindas Aninha, Henrique, Marcela, Patrícia, Sebastiana e Jhullyrson, que vieram ao LAM nesse período vindos tanto do IBt quanto da Universidade Federal Rural de Pernambuco para realizar parte dos seus trabalhos. Obrigado pelo carinho, atenção e amizade. Um agradecimento especial a Mayara Barbosa, vulgo Maya, a pernambucana mais arretada que conheço. Amiga, estar ao seu lado é como estar em casa. Adoro tua companhia, teu sorriso largo e sincero. Te amo demais, mulher!

Aos técnicos do LAM Vivian Viana e Rosário Petti, por fornecerem todo o suporte ao desenvolvimento da minha pesquisa desde seu início, além de se dedicarem a ajudar não só a mim, mas todos os usuários do LAM quando havia necessidade, agradeço imensamente. À técnica do GaTE Lab, Tatiana Corrêa, por todo o auxílio e esclarecimentos prestados na leitura das placas de sequenciamento, muito obrigado.

Aos queridíssimos Renan Oliveira e Matheus Henrique pela grande ajuda nas coletas em Santos e no Guarujá. Pela amizade e companheirismo, muito obrigado.

Às doutoras do Instituto de Botânica (IBt) Mutue Toyota Fujii e Luanda Soares, pela cooperação nas coletas em Ubatuba.

Ao querido amigo Souto Neto, do Departamento de Zoologia do IB-USP, pelas coletas que realizou no litoral norte do Estado de São Paulo que, seguindo um pedido meu, aproveitou para coletar, de muito bom grado, materiais para mim. Muito obrigado, amigo. Também agradeço aos nossos amigos Kass, Dani e Toni por terem sido minha primeira morada aí em São Paulo.

Ao meu amigo doutorando Heberon Menezes, da Universidade Federal do Ceará, por me ajudar a rodar algumas análises da minha pesquisa com tanta boa vontade. Amigo, eu te aperreei tanto, não foi? Obrigado demais pela paciência e por ser uma pessoa tão linda. Com carinho, muito obrigado!

Ao inesquecível Marcílio da Silva Xavier (*in memoriam*), por ter sido, além de um grande amigo, um brilhante cientista alagoano com quem tive o imenso prazer de compartilhar muitos momentos. A forma com a qual você lidava com o seu tão almejado doutorado na UFRJ, infelizmente interrompido por uma fatalidade, foi, certamente, o gatilho inicial que me influenciou a ter a coragem necessária para seguir os mesmos passos que os seus. Nunca esquecerei da sua perseverança e empolgação, e de como elas transbordavam a ponto de cintilar dos seus olhos quando conversávamos sobre o futuro. Jamais te esquecerei, amigo. Obrigado por tudo.

À Mainha, Vitória Rodrigues Costa, por permitir minha vinda a São Paulo. Recordo-me, além de tudo que já passamos juntos, especialmente de duas circunstâncias: quando me disse, há alguns dias antes de viagem no quintal da nossa antiga casa: "Eu não queria que você fosse embora, mas é o seu sonho". Logo te abracei como se estivesse te abraçando pela última vez. A segunda foi quando te olhei, tentando inutilmente segurar o choro, pela última ao atravessar o portão de embarque. Creio que esse último foi um dos nossos momentos mais dolorosos. Senti-me como um bebê tirado à força da própria mãe, que imediatamente entrou em compulsivo estado de choro, de desalento. Apesar de ser extremamente necessário para amadurecermos, o "corte do cordão umbilical" dói demais. Mãe, eu gostaria de expressar com palavras o quanto eu tenho orgulho de ser seu filho. Esse sentimento, unido à ideia de te amar incondicionalmente, é de uma imensidão inquestionável. Parafraseando a fala de Elis Regina ao elogiar lindamente a própria mãe durante a gravação do programa "Ensaio'", da TV

Cultura, em 1973: “Precisava inventar um nome pra esse complexo, pelo menos. Um nome para esse complexo de fixação na figura materna”. Pois é... não existe um adjetivo que expresse um sentimento tão forte e profundo quanto esse. Eu praticamente te consagro como minha própria deusa. Também não encontro, por mais que existam muitas mulheres nordestinas e suas virtuosas histórias, um exemplo maior de força, determinação e bondade no mundo que se compare à sua existência. Obrigado por ter permitido, mesmo precisando de ajuda financeira em casa e passando os mais altos perrengues por isso, que eu estudasse e chegasse onde estou. Obrigado, meu amor. A vida ainda há de tratá-la com o carinho e o conforto que você merece. Desejo ardentemente poder participar dessa sua fase no futuro.

Ao Painho, José Evaldo de Amora Carneiro (*in memoriam*) que, apesar de ter deixado sua família prematuramente, deixou plantadas algumas sementes em cada um dos seus filhos, na sua mulher e nos demais parentes. Tais sementes se tornaram árvores muito bonitas, frondosas e cheias de frutos. Você faz muita falta, pai. De você eu herdei um pouco da sua inteligência e um tanto do seu gosto musical, da sua brasilidade. Algo que parece pouco, mas para mim é algo de valor inestimável. Gostaria que me visse agora. Às vezes me flagro me perguntando o que o senhor sentiria se tivesse a oportunidade de me ver agora. O que pensaria de mim? Como reagiria a alguns fatos? É um enigma. “Carneiro” é o seu último sobrenome, assim como o meu. Irei carregá-lo pelo resto da minha vida acadêmica com muito orgulho. Obrigado por ter existido.

Aos meus irmãos, Caio e Giulia, pelos votos de confiança e pelo carinho. Amo muito vocês. Aos meus lindos sobrinhos Karyne, Dylan e Bernardo, o titio está morrendo de saudades. Amo vocês demais.

À sereia mais formosa das Alagoas (em todos os sentidos possíveis) e um dos presentes mais valiosos que a vida pôde me dar, Bruna Omena. Amiga, muito obrigado por tudo, em especial à ocasião de dispor do seu tempo e do seu computador para que eu apresentasse este trabalho. Você fez parte de muitas mudanças na minha vida; a cada passo que eu dei e nas constantes e mútuas trocas de pele vivida desde que nos conhecemos, você esteve comigo, irmã. Foi difícil ficar longe de ti, mas você sempre esteve presente, em pensamento

e no meu coração. Você é uma daquelas mulheres lindas, iluminadas e virtuosas que a gente olha por aí e pensa: “Essa mulher existe, mesmo? Te adoro mais que chocolate!

Aos queridos Jadiel e Lyliane, grandes amigos que Maceió me deu de presente. Pelos vínculos de afeto e amizade formados em torno dos sentimentos mais sublimes e as melhores risadas, assim como as nossas tristezas, decepções e dores compartilhadas. Embora a distância existente persista entre nós, tenho convicção que nossos laços de amizade jamais se partirão. Estou morrendo de saudades, gente. Aos lindos e lindas Daniel, Valéria, Thomas, Vini, Jéssyca, Hew, Will, Julianna, Gabi, Amanda, Marina, Karol, Jhullyrson, Cássia e Aline, amo demais vocês. Com amor, muito obrigado por tudo.

À classe artística, em especial aos músicos, compositores, letristas e intérpretes como Elis Regina, Milton Nascimento, Quarteto em Cy, Heitor Villa-Lobos, Elza Soares, Virgínia Rodrigues, Guerra Peixe, Hermeto Pascoal, Lennie Dale, Gal Costa, Baden Powell, Aldir Blanc, Chico Buarque, Caetano Veloso, Gonzaguinha, Maria Bethânia, Gilberto Gil, Ivan Lins, Vinícius de Moraes, Tom Jobim, Belchior, Cazuza, Ednardo, Amelinha, Djavan, Rita Lee, Maria Rita, Juçara Marçal, Mônica Salmaso, Marisa Monte, Vanessa da Mata, Maria Gadú, Adriana Calcanhotto, Duda Beat, Silva, Céu, Castello Branco, Tulipa Ruiz, Clã Brasil, Cícero, Filipe Catto, Taís Alvarenga, Letrux, Johnny Hooker, MC Tha, Jaloo, Urias, Pietá, Luedji Luna, Flaira Ferro, Daíra, Vanessa Moreno e Luísa Lacerda (esses quatro últimos foram as minhas melhores descobertas musicais de 2020) e tantos outros, da antiga e da nova geração da música brasileira, que representam um pouco do orgulho que é pertencer a essa nação tão grandiosa. Não vivemos sem a ciência, mas, sem a magia da arte, a vida perde todo o encanto. Vocês são responsáveis, pelo menos para mim, por construírem uma linha de frente contra tudo que vem ferindo esse orgulho nesses tempos tão sombrios. Por isso, obrigado por manterem acesa a chama verde, amarela, azul e branca diante de tanta brutalidade e insensatez. Agradeço, também, pela inspiração durante a escrita desta dissertação e por não me fazerem esquecer o quanto o nosso país é belo.

E, finalmente, à chance de continuar sobrevivendo nesse período tão infeliz, mas carregando a fé e a esperança de que tudo irá melhorar.

# Índice

---

Resumo .....	17
Abstract .....	19
<b>1. Introdução</b> .....	21
1.1. Introdução Geral.....	21
1.2. Caracterização morfológica do gênero <i>Ulva</i> L.....	25
<b>2. Revisão de Literatura</b> .....	34
2.1. Revisão taxonômica do gênero <i>Ulva</i> L.....	34
2.2. Revisão Histórica do gênero <i>Ulva</i> L. com ênfase no sudeste do Brasil.....	40
<b>3. Justificativa</b> .....	46
<b>4. Objetivos</b> .....	47
4.1. Objetivo Geral .....	47
4.2. Objetivos Específicos .....	47
<b>5. Material e Métodos</b> .....	47
5.1. Área de Estudo .....	47
5.2. Coleta e Processamento das Amostras .....	52
5.3. Estudos Morfológicos .....	52
5.4. Estudos Moleculares .....	53
<b>6. Resultados e discussão</b> .....	56
6.1. Sinopse dos táxons identificados .....	56
6.2. Análises moleculares .....	57
6.2.1. Análise do marcador <i>tufA</i> .....	57
6.2.2. Análise do Marcador <i>rbcl</i> .....	69
6.2.3. Análises moleculares dos dois marcadores utilizados.....	77
6.3. Análise Morfológica .....	79
6.3.1. Chave de identificação .....	79
6.3.2. Descrição das espécies .....	81
6.3.3. Comparação entre os caracteres morfológicos empregados .....	123
6.4. Discussão geral .....	128
<b>7. Conclusões</b> .....	135
<b>8. Referências Bibliográficas</b> .....	137
<b>9. Anexos</b> .....	158

## Lista de tabelas

---

<b>Tabela 1.</b> Lista das espécies de <i>Ulva</i> L. reportadas para o Brasil e sua distribuição geográfica.....	45
<b>Tabela 3.</b> Relação de primers direto (F) e reverso (R) para os marcadores utilizados na PCR e no sequenciamento.....	54
<b>Tabela 6.</b> Amplitude de divergência genética (%) intraespecífica e interespecífica entre os táxons analisados para o marcador <i>tufA</i> .....	78
<b>Tabela 7.</b> Amplitude de divergência genética (%) intraespecífica e interespecífica entre os táxons analisados para o marcador <i>rbcl</i> .....	78
<b>Tabela 8.</b> Comparação da amplitude de variação da divergência genética entre os marcadores estudados.....	79
<b>Tabela 9.</b> Comparação dos caracteres morfológicos entre os táxons laminares estudados.....	125
<b>Tabela 10.</b> Comparação dos caracteres morfológicos entre os táxons tubulares estudados.....	126
<b>Tabela 11.</b> Comparação da divergência genética para o <i>tufA</i> de acordo com diferentes autores.....	132
<b>Tabela 12.</b> Comparação da divergência genética para o <i>rbcl</i> de acordo com diferentes autores.....	133

## Lista de figuras

---

<b>Figura 1.</b> Caracterização morfológica dos representantes laminares do gênero <i>Ulva</i> L.....	28
<b>Figura 2.</b> Caracterização morfológica dos representantes laminares do gênero <i>Ulva</i> L.....	29
<b>Figura 3.</b> Caracterização morfológica dos representantes tubulares do gênero <i>Ulva</i> L.....	32
<b>Figura 4.</b> Caracterização morfológica dos representantes tubulares do gênero <i>Ulva</i> L.....	33
<b>Figura 5.</b> Mapa geopolítico do Brasil destacando o litoral da região sudeste, em vermelho, e o número de amostras coletadas em cada estado (Modificado de Mungoli 2016).....	48
<b>Figura 6.</b> Praias visitadas - Praia da Enseada das Garças, Espírito Santo.....	49
<b>Figura 7.</b> Praias visitadas - Praia do Laripe, Espírito Santo.....	49
<b>Figura 8.</b> Praias visitadas - Praia Rasa, Rio de Janeiro.....	50
<b>Figura 9.</b> Praias visitadas - Prainha, Rio de Janeiro.....	50
<b>Figura 10.</b> Praias visitadas - Praia do Mar Casado, São Paulo.....	51
<b>Figura 11.</b> Praias visitadas - Praia do José Menino, São Paulo.....	51
<b>Figura 12.</b> Árvore consenso enraizada de Máxima Verossimilhança inferida para sequências do <i>tufA</i> para amostras do gênero <i>Ulva</i> .....	68
<b>Figura 13.</b> Árvore consenso enraizada de Máxima Verossimilhança inferida para sequências do <i>rbcL</i> para amostras do gênero <i>Ulva</i> .....	76
<b>Figura 14.</b> <i>Ulva aragoënsis</i> . Características morfológicas.....	84
<b>Figura 15.</b> <i>Ulva chaugulii</i> . Características morfológicas.....	88
<b>Figura 16.</b> <i>Ulva compressa</i> . Características morfológicas.....	91
<b>Figura 17.</b> <i>Ulva lactuca</i> . Variação morfológica do talo.....	96
<b>Figura 18.</b> <i>Ulva lactuca</i> . Vistas superficiais das margens e do talo.....	97
<b>Figura 19.</b> <i>Ulva lactuca</i> . Cortes transversais.....	98

<b>Figura 20.</b> <i>Ulva lactuca</i> . Estructuras reproductivas.....	98
<b>Figura 21.</b> <i>Ulva ohnoi</i> . Características morfológicas.....	103
<b>Figura 22.</b> <i>Ulva tanneri</i> . Características morfológicas.....	106
<b>Figura 23.</b> <i>Ulva tepida</i> . Características morfológicas.....	112
<b>Figura 24.</b> <i>Ulva tepida</i> . Características morfológicas.....	113
<b>Figura 25.</b> <i>Ulva torta</i> . Características morfológicas.....	117
<b>Figura 26.</b> <i>Ulva</i> sp. 1. Características morfológicas.....	120
<b>Figura 27.</b> <i>Ulva</i> sp. 2. Características morfológicas.....	123

## Anexos

---

<b>Tabela 2.</b> Lista dos locais de coleta com seus respectivos dados e amostras sequenciadas.....	158
<b>Tabela 4.</b> Listagem das sequências de <i>tufA</i> obtidas do GenBank usadas nas análises moleculares.....	182
<b>Tabela 5.</b> Listagem das sequências de <i>rbcl</i> obtidas do GenBank usadas nas análises moleculares.....	188

## Resumo

---

*Ulva* é um dos gêneros de algas verdes com mais ampla distribuição em ambientes marinhos e estuarinos de todo o mundo. A identificação de suas espécies é extremamente difícil devido à morfologia simples e aos poucos caracteres diagnósticos, que podem exibir grande variação intra- e interespecífica. O estudo da diversidade do gênero tem sofrido grandes avanços nos últimos anos, fundamentalmente pelo emprego de dados moleculares, levando a mudanças no *status* taxonômico de suas espécies e no reconhecimento de complexos de espécies e espécies crípticas. *Ulva* constitui um dos gêneros mais conspícuos do litoral brasileiro, ocorrendo em praticamente todas as regiões costeiras do país. Apesar disso, é um dos gêneros de algas verdes menos estudados do ponto de vista molecular. Este trabalho teve como objetivo contribuir para o conhecimento da diversidade do gênero *Ulva* na região sudeste do Brasil, desenvolvendo pela primeira vez um estudo sistemático do gênero com base nos marcadores moleculares platidiais, *tufA* e *rbcL*, aliado ao estudo morfológico das espécies. A região sudeste abriga a maioria das citações dos táxons de *Ulva* para o Brasil, 13 dos 15 referenciados para o país. Um total de 298 amostras de *Ulva* foi coletado em 33 pontos georreferenciados do sudeste brasileiro. Deste total, 145 amostras foram sequenciadas, 109 para o *tufA* e 36 para o *rbcL*. Dez táxons foram reconhecidos com base nos dados moleculares e morfológicos; dois deles não puderam ser atribuídos à nenhuma espécie descrita e foram denominados como *Ulva* sp. 1 e *Ulva* sp. 2. Nossos resultados mostraram que a maioria das espécies confirmadas por dados moleculares não têm correspondência com as espécies morfológicas citadas comumente para o litoral brasileiro, sendo elas: *U. aragoënsis*, *U. chaugulij*, *U. ohnoi*, *U. tanneri*, *U. tepida* e *U. torta*. Apenas três espécies previamente citadas para o Brasil foram confirmadas por dados moleculares, *U. lactuca* (incluindo seu sinônimo *U. fasciata*), *U. ohnoi*, citada anteriormente apenas para o Arquipélago de Fernando de Noronha, Pernambuco, ambas com ampla distribuição no sudeste, e *U. compressa*, mais rara, encontrada apenas uma vez no litoral do Espírito Santo. Nossos resultados evidenciaram que os morfotipos de *U. "lactuca"* e de *U. "rigida"* (talos laminares com ou sem denticulações marginais, com células quadráticas em toda a extensão do talo ou retangulares apenas na base) correspondem a *U. ohnoi*. Nossos resultados mostraram ainda que o morfotipo de *U. "flexuosa"* (talos tubulares ligeiramente comprimidos, ramificados principalmente na base e

com células organizadas apenas nessa região) corresponde a *U. tepida*, e que o morfotipo de *U. "linza"* (talos tubulares distromáticos no centro e monostromáticos ocos nas margens) corresponde a *U. aragoënsis*. Por fim, o morfotipo *U. "paraxoxa" sensu* Kanagawa (talos tubulares muito estreitos com ramos unisseriados) corresponde a *U. torta*. Com base nesses resultados, *U. flexuosa*, *U. linza*, *U. rigida* e *U. paradoxa* são nomes mal aplicados para táxons de *Ulva* para a região sudeste do Brasil. *Ulva ohnoi* é citada pela primeira vez para a região sudeste e para a porção continental do Brasil, enquanto *Ulva chaugulii* é citada pela primeira vez para o Oceano Atlântico e *U. tanneri* para o Oceano Atlântico ocidental. A utilização de ferramentas moleculares no estudo de *Ulva* na região sudeste do Brasil foi fundamental para desvendar a sua diversidade, assim como para melhor delimitar suas espécies. Os dados apresentados aqui são pioneiros e constituem uma fonte relevante de informação sobre a taxonomia deste grupo. A partir dessa contribuição fica evidenciada a necessidade de mais estudos do gênero, ampliando a amostragem no litoral brasileiro e empregando-se marcadores moleculares, sem os quais a verdadeira diversidade do gênero não pode ser compreendida.

## Abstract

---

*Ulva* is a green algal genus with a worldwide distribution in marine and estuarine environments. The identification of its species is extremely difficult due to the simple morphology and relatively few diagnostic characters, which can exhibit significant intra- and interspecific variation. The study of the diversity of the genus has undergone great advances in recent years, mainly on the basis of molecular data, leading to changes in the taxonomic *status* of its species and in the recognition of species complexes and cryptic species. *Ulva* is one of the most conspicuous genera on the Brazilian coast, occurring in practically all coastal regions of the country. Despite this, it is one of the least studied genera of green algae from the molecular point of view. The aim of this work was to contribute to the knowledge of the diversity of *Ulva* in the southeastern region of Brazil, developing for the first time a systematic study of the genus based on two plastids molecular markers, *tufA* and *rbcl*, combined with the morphological study of the species. The southeastern region encompasses the majority of the citations of *Ulva* taxa for Brazil, 13 of the 15 species recorded for the country. A total of 298 samples of *Ulva* were collected at 33 georeferenced sites in the southeastern Brazil. Of this total, 145 samples were sequenced, 109 for *tufA* and 36 for *rbcl*. Ten taxa were recognized based on molecular and morphological data; two of them could not be attributed to any of the described species, and were named as *Ulva* sp. 1 and *Ulva* sp. 2. Our results showed that most of the species confirmed by molecular data do not correspond to the morphological species commonly reported for the Brazilian coast, namely, *U. aragoënsis*, *U. chaugulii*, *U. ohnoi*, *U. tanneri*, *U. tepida* and *U. torta*. Only three species previously cited for Brazil have been confirmed by molecular data, *U. lactuca* (including its synonym *U. fasciata*), *U. ohnoi*, previously mentioned only for the Fernando de Noronha Archipelago, Pernambuco, both with wide distribution in the southeastern Brazil, and *U. compressa*, rarer, found only once on the coast of Espírito Santo. Our results showed that the so-called *U. "lactuca"* and *U. "rigida"* morphotypes (laminar thalli with or without marginal teeth, with quadratic cells throughout the thallus or rectangular at the base only) correspond to *U. ohnoi*. Our results further showed that the *U. "flexuosa"* morphotype (slightly compressed tubular thalli, mainly branched at the base and with cells organized only in that region) corresponds to *U. tepida*, and that *U. "linza"*

morphotype (distromatic, tubular thalli in the center and hollow monostromatic margins) corresponds to *U. aragoënsis*. Lastly, the morphotype *U. "paraxoxa" sensu* Kanagawa (very narrow tubular thalli with uniseriate branches) corresponds to *U. torta*. Based on these results, *U. flexuosa*, *U. linza*, *U. rigida* and *U. paradoxa* are misapplied names for taxa of *Ulva* in southeastern Brazil. *Ulva ohnoi* is cited for the first time for the southeastern region and for the continental portion of Brazil, whereas *Ulva chaugulii* is cited for the first time for the Atlantic Ocean and *U. tanneri* for the western Atlantic Ocean. The use of the molecular tools in the study of *Ulva* in the southeastern Brazil was fundamental to uncover its diversity, as well as to allow a better delimitation of its species. The innovative data presented here constitute a relevant source of information on the taxonomy of this group for Brazil. This contribution provides evidence that further studies are needed for the genus, calling for expanded sampling on the Brazilian coast and using molecular markers, without which the true diversity of the genus cannot be understood.

## 1. Introdução

---

### 1.1. Introdução geral

O Filo Chlorophyta (do grego *khloros*, “verde” e *phyton*, “planta”) constitui um dos grupos das algas verdes, com cerca 6.709 espécies (Guiry & Guiry 2021), distribuídas nos mais variados tipos de habitats, sendo mais predominantes em ambientes aquáticos (Reviere 2006, Lee 2008). Os representantes desse grupo possuem históricos de vida variados e níveis de organização celular complexos, onde são encontradas desde formas microscópicas, unicelulares ou coloniais, até talos macroscópicos filamentosos, cenocíticos e foliáceos (Lee 2008, Raven *et al.* 2014). Ainda, exercem papel fundamental nas relações tróficas por meio de produtividade primária, ciclo do carbono e produção de gás oxigênio (Reviere 2006).

Quanto às relações filogenéticas com os demais clados da linhagem Archaeplastida, Chlorophyta constitui o grupo mais intimamente relacionado às Streptophyta por compartilharem principalmente características bioquímicas, como a presença das clorofilas *a* e *b*, principais pigmentos fotossintetizantes, bem como amido como substância de reserva energética armazenado no interior dos cloroplastos. No entanto diferem, por exemplo, na citocinese, no processo mitótico e na conformação e posição do aparato flagelar das células móveis (Hoek *et al.* 1997, Lee 2008, Raven *et al.* 2014, Leliaert *et al.* 2016, Nishiyama *et al.* 2018).

Entre as dez classes que compõem o filo Chlorophyta, destaca-se a classe Ulvophyceae estabelecida por Mattox & Stewart (1984), a qual engloba grande parte da diversidade de macroalgas marinhas verdes, com formas, hábitos e organização celular variados (Lee 2008, Raven *et al.* 2014, Guiry & Guiry 2021). Na classe Ulvophyceae estão incluídas 10 ordens, sendo Ulvales uma das mais representativas em número de espécies (Guiry & Guiry 2021).

A ordem Ulvales foi estabelecida por Blackman & Tansley (1902) para acomodar a família Ulvaceae J.V. Lamouroux ex Dumortier, sendo caracterizada por representantes com talo ereto, organização celular parenquimatosa, células uninucleadas com cloroplasto único, parietal, zoósporos bi- ou quadriflagelados, isogametas biflagelados e morfologia tubular a foliácea, divergindo do talo filamentoso das Ulotrichales, ordem na qual a família estava anteriormente incluída (Kanagawa 1984, Barata 2004). Ulvales é composta por

representantes com três níveis de organização do talo: foliáceo, tubular e filamentosos. As características diagnósticas para o reconhecimento da ordem, além das descritas por Blackman & Tansley (1902), incluem: talo simples ou ramificado, fixo ou livre-flutuante, epilítico, endofítico ou perfurante em conchas, variável em tamanho (<1 mm a maior que 1 m), presença de um ou mais pirenoides por célula e histórico de vida que, na maioria dos casos, apresenta-se com alternância de gerações isomórficas, e gametas iso- ou anisogâmicos biflagelados formados em talos unissexuais ou bissexuais, muitas vezes partenogênicos (Joly 1965, Barata 2004, Brodie *et al.* 2007). Atualmente, a ordem conta com cerca de 256 táxons infragênicos e infraespecíficos distribuídos em sete famílias: **Bolbocoleonaceae** C.J.O'Kelly & B.Rinkel, **Cloniophoraceae** A.L.Carlile, C.J.O'Kelly & A.R.Sherwood, **Ctenocladaceae** Borzi, **Kornmanniaceae** L.Golden & K.M.Cole, **Phaeophilaceae** D.F.Chappell, C.J.O'Kelly, L.W.Wilcox, & G.L.Floyd, **Ulvaceae** e **Ulvellaceae** Schmidle, além de cinco táxons com posição taxonômica incerta (Guiry & Guiry 2021).

A família Ulvaceae, com as mesmas características vegetativas e reprodutivas da ordem (Brodie *et al.* 2007), tem sofrido considerável revisão, com base especialmente em estudos moleculares, que culminaram na inclusão de pequenas espécies filamentosas e na ampliação da circunscrição do gênero *Ulva*, com a sinonimização do gênero tubular *Enteromorpha* Link e o gênero laminar *Chloropelta* Tanner (Tan *et al.* 1999, Hayden & Waaland 2002, Hayden *et al.* 2003). Tan *et al.* (1999) e Hayden *et al.* (2003) mostraram por meio dos marcadores moleculares ITS nrDNA (espaçador interno transcrito) e *rbcl* (gene que codifica para a subunidade grande da ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco) que os gêneros *Enteromorpha* e *Ulva* não eram monofiléticos e que algumas espécies podem exibir tanto a morfologia tubular quanto a foliácea, sendo que as morfologias características de *Ulva* e *Enteromorpha* surgiram independentemente várias vezes ao longo da evolução do grupo.

O gênero *Ulva* foi estabelecido por Linnaeus em sua obra "Species Plantarum", de 1753. O grupo é um dos quatro gêneros mais antigos de macroalgas e um dos gêneros mais especiosos de macroalgas marinhas, no qual são registrados para o mundo 407 espécies e 199 nomes infraespecíficos, porém apenas 84 são atualmente considerados válidos (Kanagawa 1983, Guiry & Guiry 2021).

Quanto à sua ocorrência e ecologia, o gênero *Ulva* é considerado cosmopolita e predominantemente marinho, ocorrendo majoritariamente nas regiões entremarés de oceanos tropicais e subtropicais do mundo, podendo também habitar ambientes dulcícolas e

estuarinos, salobros; podem ser encontrados do supra ao infralitoral, até 10 metros de profundidade, livre-flutuantes ou se desenvolvendo sobre variados tipos de substrato (Kanagawa 1984, Malta *et al.* 1999, Littler & Littler 2000, Coto & Pupo 2009, Hofmann *et al.* 2010, Masakiyo & Shimada 2014). Na literatura, algumas espécies do gênero são amplamente reconhecidas por serem bem adaptadas a tolerar altas concentrações de nutrientes, incluindo nitratos, fosfatos e metais pesados, sendo consideradas como verdadeiras bioindicadoras de poluição ambiental e também causadores de “marés verdes” devido ao enriquecimento da água do mar por nutrientes e metais associado às atividades antropogênicas (Ho 1990, Haritonidis & Malea 1995, 1999, Favero *et al.* 1996, Yoshida *et al.* 2015, Wan *et al.* 2017). No litoral brasileiro, espécies de *Ulva* podem ser encontradas com mais frequência em praias urbanas (Santos *et al.* 2006).

Do ponto de vista econômico, o gênero *Ulva* tem mostrado grande potencial para diversas indústrias. Algumas espécies, especialmente *U. lactuca* Linnaeus, têm sido alvo de diversos estudos com ênfase biotecnológica, visando a produção energética (Trivedi *et al.* 2013), biorremediação de corpos d’água eutrofizados (Costa 2006, Sode *et al.* 2013), participação efetiva como reguladora de oxigênio em cultivos de camarões marinhos (Alencar *et al.* 2010), aplicação de seu extrato para testar sua atividade biológica (Silva *et al.* 2013, Hernández-Herrera *et al.* 2014) e a aplicação da ulvana, um polissacarídeo de ampla eficácia na indução à resistência à pragas, em plantas cultivadas (Araújo *et al.* 2008, Borsato *et al.* 2010, Ribeiro 2012). Na Ásia, França, Uruguai e Argentina, algumas espécies têm sido utilizadas na alimentação humana e de animais (Zaixso 1996). No Japão, são conhecidas como “awosa” ou “aosa” (Chapman & Chapman 1980), sendo consumidas cruas em saladas, cozidas em sopas ou servindo também como acompanhamento em pratos de frutos do mar (Zaixso 1996). No Brasil, as espécies foliáceas são conhecidas popularmente como “alface-do-mar” e podem ser consumidas em saladas e sopas (Oliveira 1947) e o potencial do gênero como adubo foi investigado por Gestinari (1999) e Gestinari *et al.* (2002).

Apesar do fácil reconhecimento das formas foliáceas e tubulares, o gênero *Ulva* apresenta um alto nível de variação morfológica intraespecífica (Brodie *et al.* 2007), parcialmente associada a condições ambientais (Blomster *et al.* 1998), o que pode levar a identificações equivocadas e nomes mal aplicados, quando baseadas apenas em dados morfológicos. Por exemplo, diferentes condições de hidrodinamismo, salinidade, pH e luminosidade podem influenciar no tamanho e na textura do talo, em decorrência do seu

espessamento, assim como na quantidade de lobos (Taylor 1960, Oliveira Filho 1977, Geertz-Hansen *et al.* 1993, Hernández *et al.* 1997, Messyasz & Rybac 2008, Gao *et al.* 2016). Além dos fatores ambientais, as interações entre a microbiota e o talo de várias macroalgas, incluindo de *Ulva*, também podem influenciar na variação morfológica, bem como é de extrema importância à sua capacidade adaptativa. Bactérias que vivem associadas aos talos de *Ulva* podem ser indutoras de morfogênese, influenciar no crescimento e na liberação dos elementos de reprodução (Provasoli 1958, Provasoli & Pintner 1980, Singh *et al.* 2011, Wichard *et al.* 2015). Por exemplo, em culturas axênicas, Provasoli & Pintner (1980) documentaram a presença de bactérias epífitas indutoras de morfogênese em *U. lactuca*, que perdia completamente a morfologia laminar, permanecendo tubular como nos estádios iniciais do desenvolvimento, sendo a morfologia típica recuperada ao adicionar cepas de bactérias ao meio. Nakanishi *et al.* (1999) identificaram sete gêneros de bactérias precursoras de morfogênese em *U. australis* Areschoug (como *U. pertusa* Kjellman): *Bacillus*, *Cytophaga*, *Escherichia*, *Flavobacterium*, *Halomonas*, *Pseudomonas* e *Vibrio*. Estudos conduzidos posteriormente com outras espécies do gênero, como *U. compressa* Linnaeus (como *U. mutabilis* Föyn), *U. linza* Linnaeus e *U. lactuca* (como *U. fasciata* Delile) encontraram resultados semelhantes (Fries & Aberg 1978, Patel *et al.* 2003, Marshall *et al.* 2006, Wichard & Oertel 2010).

Estudos moleculares têm sido fundamentais para identificar espécies introduzidas e/ou invasoras causadoras de “marés verdes” (Hiraoka *et al.* 2004, Leliaert *et al.* 2009, O’Kelly *et al.* 2010, Melton *et al.* 2016b, Wan *et al.* 2017, Batista 2018). Com o avanço das técnicas de sequenciamento de nova geração, os primeiros genomas do cloroplasto e da mitocôndria de uma espécie não identificada de *Ulva* foram sequenciados por Melton *et al.* (2015). Espécies causadoras de “maré verde” têm sido alvo de estudos genômicos por seu impacto negativo em regiões costeiras. *Ulva aragoënsis* (Bliding) Maggs (como *U. flexuosa* Wulfen) é uma das principais espécies formadoras de florações que se espalhou no Mar Amarelo, China nos últimos 10 anos, e teve seu plastoma sequenciado por Cai *et al.* (2017). No Japão, Suzuki *et al.* (2018) sequenciaram os genomas plastidial e mitocondrial de *Ulva ohnoi* M. Hiraoka & S. Shimada in Hiraoka *et al.* (2004), espécie descrita para o Japão e o principal componente de “maré verde” nas costas sul daquele país.

A grande plasticidade morfológica verificada no grupo, associada à sua morfologia simples justifica, em parte, a dificuldade na delimitação dos táxons específicos e

infraespecíficos, bem como influenciou, provavelmente, nas confusões taxonômicas recorrentes e na dificuldade em estimar sua diversidade (Kanagawa 1983, Barata 2004, Hofmann *et al.* 2010, Coto & Pupo 2009). Estudos moleculares têm se mostrado altamente eficientes para uma melhor compreensão das relações evolutivas e da circunscrição do gênero *Ulva* dentro da ordem Ulvales, bem como têm contribuído para desvendar a diversidade do grupo, na delimitação de suas espécies, avaliação da sua diversidade críptica e plasticidade morfológica (Hayden *et al.* 2003, Flagella *et al.* 2010, Hofmann *et al.* 2010, Mareš *et al.* 2011, Chávez-Sánchez *et al.* 2019, Hughey *et al.* 2019, 2020, Melton & López Bautista 2020). Grandes avanços no entendimento da taxonomia de *Ulva* têm sido alcançados pelo sequenciamento bem-sucedido de materiais-tipo empregando-se marcadores isolados, como o *rbcL*, ou mesmo os genomas plastidial e mitocondrial, levando à sinonimização de espécies e à correção de nomes mal aplicados tradicionalmente usados em diferentes regiões do mundo (Mareš *et al.* 2011, Hughey *et al.* 2019, 2021).

Entre os diversos marcadores moleculares utilizados em algas marinhas, dois marcadores plastidiais são amplamente usados em algas verdes: o *tufA* e o *rbcL*. O *tufA*, gene que codifica para o fator Tu de alongação, foi usado pela primeira por Famà *et al.* (2002) para inferir a filogenia de representantes do gênero *Caulerpa* J. V. Lamouroux sendo, mais tarde, proposto como DNA *Barcode* de algas verdes por Saunders & Kucera (2010). O *rbcL* tem sido amplamente utilizado em algas devido à sua alta resolução filogenética, especialmente a partir dos trabalhos de Freshwater & Rueness (1994) e Freshwater *et al.* (1994) para algas vermelhas, e também é um dos marcadores mais utilizados em algas verdes (Hayden *et al.* 2003, Mareš *et al.* 2011, Hughey *et al.* 2019, Melton & López Bautista 2020).

## 1.2. Caracterização morfológica do gênero *Ulva* L.

- Talo laminar (Fig. 1 A-E, Fig. 2 A-F)

### ***Características vegetativas***

**Aspecto geral do talo:** No gênero *Ulva*, os talos laminares (ou foliáceos) são constituídos por uma fronde membranácea em forma de lâmina de altura variável, simples ou frequentemente multilobulada. A fixação ao substrato é conferida por um apressório discoide ou amorfo. Além do apressório, filamentos rizoidais podem ser produzidos a partir das células próximas à base, promovendo uma fixação secundária ao talo. A partir do apressório podem ser formados estipes, que são lâminas mais estreitas, cuja função é sustentar as lâminas do

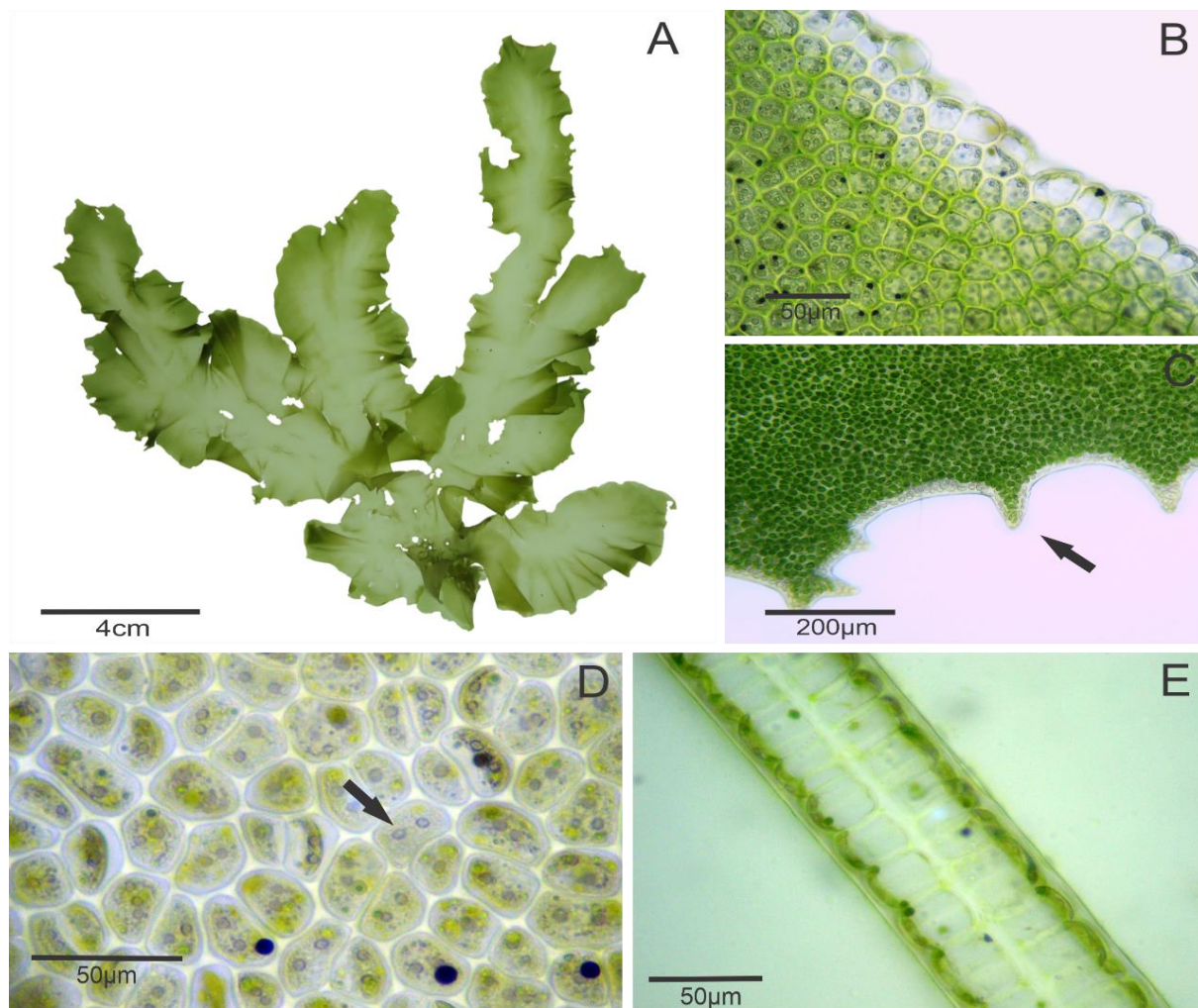
talo, intermediárias entre o apressório e a fronde. Os estipes possuem textura frequentemente coriácea ou firme, têm tonalidade mais escura que outras partes do talo e apresentam com certa frequência margens onduladas e podem ser retorcidos em espiral. Junto com o apressório, são as estruturas mais enrijecidas do talo. As lâminas, geralmente verde-claras, podem ser expandidas ou fendidas a partir da região basal-mediana dividindo-se em lobos menores, que podem ou não formar estruturas semelhantes a fitas, típicas de uma das variações morfológicas de *U. lactuca* (= *U. fasciata*, Hughey *et al.* 2019). Essas lâminas tendem a se tornar mais largas na região mediana e podem manter a mesma largura ou estreitar-se na região apical. A textura das lâminas varia entre membranosa, delicada, lisa ou levemente escorregadia. As lâminas podem ser planas ou retorcidas em espiral ou ainda onduladas a partir das margens e, em alguns casos, apresentam aspecto enrugado e perfurações arredondadas ou irregulares, que às vezes podem conferir um aspecto reticulado à fronde. As margens podem ser lisas ou possuir projeções denteadas.

**Vista superficial do talo:** Na porção mediana-apical, as células possuem formatos variados: quadráticas, retangulares, ovais, orbiculares, semiorbiculares ou irregulares, com contornos arredondados ou frequentemente angulares, normalmente isoladas ou agrupadas aos pares, não organizadas em fileiras longitudinais e transversais. Na região basal, as células mantêm praticamente todas as características das células apicais e medianas, exceto por terem geralmente contorno arredondado e por apresentarem, com mais frequência, células agrupadas em até 4 por uma membrana translúcida. Os pirenídes são observados como estruturas esféricas muito pequenas, dispersas pelo interior dos cloroplastos em quantidade variável, geralmente de 1-5 por célula. São visualizados com mais facilidade no ápice devido a menor concentração de pigmentos nas células que formam essa região.

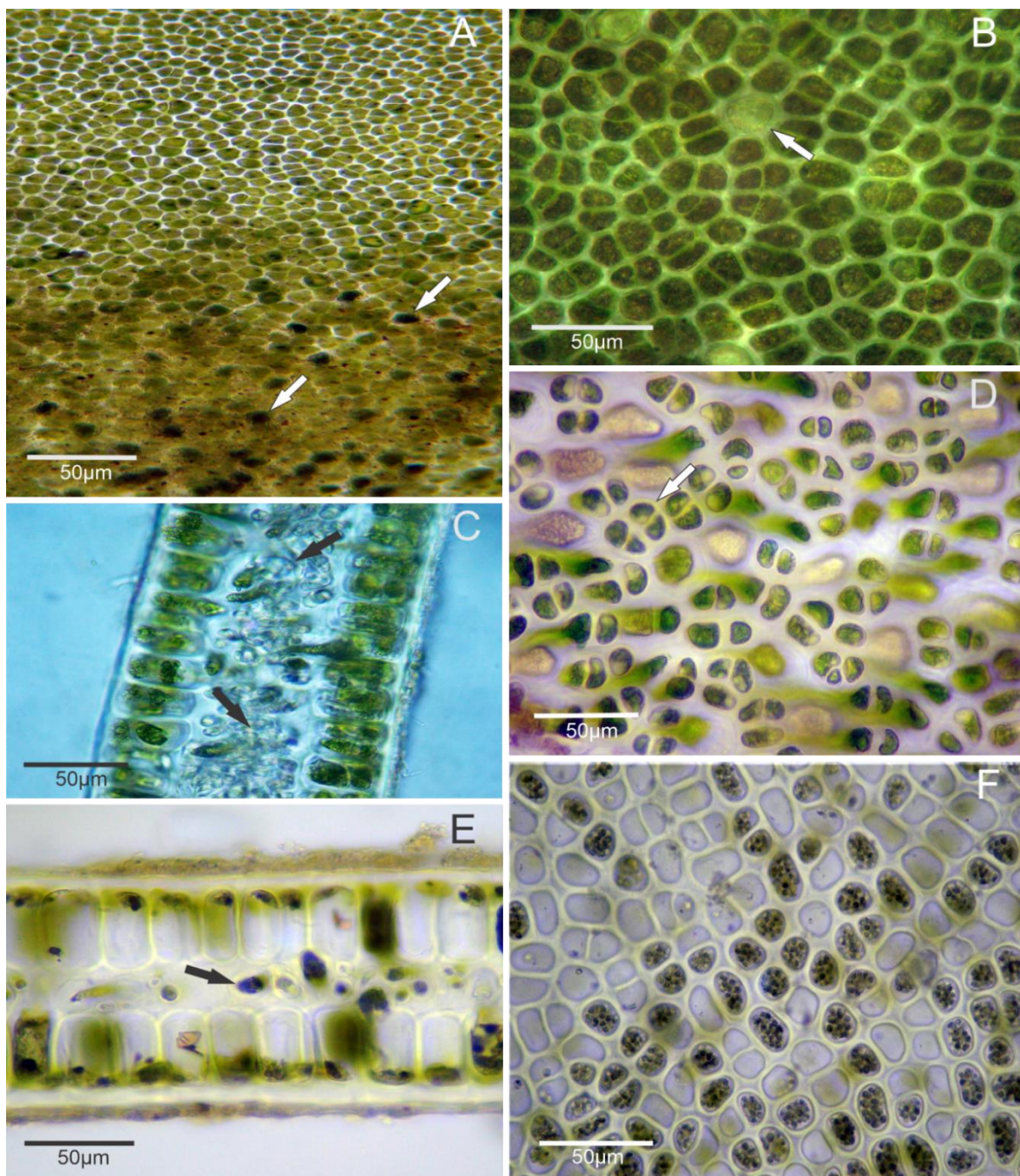
**Corte transversal do talo:** Com exceção de *Ulva curvata* (Kützinger) De Toni, que apresenta uma cavidade monostromática na base do talo, as demais espécies laminares são inteiramente constituídas por lâminas distromáticas, ou seja, formadas por duas camadas de células. No ápice, o talo é constituído por células geralmente isomórficas ou uma das camadas pode apresentar células mais alongadas que outra, de formato frequentemente quadrático ou retangular, às vezes arredondado, e de contorno angular ou arredondado, unidas entre si pelas paredes. Tais características são comuns às células que constituem a região mediana-basal, mas, devido à presença gradativa de rizoides em direção à base, o talo adquire maior espessura pelo aumento na quantidade dessas estruturas, fazendo com que as camadas de

células se separem completamente na região basal. Os rizoides se originam na base das células rizoidais, de onde migram até se posicionarem entre as duas camadas de células. São filamentosos e podem ser translúcidos ou escurecidos, preenchendo densa ou frouxamente o espaço entre as duas camadas. Os cloroplastos podem exibir diferentes formatos: em forma de placa ou caliciformes. São geralmente parietais, ligados à parede das células ocupando toda sua face externa, mas também podem ocupar todo seu interior.

***Características reprodutivas:*** Embora todas as células sejam capazes de produzir elementos de reprodução, com exceção de algumas células basais e rizoidais, talos laminares férteis são comumente identificados pela distinta tonalidade da margem, mais clara que as demais regiões da fronde (Kanagawa 1983, Guiry & Guiry 2021). Após a liberação dos elementos de reprodução, a região marginal se torna translúcida e muito delicada, sendo facilmente destacável. Zonas com células férteis são frequentemente vistas imediatamente ao lado dessa região. Células férteis portam em seu interior uma quantidade variável de elementos de reprodução. Tais estruturas são esféricas, de diâmetro variável, escuras, aglomeradas no centro da célula ou espalhadas, preenchendo-a parcial ou completamente.



**Figura 1. Caracterização morfológica dos representantes laminares do gênero *Ulva* L. A.** Aspecto geral de um representante laminar. **B.** Detalhe da margem lisa com células marginais pós-liberação dos elementos de reprodução. **C.** Detalhe da margem do talo mostrando denticulações (seta). **D.** Vista superficial do ápice mostrando células com formatos variados. Os pirenoides (seta) são observados como pequenos corpúsculos esféricos dispostos no interior de cada célula. **E.** Corte transversal do ápice mostrando a lâmina distromática típica das espécies laminares de *Ulva*. Note os cloroplastos caliciformes.



**Figura 2. Caracterização morfológica dos representantes laminares do gênero *Ulva* L.** **A.** Vista superficial de um talo laminar mostrando a transição entre a região basal e mediana. Os rizoides são vistos como pontuações escuras na zona abaixo (setas). **B.** Vista superficial da base exibindo células em processo de formação dos elementos de reprodução e rizoides translúcidos (seta). **C.** Corte transversal da região basal. Nessa porção do talo, os rizoides (setas) são densos, preenchendo completamente a região entre as duas camadas de células. **D.** Vista superficial da base com células agrupadas em número de 2-4 células (seta). Os rizoides são vistos como estruturas alongadas, verdes ou mais claras que as demais células. **E.** Corte transversal da região imediatamente acima da base. Os rizoides (seta) tornam-se menos numerosos e preenchem parcialmente a região entre as duas camadas celulares, tornando-as mais próximas entre si. **F.** Vista superficial do talo com células preenchidas por elementos de reprodução (células mais escuras) e células com elementos de reprodução já liberados (células vazias).

- **Talo tubular (Fig. 3 A-H, Fig. 4 A-G)**

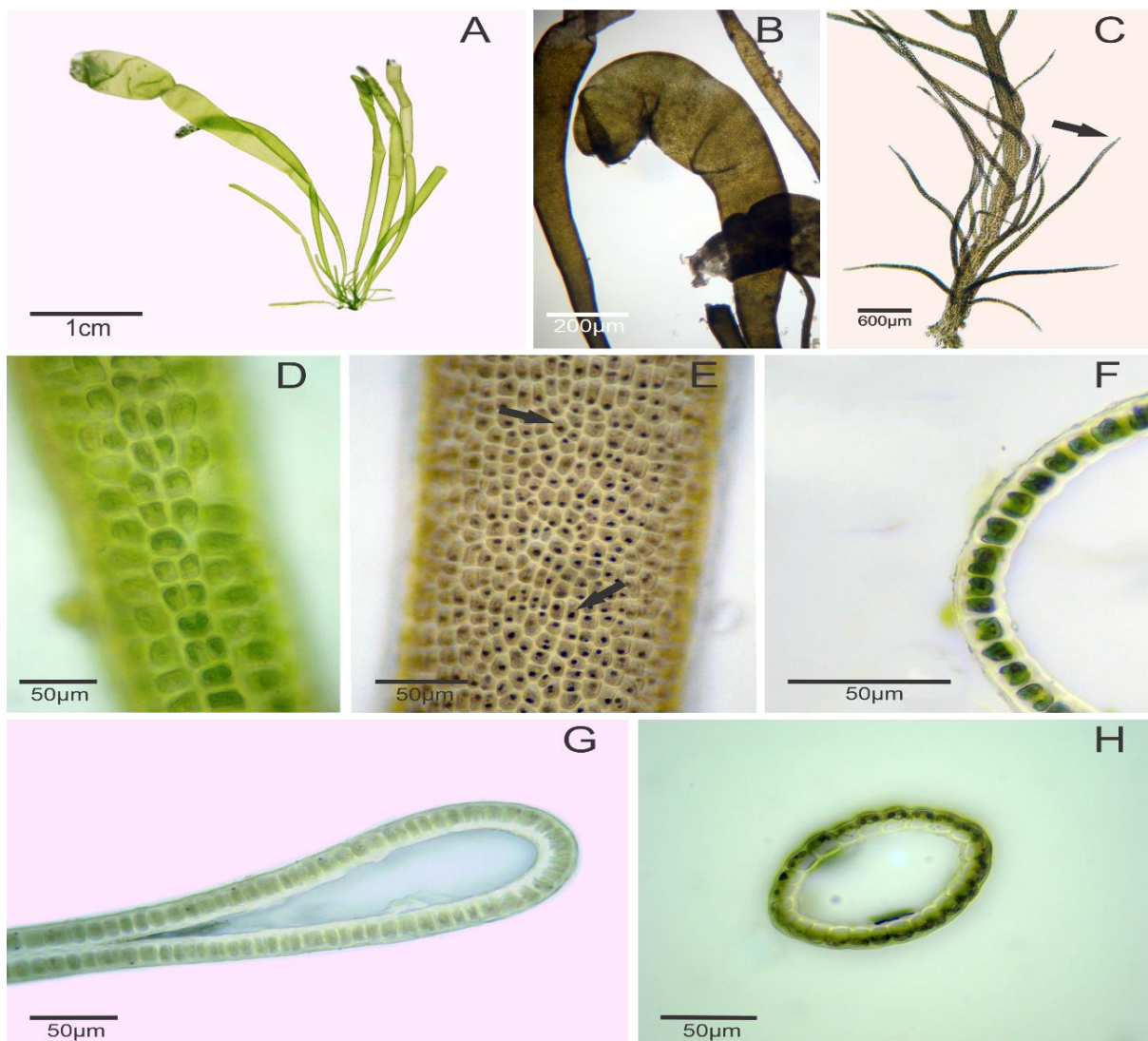
***Características vegetativas***

***Aspecto geral do talo:*** Talos tubulares se configuram como uma estrutura em forma de cilindro simples ou ramificado que, com exceção da região basal, é completamente oca. A depender de sua largura, pode possuir aspecto filamentosos. A fixação ao substrato se dá através de um ou mais apressórios discoides ou amorfos, geralmente diminutos e, às vezes, fundidos entre si, os quais, nesse caso, são característicos de espécies de hábito gregário. A fixação pode também ocorrer por filamentos rizoidais que emergem da região basal. A partir do apressório surge o estipe, sempre cilíndrico, curto ou alongado e com diâmetro geralmente menor do que as demais porções cilíndricas da fronde. Do estipe emergem os eixos principais, em geral simples ou ramificados até terceira ordem. Quando simples, a fronde é constituída por um único eixo principal inicialmente cilíndrico, onde, nas porções superiores, sofre um achatamento, se diferenciando em uma estrutura em forma de fita. Essa fita pode ser plana ou ondulada, comprimida e/ou retorcida em algumas porções e ainda pode apresentar áreas irregularmente infladas ou constrictas, com margens pregueadas. Quando ramificadas, as frondes são formadas por um ou mais ramos laterais completamente tubulares ao longo do comprimento ou inicialmente tubulares podendo se tornar comprimidas em forma de fita nas porções medianas, ou ainda terminarem em filamentos unisseriados, nas porções mais jovens. Os ramos laterais são frequentemente mais abundantes na base do talo e geralmente mais estreitos do que os principais. As proliferações, quando presentes, ocorrem apenas nas formas tubulares. São caracterizadas pela presença de prolongamentos rizoidais nas suas células proximais. Geralmente se desenvolvem como ramos simples, de comprimento variável, porém, são mais comuns na base do talo e são normalmente mais curtas do que os ramos principais e laterais. Podem ser afiladas, uni- ou multisseriadas, curvadas, com ápice obtuso terminando em uma ou mais células apicais. Râmulos podem comumente se desenvolver na base do talo, sendo retos, curvados ou espinoscentes, uni- ou multisseriados e com ápice obtuso terminando em uma célula apical. Diferentemente das formas laminares, as formas tubulares geralmente não possuem texturas variadas num mesmo indivíduo. Além disso, apenas os ramos principais e laterais sofrem variações bruscas na largura, que tende a aumentar em direção ao ápice, com exceção de espécies cujas extremidades terminam em filamentos unisseriados.

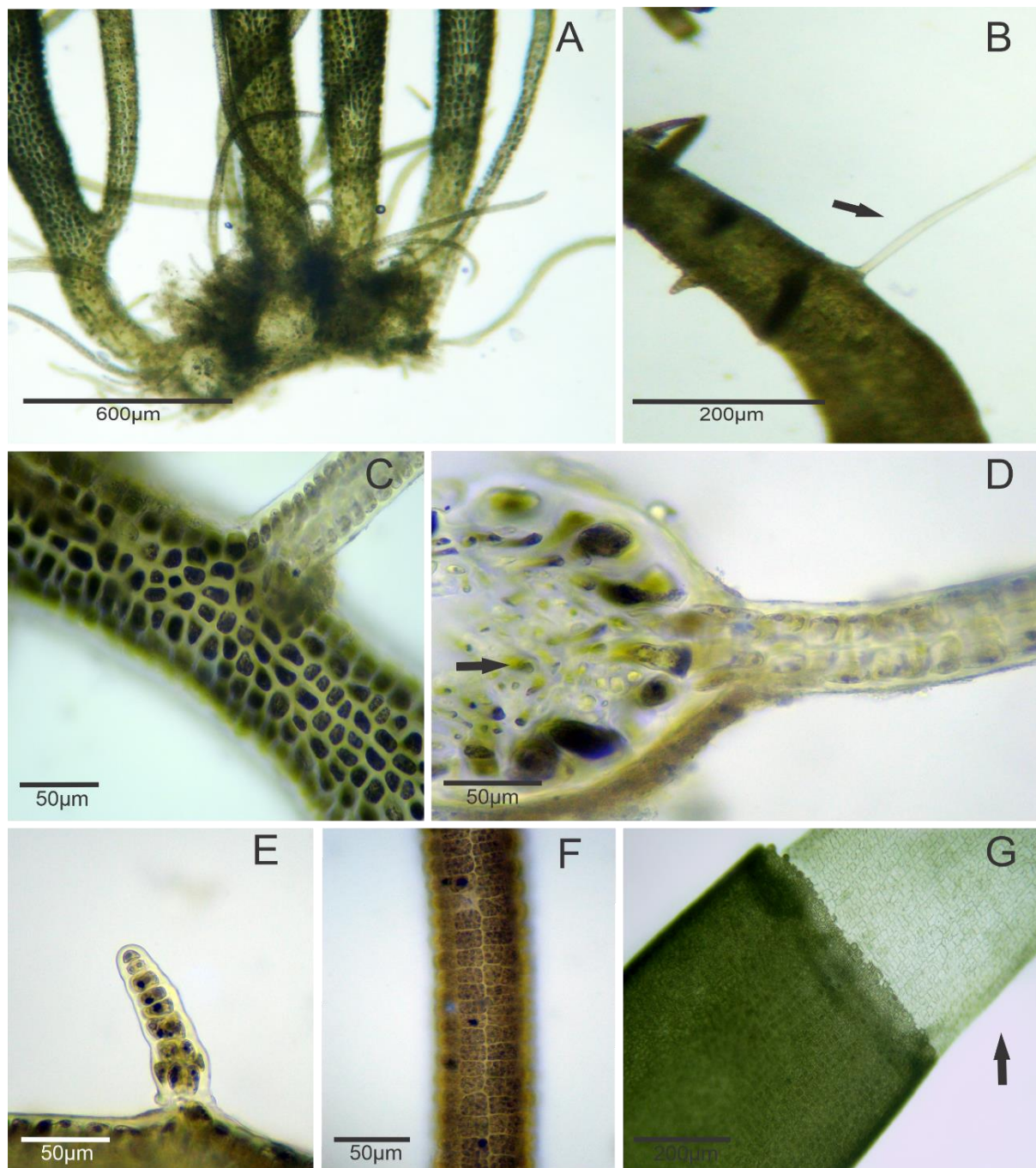
**Vista superficial do talo:** As células e os rizoides das formas tubulares são, em grande parte, muito semelhantes às exibidas pelas formas laminares. No entanto, existem algumas exceções: **1.** Em algumas espécies tubulares, as células podem se arranjar em fileiras longitudinais regulares, característica considerada de importância taxonômica (Kanagawa 1983). No entanto, à medida que os ramos principais e laterais aumentam em largura e se diferenciam em forma de fita nas porções superiores, as células tendem a perder esse padrão de organização, se dispondo de maneira irregular. **2.** A variação no número de pirenídes por célula, que por muitas vezes é menor ou muito maior (1-2 ou 1-14 por célula) do que àquela observada nas formas laminares, que geralmente se mantém entre 1-3 pirenídes por célula (Kanagawa 1983). **3.** Células trapezoides ou triangulares são observadas em ramos de aspecto filamentosos, formados por 3-12 fileiras de células.

**Corte transversal do talo:** A organização e o formato das células em corte transversal, entre outros aspectos, diferem um pouco do que é observado em representantes laminares. A região basal do talo é sempre monostromática, oca, com células alongadas radialmente, ou ainda triangulares, quadráticas ou retangulares, de contorno angular ou arredondado e unidas entre si pelas paredes celulares. Os rizoides são observados à maneira de como são vistos nos exemplares laminares, preenchendo completa ou parcialmente a região central, delimitada pela camada de células, sendo sempre restritos à região basal. No entanto, sua presença aparentemente não interfere no aumento do diâmetro das porções basais. Nos segmentos achatados da fronde, a constituição do talo pode se apresentar de duas maneiras: (1) formada de uma única camada de células, constituindo um tubo completamente monostromático ou (2) formada por uma única camada de células, mas que se unem na região central formando uma lâmina distromática, se separando apenas nas margens, onde formam um tubo monostromático em cada extremidade da fita. Os cloroplastos apresentam variações morfológicas semelhantes às que são observadas nas formas laminares.

**Características reprodutivas:** Talos tubulares férteis são identificados principalmente a partir da observação do ápice dos ramos. Após a liberação dos elementos de reprodução pelas terminações do talo, a região se torna translúcida e facilmente destacável. Células férteis são frequentemente observadas abaixo dessa zona, possuindo em seu interior uma quantidade variável de elementos de reprodução. Tais estruturas são esféricas, de diâmetro variável, escuras, aglomeradas no centro da célula ou preenchendo-a completamente.



**Figura 3. Caracterização morfológica dos representantes tubulares do gênero *Ulva* L. A.** Aspecto geral de um talo tubular. **B.** Detalhe de uma porção tubular apical inflada. **C.** Vista de um talo tubular com proliferações e ramos laterais com ápices afilados (seta). **D.** Vista superficial de um ramo lateral jovem com células arranjadas em fileiras longitudinais. **E.** Vista superficial de um ramo lateral mais velho com células não organizadas em fileiras longitudinais distintas. Note um a dois pirenoides por célula (setas). **F.** Detalhe de um corte transversal de um ramo tubular mostrando estrutura monostromática. **G.** Corte transversal de uma lâmina monostromática na margem e distromática na região central. **H.** Corte transversal de um ramo lateral completamente monostromático.



**Figura 4. Caracterização morfológica dos representantes tubulares do gênero *Ulva* L. A.** Detalhe do apressório de um exemplar de hábito gregário. **B.** Detalhe de um rizóide lateral emergindo da região basal. **C.** Vista superficial das células que constituem a região basal. **D.** Corte transversal da região basal mostrando rizóides (seta) preenchendo parcialmente a cavidade central do talo. **E.** Detalhe de um râmulo. **F.** Vista superficial de um ramo lateral fértil. **G.** Detalhe de um ramo com células apicais após a liberação dos elementos de reprodução (seta).

## 2. Revisão de literatura

---

### 2.1. Revisão taxonômica do gênero *Ulva* L.

O gênero *Ulva* nom. et typ. cons. foi estabelecido por Linnaeus na primeira edição da obra “*Species Plantarum*”, publicada em 1753. Nesse trabalho pioneiro, o autor descreveu, além de *Ulva*, os gêneros *Chara*, *Byssus* (sinônimo de *Trentepohlia* Martius), *Fucus* e *Conferva*, considerados os gêneros mais antigos de algas. *Ulva* foi atribuído à ordem “*Algae*”, que por sua vez foi incluída na Classe “*Cryptogamia*”, que agrupava organismos que produzem esporos, mas não possuem flores visíveis, como os fungos, hepáticas, algas e líquens. A princípio, Linnaeus acomodou nove espécies no novo gênero: *U. intestinalis*, *U. compressa*, *U. confervoides*, *U. latissima*, *U. umbilicalis*, *U. linza*, *U. pruniformis*, *U. granulata* e *U. lactuca*, sendo essa última designada como a espécie-tipo do gênero por Thuret (1850). A caracterização de *Ulva* ocorreu um ano depois pelo mesmo autor, na obra “*Genera Plantarum*”, em 1754. A descrição correspondente ao gênero, por sua vez, se manteve sucinta, discorrendo apenas sobre variação morfológica do talo e onde ocorre a “frutificação”.

A primeira alteração no gênero *Ulva* se deu no final do século XVIII por Roth (1797). O autor transferiu as espécies tubulares *U. intestinalis* e *U. compressa* para o gênero *Conferva* Linnaeus, incluindo-o numa categoria taxonômica denominada “*Tubulofae*”. Pela primeira vez é apresentada a ideia de que as *Ulva* tubulares descritas por Linnaeus apresentam estrutura morfológica e tipo de “frutificação” distintas das laminares. Além disso, Roth (1797) descreveu mais dez espécies novas para o gênero *Conferva*. No entanto, seguiu o mesmo sistema de classificação proposto por Linnaeus, incluindo as algas na Classe “*Cryptogamia*”, ordem “*Algae*”.

---

Roussel (1806) estabeleceu os gêneros *Tubularia* (como *Tubulaire*), *Ramularia*, nom. illeg. (como *Ramulaire*, homônimo de *Ramularia* Unger, 1833 nom. cons., um ascomiceto) e *Pavonia* (como *Pavonie*) para acomodar várias espécies laminares e tubulares atribuídas previamente a *Ulva*. *Tubularia* foi dividido em dois “subgêneros”: “*Tubularies simples*”, para acomodar os representantes de talo tubular simples e “*Tubularies rameufes*”, para aqueles ramificados. Em *Ramularia* o autor incluiu três espécies de *Ulva* anteriormente descritas: *R.*

*laitue* (*Ulva lactuca*), *R. purpurine* (*U. ramosa* Hudson) e *R. reticulée* (*U. reticulata* Forsskål). O mesmo ocorreu com *Pavonia* (como *Pavonie*), no qual o autor incluiu cinco espécies: *Pavonie zônée* (*Ulva pavonia* Linnaeus), *P. striée* (*U. squamaria* Linnaeus), *P. des montagnes* (*U. montana* Linnaeus), *P. dikotome* (*U. dichotoma* Linnaeus) e *P. lacinite* (*U. laciniata* Lightfoot).

No início do século XIX, Lamouroux (1813) propôs um novo sistema de classificação baseando-se, principalmente, na coloração das algas. O autor estabeleceu seis ordens para organizá-las: Ugacées, Floridées, Dictyotées, Ulvacées, Spongodiées e Alcyonidiées. O gênero *Ulva*, logo, foi incluído na ordem Ulvacées, na qual foram adicionadas as macroalgas verdes a amareladas que apresentavam organização herbácea e uniforme (talosas sem estruturas vegetativas diferenciáveis a olho nú), como o atual o gênero de alga parda *Asperococcus* J. V. Lamouroux (incluído na ordem Ectocarpales) e os gêneros de algas verdes *Bryopsis* J. V. Lamouroux e *Caulerpa* J. V. Lamouroux (ambos atribuídos atualmente à ordem Bryopsidales). Além disso, Lamouroux separou o gênero *Ulva* em duas seções: “*Ulva planis*”, para acomodar os representantes de talo laminar e “*Ulva foliis fistulosis*”, para os representantes tubulares.

Até aquele momento, a modificação mais importante realizada no gênero foi feita por Link (1820), quando o autor estabeleceu definitivamente o gênero *Enteromorpha* para acomodar talos tubulares. No entanto, foi Nees (1820) quem descreveu sete espécies para o novo gênero, incluindo também duas espécies originalmente descritas como *Ulva* por Linnaeus: *E. compressa* (Linnaeus) Nees e *E. intestinalis* (Linnaeus) Nees, sendo esta última a espécie-tipo do gênero *Enteromorpha*.

A Família Ulvaceae J. V. Lamouroux ex Dumontier (Ulvacées) foi proposta por Dumontier (1822), que incluiu representantes com “fronde membranosa uniforme e contínua”. Além de *Ulva*, Dumontier (1822) manteve *Asperococcus* nas Ulvaceae e ainda atribuiu a ela o gênero de alga parda *Scytosiphon* (atualmente pertencente à ordem Ectocarpales) e as algas vermelhas *Dumontia* J.V. Lamouroux e *Bangia* Lyngbye, atualmente atribuídas às ordens Gigartinales e Bangiales, respectivamente.

Em sua obra “*Species Algarum*”, C. Agardh (1824) propôs um novo sistema de classificação, além de estabelecer o gênero *Solenia nom. illeg.* (homônimo posterior de *Solenia* Persoon ex E.M.Fries, 1821 (Guiry & Guiry 2021), para incluir os representantes tubulares de *Ulva* de forma similar ao que foi proposto por Link (1820). No gênero, foram transferidas seis espécies de *Ulva* descritas originalmente por Linnaeus (1753). Ambos os gêneros, *Solenia* e *Ulva*, foram mantidos na ordem “Confervoideae”, na família Ulvaceae, com

a adição dos gêneros *Vaucheria* A. P. Candolle, *Codium* Stackhouse, *Caulerpa*, *Valonia* C. Agardh, *Tetraspora* Link ex Desvaux, *Anadyomene* J. V. Lamouroux, *Porphyra* C. Agardh e *Alysium* J. Agardh (atualmente sinônimo de *Dichotomaria* Lamarck). No mesmo trabalho, C. Agardh foi responsável por transferir algumas espécies de *Ulva*, como *U. purpurea* Roth, para o gênero *Porphyra*, estabelecido pelo próprio autor na mesma obra. Naturalmente, avanços nas pesquisas que abordariam futuramente aspectos taxonômicos, reprodutivos e anatômicos, levariam à transferência desses gêneros para outros grupos de algas vermelhas, xantofíceas e algas verdes.

A morfologia de *Enteromorpha* foi bem descrita por Greville (1830), que também melhor delimitou o gênero, retirando de *Ulva* os representantes tubulares (Silva 1952).

Fries (1835) estabeleceu mais um gênero para a família Ulvaceae: *Ilea*. O autor incluiu duas espécies no gênero, *I. fascia* (O. F. Müller) Fries e *I. foeniculacea* (Hudson) Fries, designando a primeira como sua espécie-tipo. As mesmas já haviam sido descritas anteriormente como *Ulva fascia* (O. F. Müller) Lyngbye e *U. foeniculacea* (Hudson) C. Agardh. Algumas espécies de *Enteromorpha* foram alocadas em *Ilea* por outros autores posteriormente (Guiry & Guiry 2021). Atualmente, *Ilea* é reconhecido como sinônimo da alga parda *Petalonia*, ordem Ectocarpales (Guiry & Guiry 2021).

Kützting (1843) estabeleceu o gênero *Phycoseris* para acomodar as espécies distromáticas de *Ulva*. Sua espécie-tipo, *Phycoseris rigida* (C. Agardh) Kützting, foi designada mais tarde por Papenfuss (1960), e atualmente é sinônimo de *Ulva rigida* C. Agardh. Mais tarde, baseando-se no tipo de “frutificação”, Kützting (1849) reagrupou as algas em duas grandes classes: Isocarpeae e Heterocarpeae. Boa parte das algas consideradas como verdes por ele foram incluídas em Isocarpeae, família Ulvaceae, como os gêneros *Phyllactidium* Kützting (sinônimo de *Coleochaete* Brébisson), *Protoderma* Kützting e *Prasiola* (C. Agardh) Meneghini. Os gêneros *Phycoseris* (= *Ulva*) e *Enteromorpha* foram retirados de Ulvaceae e incluídos em famílias próprias, Phycoserideae Kützting e Enteromorpheae Kützting, respectivamente. Para o estabelecimento da família Enteromorpheae, Kützting (1849) se baseou principalmente na morfologia do talo, incluindo os representantes tubulares nesta família e os foliáceos em Phycoserideae e Ulvaceae.

Thuret (1850) observou pela primeira vez e ilustrou detalhadamente a reprodução sexuada em três espécies de Ulvaceae: *Ulva bulbosa* Pasilot de Beauvois, *Enteromorpha clathrata* (Roth) Greville e *Phycoseris gigantea* Kützting. O autor também caracterizou seus

elementos de reprodução em bi- e quadri-flagelados. Mais tarde, Thuret (1854) descreveu a anatomia interna de *Ulva* e *Enteromorpha*, reforçando mais uma vez a ideia de que realmente se tratavam de gêneros distintos, *Ulva* sendo caracterizado por apresentar talo distromático e *Enteromorpha* monostromático. Além disso, o autor estabeleceu o gênero *Monostroma* Thuret, retirando de *Ulva* todas as espécies monostromáticas laminares não ocas para alocá-las no novo gênero.

J. Agardh (1883) estabeleceu, baseando-se em algumas características morfológicas e anatômicas, oito seções no gênero *Enteromorpha*: *Intestinales*, *Linzae*, *Compressae*, *Critinae*, *Percursae*, *Clathratae*, *Ramulosae* e *Linkianae*. Os caracteres estabelecidos por J. Agardh são até hoje utilizados para a diagnose em nível específico como: a forma da fronde, a constituição completa ou parcialmente monostromática, neste caso, restrita às margens do talo, a presença ou ausência de organização de células em fileiras longitudinais, o número de fileiras longitudinais quando presentes, e o formato das células em corte transversal. No entanto, o autor ainda manteve alguns gêneros de algas vermelhas, *Erythrotrichia* Areschoug (incluindo o seu atual sinônimo *Goniotrichum* Kützing), *Bangia* e *Porphyra* nas Ulvaceae.

Posteriormente, De Toni (1889) separou as algas verdes em quatro ordens: Confervoideae, Siphoneae, Protococcoideae e Conjugatae. A família Ulvaceae, dentre as outras 11 famílias reconhecidas pelo autor, permaneceu na ordem Confervoideae, na qual estavam incluídos os gêneros *Ulva*, *Monostroma*, *Enteromorpha*, *Letterstedtia* Areschoug, *Schizomeris* Kützing, *Prasiola*, *Protoderma* Kützing e *Ulvella* P. Crouan & H. Crouan, entre outros. O autor redescreveu sete variações morfológicas de *U. lactuca* para representantes laminares previamente descritas por outros autores como espécies distintas/variações morfológicas de outras espécies, fazendo o mesmo para algumas espécies de *Enteromorpha*.

Experimentos de cultura desenvolvidos antes do emprego de técnicas moleculares já demonstravam a ontogenia similar entre espécies de *Ulva* e *Enteromorpha* que passam por um estágio tubular nas fases iniciais de desenvolvimento (Gayral 1959, 1967), além da observação de progênie clonal com formas intermediárias entre laminar e tubular feita por Bonneau (1977). Formas intermediárias também são encontradas na natureza, como *U. chaugulii* M. G. Kavale & M. A. Kazi in Kazi *et al.* (2016) e *U. linza* que possuem talos distromáticos na porção central e tubulares monostromáticos nas margens ou apenas tubular monostromática na base como em *U. curvata* (Joly 1965, Kanagawa 1983, Cormaci *et al.* 2014, Kaze *et al.* 2016).

Borzí (1895) estabeleceu a ordem Ulotrichales para acomodar a família Ulvaceae. Contudo, Blackman & Tansley (1902), baseando-se na constituição celular do talo, retiraram as Ulvaceae de Ulotrichales e propuseram a ordem Ulvales. A justificativa dada pelos autores para a proposição da ordem foi a presença de talo parenquimatoso nas Ulvaceae, em contraste com os outros representantes da ordem Ulotrichales que possuíam talos filamentosos. Após essa proposição, surgiram duas vertentes de pensamento sobre *status* da ordem Ulvales entre os taxonomistas. Na primeira, estão os autores que não viam razões suficientes para segregá-la de Ulotrichales (Børgesen 1913, 1925, Taylor 1928, 1960, Fritsch 1935, Papenfuss 1955, 1968, Chapman 1961), e na segunda os que seguiram Blackman & Tansley (1902), aceitando a ordem Ulvales (Setchell & Gardner 1920, Silva 1962, Bliding 1963, 1968, Gayral 1966, Joly 1967, Prescott 1969).

Mais tarde, Floyd & O'Kelly (1984) recircunscreveram as ordens Ulvales e Ulotrichales empregando outros caracteres distintivos, além dos morfológicos consideradas por Blackman & Tansley (1902), como dados ultraestruturais das células móveis (gametas e esporos), estrutura e desenvolvimento dos gametângios e esporângios e histórico de vida previamente conhecidos de algumas espécies de algas verdes. A posição de Ulvales, como uma ordem independente foi finalmente definida depois do advento da biologia molecular (Cocquyt *et al.* 2010, Leliaert *et al.* 2012).

A partir do início dos anos 2000 o emprego da biologia molecular levou a grandes mudanças na taxonomia de *Ulva*. Os primeiros estudos moleculares foram baseados em marcadores nucleares, como os de Bae & Lee (2001) que segregaram três espécies de *Ulva* sob um novo gênero, *Umbraulva* Bae & Lee, com base no ITS nrDNA (ITS1, ITS2 e 5.8S) e em sequências parciais de SSU rDNA. Os autores propuseram as novas combinações: *Umbraulva japonica* (Holmes) Bae & I.K.Lee, *Umb. amamiensis* (Tanaka) Bae & I. K. Lee e *Umb. dangeardii* M. J. Wynne & G. Furnari (como *Umb. olivascens* (P. J. L. Dangeard) Bae & I. K. Lee, *nom. inval.*). *Umbraulva* é caracterizado por apresentar hábito infralitorâneo crescendo entre 3 a 15 m de profundidade e pela distinta tonalidade verde-olivácea que é conferida pela presença de sifonoxantina (Bae & Lee 2001).

Um importante marco na taxonomia do gênero *Ulva s.l.* foi o estudo molecular desenvolvido por Hayden *et al.* (2003). O enigma sobre as relações filogenéticas entre os gêneros *Ulva* e *Enteromorpha* foi finalmente resolvido pelas análises de sequências de ITS nrDNA e *rbcL*, que mostraram forte evidência de que ambos os gêneros, além do

monoespecífico *Chloropelta*, eram congêneros. Com isso, todas as espécies anteriormente alocadas no gênero *Enteromorpha* e *Chloropelta* foram reduzidas a sinônimos de *Ulva*, gênero mais antigo com prioridade de publicação. Os autores também confirmaram o gênero recém-estabelecido *Umbraulva* com alto suporte filogenético.

Estudos moleculares mais recentes incluíram outros marcadores como o *tufA*, assim como sequenciamento genômico, inclusive de materiais-tipo (Chávez Sánchez *et al.* 2019, Hughey *et al.* 2019, 2020, Melton & López Bautista 2020). Os resultados, em geral, não têm corroborado a identificação de espécies com base em dados morfo-anatômicos, revelando muitos nomes mal aplicados, não havendo correspondência genética entre as espécies moleculares e os morfotipos atribuídos a espécies tradicionalmente estabelecidas e amplamente citadas ao redor do mundo. Por exemplo, Chávez Sánchez *et al.* (2019) verificaram em suas análises de espécimes do Pacífico mexicano, que os morfotipos *U. lactuca* e *U. rigida* correspondem a *U. ohnoi*, o morfotipo *U. intestinalis* corresponde a *U. tepida* Y. Masakiyo & S. Shimada e os morfotipos de *U. clathrata* (Roth) C. Agardh e *U. flexuosa* correspondem a *U. torta* (Martens) Trevisan. Talos com morfotipo *U. lactuca* também se revelaram como *U. ohnoi* em amostras da Índia sequenciadas para o *rbcL* por Kazi *et al.* (2016).

O sequenciamento de espécimes-tipo levou à resolução de problemas taxonômicos antigos entre espécies cosmopolitas, como *U. fasciata* e *U. lactuca*; espécies de clima frio do Atlântico Norte e Pacífico Norte, como *U. fenestrata* Postels & Ruprecht e *U. stipitata* Areschoug (Hughey *et al.* 2019) e espécies do Pacífico Norte e Sul, *U. laetevirens* Areschoug, *U. pertusa*, *U. spathulata* Papenfuss e *U. australis* Areschoug (Hughey *et al.* 2020). O sequenciamento de todos os espécimes-tipo citados acima, e ainda de *U. lobata*, mostrou inequivocamente que essa última, assim como *U. fasciata*, são sinônimos heterotípicos de *U. lactuca* e que *U. stipitata* é sinônimo heterotípico de *U. fenestrata* (Hughey *et al.* 2019). Do mesmo modo, *U. laetevirens*, *U. pertusa* e *U. spathulata* são sinônimos heterotípicos de *U. australis* (Hughey *et al.* 2020). Diante do êxito na obtenção de sequências de DNA de materiais-tipo, Hughey *et al.* (2020) salientaram que este é o “único método confiável” atualmente para aplicar um nome correto ao gênero *Ulva*.

## 2.2. Revisão Histórica do gênero *Ulva* com ênfase no sudeste do Brasil

Levando-se em consideração o tempo cronológico, a precisão das informações acerca dos materiais coletados e o detalhismo dos estudos que foram posteriormente conduzidos, o estudo das algas do Brasil, enfocando o gênero *Ulva*, pode ser dividido em três fases:

- **Primeira fase – 1823 até meados de 1886**

A primeira fase é caracterizada por seu cunho mais exploratório e foi mediada por expedições patrocinadas por outros países, como a Áustria, que enviaram alguns naturalistas estrangeiros ao Brasil a fim de desvendar sua diversidade biológica, ou por trabalhos de revisão a partir do material coletado nessas expedições (Bicudo & Menezes 2010). As descrições das espécies que constam na literatura publicada nesse período, especialmente aquelas relacionadas às algas e outras criptógamas eram baseadas, principalmente, no aspecto geral do talo, por ex: coloração, textura e forma. Como resultado, tais descrições são bastante sucintas. Além disso, vale ressaltar que muitas informações acerca das coleções obtidas a partir dos materiais coletados nessas expedições carecem de dados importantes, como localidade e habitat mais precisos, além de não serem representativas em termos de cobertura amostral no território nacional (Bicudo & Menezes 2010).

Raddi (1823) foi o primeiro naturalista a investigar a diversidade de algas brasileiras a partir de material coletado por ele no Estado do Rio de Janeiro (Bicudo & Menezes 2010). Nesse trabalho, o autor descreveu *Ulva undulata* Raddi, um nome ilegítimo por ser um homônimo posterior de *Ulva undulata* Turra (1780), descrita a partir de uma localidade não especificada, na Itália.

Posteriormente, em sua obra "*Icones Selectae Plantarum Cryptogamicarum*", Martius (1828) descreveu e ilustrou várias espécies de criptógamas, incluindo oito espécies de macroalgas marinhas coletadas pelo próprio autor em um trecho litorâneo entre os Estados do Rio de Janeiro e da Bahia. Entre elas, ele descreveu uma nova espécie: *Ulva mertensii* Martius (basiônimo de *Dictyota mertensii* (Martius) Kützinger, alga parda da ordem Dictyotales), cuja localidade tipo é Salvador, Bahia.

Cinco anos mais tarde, Martius (1833) em sua obra "*Flora Brasiliensis*", resultado da expedição realizada em território brasileiro entre os anos de 1817 a 1820, incluiu o estudo de algas, líquens, hepáticas e gramíneas (Bicudo & Menezes 2010). Pela primeira vez foi dado um

tratamento mais abrangente às algas em função do número de espécies catalogadas (80 espécies), sendo sete de águas continentais e 73 de águas marinhas. É nessa obra que Martius estabeleceu o gênero *Hydrosolen*, no qual foram incluídas duas espécies tubulares previamente descritas sob o gênero *Ulva*: *H. compressus* (Linnaeus) Martius, coletada em Sebastianópolis (i.e., Rio de Janeiro) e *H. intestinalis* (Linnaeus) Martius, coletada em São Paulo. O gênero *Hydrosolen* é um *nom. illeg.*, que incluiu *Solenia nom. illeg.* C. Agardh (1824) como sinônimo. O autor também listou oito espécies reconhecidas por ele como pertencentes ao gênero *Ulva* encontradas em várias localidades do litoral brasileiro, com ênfase nos estados da Bahia e do Maranhão, a maioria atribuída atualmente a outros gêneros de algas vermelhas e pardas. Desse total, uma espécie nova foi descrita, *Ulva endiviifolia* Martius (localidade tipo: Salvador, Bahia, Brasil, “*In mari ad Soteropolin.*”), atualmente sinônimo da alga parda *Rosenvingea endiviifolia* (J. Agardh) M. J. Wynne & J. M. C. Nunes. Das sete espécies restantes atribuídas a *Ulva* por Martius (1833), apenas *U. lactuca* se manteve no gênero. As demais são atualmente atribuídas a alga vermelha *ErythroGLOSSUM laciniatum* (Lightfoot) Maggs & Hommersand (como *Ulva laciniata* Lightfoot) ou as algas pardas, *Dictyota mertensii* (como *Ulva mertensii*), *Spatoglossum schroederi* (C. Agardh) Kützing (como *Ulva schroederi* [“*schroederi*”] (C. Agardh) Mertens), *Dictyota dichotoma* (Hudson) J. V. Lamouroux (como *Ulva dichotoma* Hudson), *Dictyota bartayresiana* J.V.Lamouroux (como *Ulva bartayresiana* (J.V.Lamouroux) Martius) e *Dictyota fasciola* (Roth) J. V. Lamouroux (como *Ulva fasciola* (Roth) Martius).

No mesmo ano, Greville (1833), a partir da obra “*Voyage dans le district des Diamans et sur le littoral du Brésil*” de Saint-Hilaire (1833), que havia participado de uma expedição no Brasil anos antes, citou as espécies *Enteromorpha clathrata* (Roth) Greville, coletada na Lagoa de Saquarema e *Enteromorpha compressa* (Linnaeus) Nees, coletada em Macaé, ambas no Rio de Janeiro (Kanagawa 1983).

De 1833 a 1890 diferentes naturalistas coletaram ou revisaram citações de *Ulva* (ou *Enteromorpha*) para o Brasil, especialmente coletadas na costa do Rio de Janeiro, sendo citadas: *U. rigida* (Dunal 1833; Montagne 1839 para o RJ; Martens 1870, como *Phycoseris rigida*); *U. lactuca* (Montagne 1846 para o RJ; Martens 1866, como *Phycoseris fasciata* (Delile) Montagne; Zeller 1876, como *Phycoseris lobata* Kützing para o RJ); *Enteromorpha compressa* (Dunal 1833; Martens 1864, como *E. complanata* Kützing para o RJ; Möebius 1890 para o RJ) e *E. clathrata* (Roth) J. Agardh (Möebius 1890 para o RJ) (Oliveira Filho 1977, Kanagawa 1983).

Duas variedades novas foram descritas a partir de material coletado no Rio de Janeiro. Zeller (1879) descreveu *Enteromorpha ramulosa* (Smith) Carmichael (sinônimo de *Ulva clathrata*) var. *elongata* Zeller com base em material coletado por Glaziou durante sua estadia no Brasil, e Piccone (1886) descreveu a variedade *Ulva fasciata* Delile var. *lobata* Piccone (sinônimo de *Ulva lactuca*) coletada durante a viagem italiana de circunavegação do “Vettor Pisani”, uma grande expedição científica feita pelos oceanos Atlântico e Pacífico que ocorreu entre os anos de 1882 a 1885 (Kanagawa 1983, Groeben 1990).

### **Segunda fase – 1905 até meados de 1944**

Assim como a primeira, a segunda fase dos estudos ficológicos no Brasil ainda era, em grande parte, protagonizada por pesquisadores estrangeiros. Entretanto, ao invés de ocorrer expedições com o intuito de coletar vários materiais biológicos diferentes, houve, em boa parte dos casos, um real e inédito enfoque em investigar a diversidade de algas marinhas brasileiras. Graças ao avanço científico e tecnológico proporcionado pelo surgimento da microscopia, iniciado no século XVII e a sua crescente utilização para fins científicos, as descrições dos táxons se tornaram muito mais elaboradas. Tais caracterizações morfológicas passaram a ser baseadas não somente na morfologia geral do talo, mas também pela caracterização anatômica das células, suas formas e dimensões, bem como numa melhor descrição das estruturas reprodutivas. Além disso, houve um cuidado maior em informar de maneira relativamente mais precisa e específica as localidades onde as algas eram coletadas, mencionando, em muitos casos, o município de ocorrência.

Entre os trabalhos desenvolvidos nesse período, pode-se destacar o de Gepp & Gepp (1905) que citaram *U. lactuca* pela primeira vez para o Estado de São Paulo, sem especificar a localidade. Luetzelburg (1922-1923) que citou para o Rio de Janeiro os táxons: *E. compressa* f. *lingulata* Hauck (sinônimo de *U. compressa*) e *E. erecta* (Lyngbye) Carmichael (sinônimo de *U. paradoxa*) para o litoral de Jacuacanga, *E. linza* para Jacuacanga e Angra dos Reis e *U. lactuca*, que não teve sua localidade especificada. Schmidt (1924) publicou uma lista com aproximadamente 19 táxons de algas marinhas que haviam sido coletados por P. von Luetzelburg em três diferentes pontos da costa brasileira (Joly 1954, Kanagawa 1983). Desse total, o autor mencionou a ocorrência de três táxons de *Ulva*: *U. lactuca* var. *rigida* (C. Agardh) Le Jolis (sinônimo de *U. rigida*) no Município de Jacuacanga (RJ), no município de Mucuripe (CE) e no Município de Cabo Branco (PE), *U. linza* para o Rio de Janeiro e *E. erecta* para o Rio

de Janeiro e Ceará (localidades não especificadas). Howe (1928) citou a ocorrência de *U. lactuca* para a Ilha de Paquetá (RJ) e *E. prolifera* (O. F. Müller) J. Agardh para a Ilha do Coco e Niterói (RJ) e Bahia.

Até aquele momento, a maior contribuição ao conhecimento da diversidade de algas no Brasil se deu por três trabalhos consecutivamente publicados por Taylor (1930a, 1930b, 1931). No primeiro, o autor apresentou uma lista de algas coletadas durante as expedições de Hassler, Albatross e Schmitt, citando pela primeira vez para o Brasil *Enteromorpha flexuosa* (Wulfen) J. Agardh, coletada no Rio de Janeiro, *U. lactuca* var. *rigida* para Pedra de Itapucas, Niterói (RJ), Ilha Bela (SP) e São Francisco do Sul (SC) e *U. fasciata* em Niterói (RJ). O segundo trabalho publicado no mesmo ano por Taylor consistiu em uma nota sobre as algas marinhas de São Paulo, no qual citou *U. fasciata* para os municípios do Guarujá, São Vicente e Itanhaém e *E. compressa* para o Guarujá e Itanhaém. No ano seguinte, o autor fez uma sinopse das algas até então referidas para costa brasileira e comentou sobre o *status* de algumas espécies cujo posicionamento taxonômico era duvidoso, além de tecer comentários referentes às características da flora marinha bentônica brasileira (Pereira 1973). Nesse trabalho, foram citadas *E. lingulata* J. Agardh (sinônimo de *U. flexuosa*) (RJ), Itanhaém e Guarujá (SP), *E. erecta* (RJ, CE), *E. prolifera* (RJ, BA), *E. compressa* (RJ, CE, PB), *E. linza* (RJ, SC), *U. fasciata* Macaé, Niterói (RJ), São Vicente, Itanhaém (SP), Fernando de Noronha (PE) e *U. lactuca* var. *rigida*, referenciada para o sudeste (RJ, SP) e para as regiões nordeste (CE, PB, BA) e sul (SC).

Em seu trabalho onde descreveu a vegetação litorânea do Brasil, Rawitscher (1944) citou a ocorrência de *E. compressa*, *E. linza*, *U. fasciata* e *U. lactuca* para o litoral de São Paulo. O autor alemão foi responsável por orientar o doutoramento de alguns pesquisadores que futuramente propulsionariam os estudos botânicos no Brasil, entre eles Ailton Brandão Joly (Morretes 1994).

### **Terceira fase – 1952 aos dias de hoje**

Ao longo dos anos, a participação de cientistas estrangeiros nos estudos referentes às algas brasileiras se tornava cada vez menos expressiva. Com isso, a terceira fase dos estudos da ficoflora marinha brasileira pode ser definida pelo seu estabelecimento definitivo, bem como por ser finalmente protagonizada por pesquisadores brasileiros. Graças aos esforços de Ailton Brandão Joly, pioneiro da ficologia brasileira, houve um real interesse em investigar a

diversidade de algas marinhas de várias localidades do litoral brasileiro. A partir desse momento, seriam desenvolvidos vários trabalhos, desde levantamentos florísticos, estudos de cunho taxonômico, entre outros, bem como o aperfeiçoamento de outros pesquisadores que, mais tarde, se tornariam seus colaboradores em pesquisas futuras.

O levantamento das citações de *Ulva* na costa brasileira, principalmente a partir de Joly (1957), soma 14 espécies, duas subespécies e uma forma, distribuídas do Maranhão ao Rio Grande do Sul, incluindo ilhas oceânicas (Tabela 1). Os estudos que abordaram representantes do gênero *Ulva*, principalmente na região sudeste, foram em grande parte de natureza florística: Joly (1957, 1965) para SP, Ugadim (1973) para SP e PR; Yoneshigue-Braga (1970), Yoneshigue (1985) para o RJ; Pedrini *et al.* (1989), Mitchell *et al.* (1990) e Nassar *et al.* (2001) para o ES, incluindo o Arquipélago da Trindade e Martim Vaz. Exceções são os trabalhos de Kanagawa (1983), que abordou aspectos taxonômicos da ordem Ulvales para o Estado de São Paulo, Barata (2004), que fez um estudo taxonômico da Classe Ulvophyceae para o Estado do Espírito Santo e Coto & Pupo (2009) que estudaram as Ulvophyceae do Estado de São Paulo.

Recentemente, Martins (2016) empregou pela primeira vez o marcador molecular *tufA* para confirmar a identificação de populações de *U. lactuca* (como *U. fasciata*) no Rio de Janeiro e Batista (2018) gerou as primeiras sequências de *rbcl* para o complexo *U. fasciata/U. lactuca* no litoral brasileiro, abrangendo a região nordeste (Bahia, Pernambuco e Arquipélago de Fernando de Noronha) e sul (Paraná e Santa Catarina). Além disso, detectou a presença de *Ulva ohnoi*, considerada pela autora como uma possível espécie introduzida em Fernando de Noronha, e tida como oportunista e invasora em várias partes do mundo.

No Brasil, mesmo sendo considerado um importante componente da flora marinha, são poucos os trabalhos que abordaram aspectos moleculares de *Ulva* (Martins 2016, Batista 2018). Sua taxonomia é historicamente confusa, reforçada pela grande plasticidade morfológica e pelos poucos caracteres morfo-anatômicos diagnósticos utilizados para a separação dos seus táxons específicos e infraespecíficos. A Tabela 1 resume as principais citações de espécies do gênero no litoral brasileiro.

**Tabela 1.** Lista das espécies de *Ulva* L. reportadas para o Brasil e sua distribuição geográfica.

<b>Táxons</b>	<b>Localidade-tipo</b>	<b>Distribuição na costa brasileira</b>	<b>Referências</b>
<i>Ulva chaetomorphoides</i> (Børgesen) Hayden <i>et al.</i>	Lagoa de Bovoni, St. Thomas, Ilhas Virgens	<b>Nordeste:</b> BA, CE, MA, PB, PE <b>Sudeste:</b> ES, RJ, SP <b>Sul:</b> RS	Joly (1957), Taylor (1960), Yoneshigue-Braga (1970), Ugadim (1973, como <i>E. ramulosa</i> (Smith) Carmichael), Baptista (1977, como <i>E. ramulosa</i> ), Mitchell <i>et al.</i> (1974; 1979, como <i>E. ramulosa</i> ), Oliveira Filho (1977), Kanagawa (1983, 1984), Barata (2004), Moura (2015)
<i>U. clathrata</i> (Roth) C.Agardh	Mar Báltico, Alemanha	<b>Nordeste:</b> BA, CE, MA e PI; <b>Sudeste:</b> ES, RJ e SP; <b>Sul:</b> PR, RS e SC.	Yoneshigue-Braga (1970), Kanagawa (1983, como <i>E. crinita</i> Nees), Mitchell <i>et al.</i> (1990), Barata (2004), Coto & Pupo (2009), Moura (2015)
<i>U. compressa</i> Linnaeus	Provavelmente Bognor, Sussex, Inglaterra	<b>Nordeste:</b> BA, CE, PB, PE, RN <b>Sudeste:</b> ES, RJ, SP <b>Sul:</b> PR, RS, SC	Yoneshigue-Braga (1970), Mitchell & Shindo (1977), Moura (2015)
<i>U. flexuosa</i> Wulfen subsp. <i>flexuosa</i>	Diurno, próximo a Trieste, Itália	<b>Nordeste:</b> BA, CE, PB, PE, RN, SE <b>Sudeste:</b> ES, RJ, SP <b>Sul:</b> PR, RS, SC <b>Ilhas Oceânicas:</b> Abrolhos, Fernando de Noronha, Atol das Rocas	Taylor (1960), Joly (1957, como <i>E. lingulata</i> J. Agardh), 1965), Yoneshigue-Braga (1970), Pereira (1974), Mitchell & Shindo (1977, incluindo <i>E. lingulata</i> ), Pedrini (1980, como <i>E. lingulata</i> ), Kanagawa (1983; 1984), Nassar <i>et al.</i> (2001), Barata (2004), Coto & Pupo (2009), Moura (2015)
<i>U. flexuosa</i> subsp. <i>paradoxa</i> (C.Agardh) M.J.Wynne	Bangor, Wales, Grã-Bretanha	<b>Nordeste:</b> BA, PB, PE <b>Sudeste:</b> ES, RJ, SP	Taylor (1960), Kanagawa (1983, como <i>E. paradoxa</i> (C. Agardh) Kützinger, Mitchell <i>et al.</i> (1979, como <i>E. paradoxa</i> ), Kanagawa (1984, como <i>E. paradoxa</i> ), Barata (2004, como <i>E. paradoxa</i> ), Coto & Pupo 2009 (como <i>U. paradoxa</i> C. Agardh.)
<i>U. flexuosa</i> f. <i>submarina</i> (Collins & Hervey) M.J.Wynne	Bermuda	<b>Sudeste:</b> SP	Ugadim (1973, como <i>E. flexuosa</i> f. <i>submarina</i> Collins & Hervey
* <i>U. hookeriana</i> (Kützinger) Hayden <i>et al.</i>	Desconhecida	<b>Sudeste:</b> RJ <b>Sul:</b> RS	Taylor (1939), Moura (2015)
<i>U. intestinalis</i> Linnaeus	Woolwich, Londres, Inglaterra?	<b>Nordeste:</b> BA, CE, RN <b>Sudeste:</b> RJ, SP <b>Sul:</b> RS	Taylor (1931, 1960), Moura (2015)
<i>U. lactuca</i> Linnaeus	“In oceano” [Oceano Atlântico]	<b>Nordeste:</b> AL, BA, CE, MA, PB, PE, PI, RN <b>Sudeste:</b> ES, RJ, SP <b>Sul:</b> PR, RS, SC <b>Ilhas Oceânicas:</b> Abrolhos, Fernando de Noronha, Atol das Rocas, Ilha da Trindade	Joly (1957, 1965, incluindo <i>U. fasciata</i> ), Yoneshigue-Braga (1970, incluindo <i>U. fasciata</i> ), Ugadim (1973), Pereira (1974), Baptista (1977, incluindo <i>U. fasciata</i> ), Mitchell & Shindo (1977, incluindo <i>U. fasciata</i> ) Oliveira-Filho (1977, incluindo <i>U. fasciata</i> ), Kanagawa (1983, 1984, incluindo <i>U. fasciata</i> ), Nunes (1998), Pedrini <i>et al.</i> (1989), Nassar <i>et al.</i> (2001, incluindo <i>U. fasciata</i> ), Coto & Pupo (2009, incluindo <i>U. fasciata</i> ), Moura (2015, incluindo <i>U. fasciata</i> )

Continuação da Tabela 1.

Táxons	Localidade- tipo	Distribuição na costa brasileira	Referências
<i>U. linza</i> Linnaeus	“In oceano” (Linnaeus); Sheerness, Kent, England (Hayden <i>et al.</i> 2003)	<b>Nordeste:</b> CE, MA, PE, RN <b>Sudeste:</b> ES, RJ, SP <b>Sul:</b> PR, RS, SC	Joly (1957, 1965), Yoneshigue-Braga (1970), Baptista (1977), Oliveira-Filho (1977), Kanagawa (1983), Nunes (1998), Barata (2004), Coto & Pupo (2009), Moura (2015)
<i>U. ohnoi</i> M. Hiraoka & S. Shimida	Baía de Tosa, Tosa, Kochi, Japão	<b>Nordeste:</b> PE, Fernando de Noronha	Batista (2018)
<i>U. polyclada</i> Kraft	Croácia, Split; Itália, Nápolis	<b>Nordeste:</b> RN, Atol das Rocas	Oliveira Filho & Ugadim (1974, 1976, como <i>U. multiramosa</i> E.Taskin), Moura (2015, como <i>U. multiramosa</i> )
<i>U. prolifera</i> O.F.Müller	Lolland, Dinamarca	<b>Nordeste:</b> PE <b>Sudeste:</b> ES, RJ, SP <b>Sul:</b> SC	Mitchell <i>et al.</i> (1979), Kanagawa (1983), Barata (2004), Moura (2015)
* <i>U. ralfsii</i> (Harvey) Le Jolis	Bangor, País de Gales	<b>Sudeste:</b> RJ	Moura (2015)
<i>U. rigida</i> C.Agardh	Cádiz, Espanha	<b>Nordeste:</b> BA, PE, SE <b>Sudeste:</b> ES, RJ, SP <b>Sul:</b> RS, SC <b>Ilhas Oceânicas:</b> Fernando de Noronha	Santos (1983), Yoneshigue (1985), Pereira (1974), Barata (2004), Coto & Pupo (2009), Moura (2015)

\*Ocorrência não confirmada (Moura 2015).

### 3. Justificativa

Grande parte dos representantes marinhos do gênero *Ulva* está bem distribuída na zona costeira brasileira. São organismos de extrema importância para o ecossistema e para o homem, uma vez que, além de servirem de alimento para a biota marinha, são considerados bioindicadores de poluição ambiental e têm mostrado potencial para a produção industrial do país. Apesar do grande avanço que estudos moleculares e filogenéticos têm propiciado para o conhecimento da diversidade do gênero *Ulva*, com a correção de inúmeras identificações equivocadas, melhor delimitação do gênero e de espécies e o reconhecimento de espécies crípticas, trabalhos dessa natureza são praticamente inexistentes no Brasil, indicando uma enorme lacuna no conhecimento da sua composição na costa brasileira. Trabalhos sobre o gênero para a região sudeste do Brasil empregando-se dados moleculares são restritos a um único marcador (*tufA*) e a apenas uma espécie, *U. lactuca* (como *U. fasciata*). Diante disso, esse estudo visou investigar a diversidade do gênero *Ulva* na região sudeste do Brasil, utilizando como base dados oriundos da taxonomia clássica vinculados às análises

moleculares, afim de suprir essa carência de conhecimento sobre a diversidade desses organismos no país. Espera-se que esse estudo possa servir de suporte para estudos posteriores sobre ecologia, conservação das comunidades bentônicas e sustentabilidade, utilizando esses recursos de maneira racional.

## 4. Objetivos

---

### 4.2. Objetivo geral

Investigar a diversidade do gênero *Ulva* no litoral sudeste do Brasil de forma a contribuir para o conhecimento da flora marinha do país.

### 4.3. Objetivos específicos

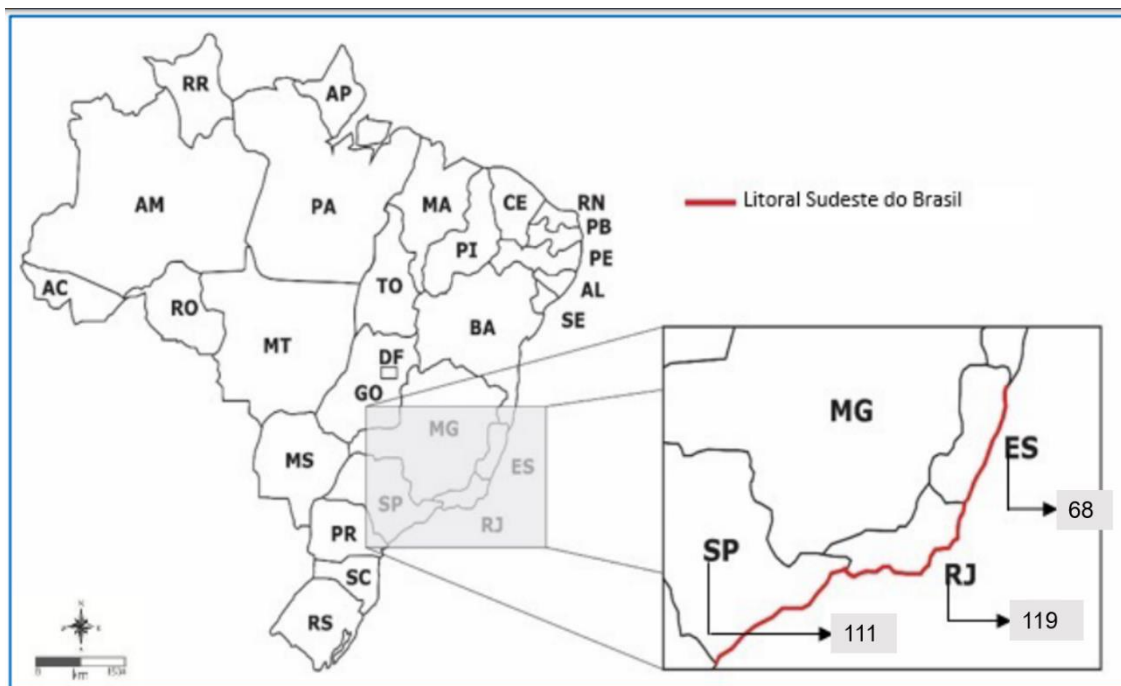
- Gerar dados morfológicos e moleculares dos representantes do gênero *Ulva* ocorrentes no sudeste brasileiro;
- Delimitar as espécies usando o marcador molecular plastidial do tipo DNA *Barcode*, *tufA*;
- Obter inferências filogenéticas do grupo utilizando os marcadores moleculares plastidiais *tufA* e *rbcl*.

## 5. Material e métodos

---

### 5.1. Área de estudo

O litoral do sudeste brasileiro compreende os Estados do Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo e está inserido entre as coordenadas 18°19'53.84"S – 39°40'04.67"W e 25°18'37.79"S – 48°05'39.81"W, correspondendo a uma extensão total de 1.650 km. Ao norte, limita-se no Estado da Bahia pela Ponta dos Lençóis (18° 20'S – 39° 40'W), ao sul no Estado do Paraná pela Ilha do Cardoso (18° 20'S – 39° 40'W) (Figura 5).



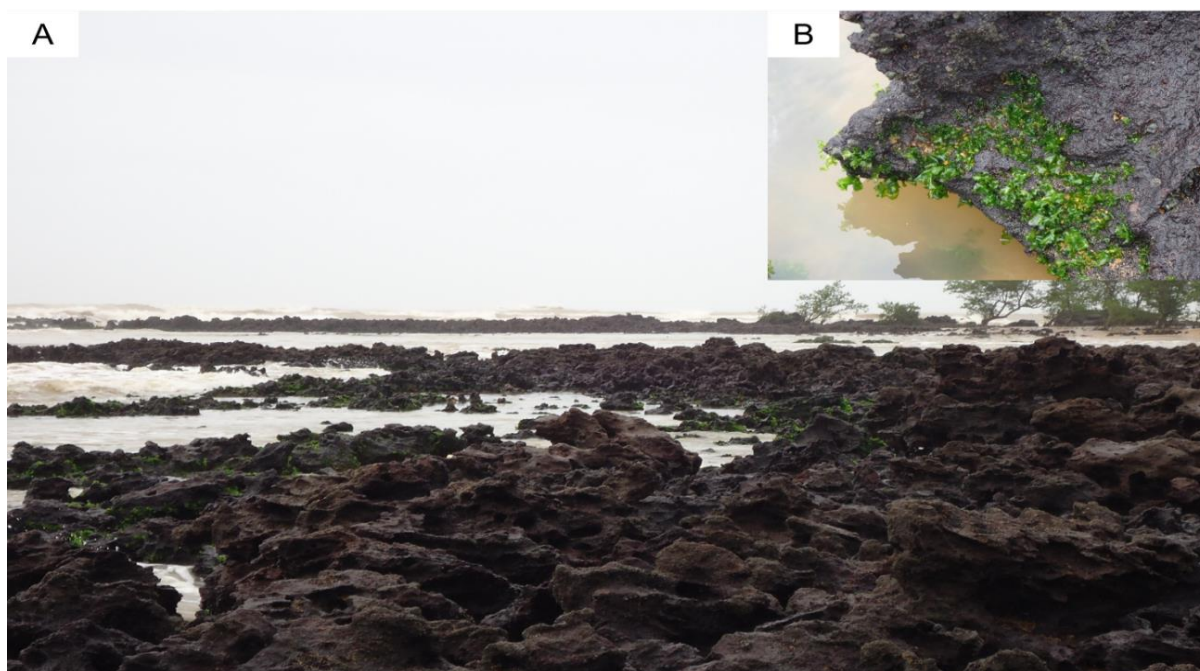
**Figura 5.** Mapa geopolítico do Brasil destacando o litoral da região sudeste, em vermelho, e o número de amostras coletadas em cada estado (Modificado de Mungioli 2016).

O substrato presente na região entremarés do sudeste do Brasil pode ser de três tipos:

1. recifes de arenito ferruginoso (Figura 6), de origem continental, constituídos por sedimentos arenosos e areno-argilosos, cimentados por material ferruginoso e que ocorrem exclusivamente ao norte de Vitória, capital do Espírito Santo, entre Carapebus e Barra do Riacho (Barata 2004);
2. recifes de arenito (Figura 7), menos abundantes, onde aparecem em pontos isolados ao longo do litoral do Espírito Santo e são formados pela consolidação da areia da praia através de material calcário (Guimarães 1990);
3. costões rochosos (Figuras 8, 9 e 10), constituídos de rochas do tipo granito-gnaiss, correspondentes ao afloramento do Pré-Cambriano, cujas margens que entram em contato com a água são biologicamente ricas em espécies de hábito sésil, como as macroalgas e outros animais (Guimarães 2003, Barata 2004). Ocorrem especialmente ao sul de Vitória e nas demais regiões; são predominantes em toda a faixa litorânea, constituindo o principal substrato para macroalgas nos Estados do Rio de Janeiro e São Paulo.



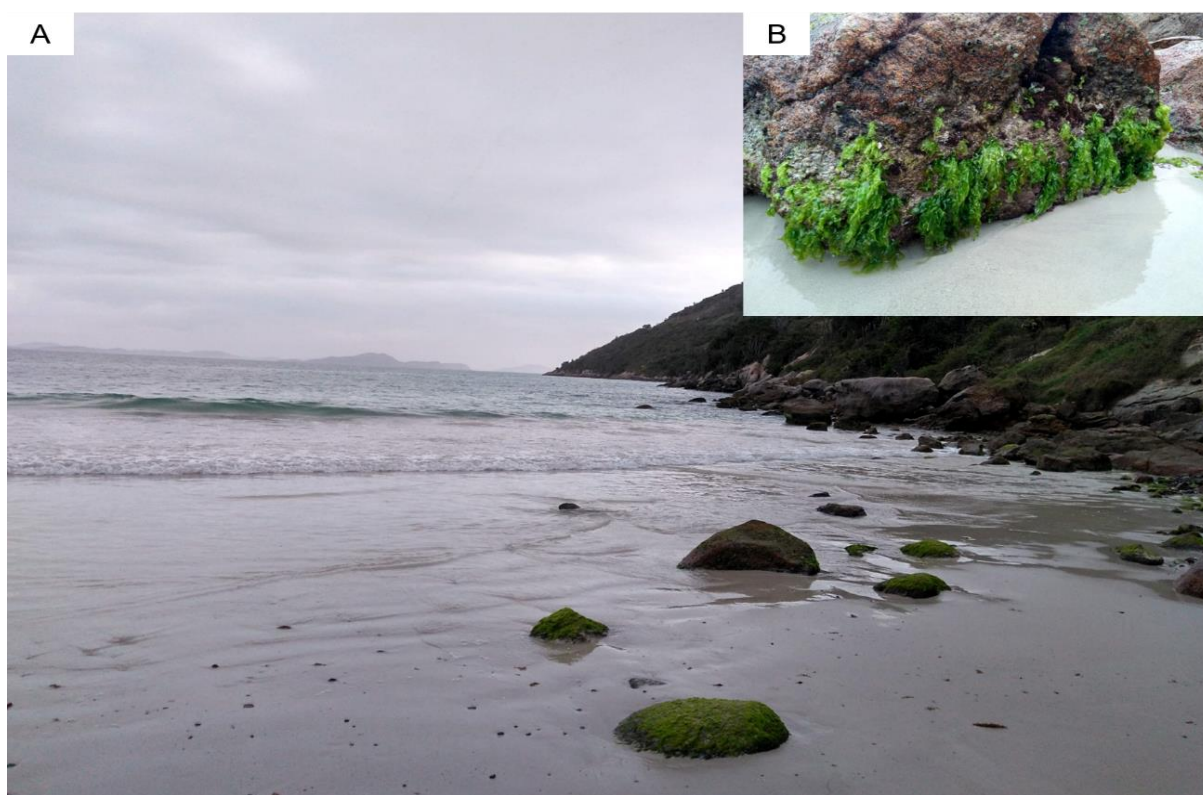
**Figura 6.** Praias visitadas – Enseada das Garças, Espírito Santo. **A.** Vista geral da praia da Enseada das Garças, localizada no Município de Fundão, no Espírito Santo. **B.** Populações de *Ulva* spp. em ambiente natural.



**Figura 7.** Praias visitadas – Laripe, Espírito Santo. **A.** Vista geral do recife da Praia do Laripe, localizada no Município de Serra, no Espírito Santo. **B.** Populações de *Ulva* cf. *lactuca* no ambiente natural.



**Figura 8.** Praias visitadas – Praia Rasa, Rio de Janeiro. **A.** Vista geral do costão da Praia Rasa, localizada no Município de Armação dos Búzios, no Rio de Janeiro. **B.** Populações de *Ulva* spp. em ambiente natural.



**Figura 9.** Praias visitadas – Prainha, Rio de Janeiro. **A.** Vista geral da Prainha, localizada no Município de Arraial do Cabo, no Rio de Janeiro. **B.** Populações de *Ulva* cf. *lactuca* no ambiente natural.



**Figura 10.** Praias visitadas – Mar Casado, São Paulo. **A.** Detalhe do costão da Praia do Mar Casado, localizada no Município do Guarujá, em São Paulo. **B.** Populações de *Ulva* spp. em ambiente natural.



**Figura 11.** Praias visitadas – José Menino, São Paulo. **A.** Detalhe da margem esquerda do Canal 1 na Praia de José Menino, localizado no Município de Guarujá, em São Paulo. **B.** Populações de *Ulva* spp. no ambiente natural.

## 5.2. Coleta e processamento das amostras

As amostras foram coletadas seguindo técnicas usuais em ficologia em diversos pontos georreferenciados da região sudeste brasileira no ano de 2019, totalizando 33 pontos de coleta e 298 amostras (Anexo 1, Tabela 2). Todo o material foi coletado da região entremarés até a franja do infralitoral durante as marés de sizígia previamente verificadas a partir da previsão das tábuas de maré disponibilizadas pelo Diretoria de Hidrografia e Navegação da Marinha (DHN) correspondentes ao Terminal da Ponta do Ubu para o litoral do Espírito Santo, aos Portos de São Sebastião e de Santos para o litoral de São Paulo e aos Portos do Rio de Janeiro – Ilha Fiscal e do Forno para o litoral do Rio de Janeiro. Anotações e fotografias do ambiente, do hábito das algas e outras eventuais caracterizações também foram feitas.

Após a coleta, quando possível, cada exemplar foi submetido a uma triagem sob microscópio estereoscópio Stemi 305 EDU (Zeiss, Göttingen, Alemanha) para limpeza de macroalgas epífitas, diatomáceas e impurezas, efetuada com a utilização de pinças e escovas. Posteriormente, para os estudos moleculares, porções de cada amostra foram extraídas, secas em papel toalha e acondicionadas em sacos tipo *zip-lock* contendo sílica gel; para os estudos morfológicos, o restante da amostra foi acondicionado em potes contendo formaldeído a 4% ou álcool 70%.

## 5.3. Estudos morfológicos

Os representantes foram analisados e estudados detalhadamente sob estereomicroscópio Stemi 305 EDU e microscópio óptico Primo Star (Zeiss, Göttingen, Alemanha). As ilustrações para cada táxon foram feitas por meio de fotografias com câmera digital (Sony Cyber Short, W570), onde foi representado o hábito mais comum do talo e suas variações morfológicas. Para cada característica vegetativa e reprodutiva mensuráveis foram feitas, quando possível, um conjunto de 10 medidas utilizando-se ocular micrométrica com exemplares escolhidos aleatoriamente. Para tais medidas, foram fornecidos os valores mínimos e máximos, dados como comprimento x diâmetro. Neste trabalho, as características diagnósticas que foram consideradas relevantes para a separação de espécies foram: (1) tipo de talo (laminar distromático ou tubular monostromático); (2) coloração e textura do talo; (3) margens (nas formas laminares); (4) arranjo e forma das células em vista superficial (nas formas tubulares); (5) presença de proliferações (nas formas tubulares); (6) tamanho das células em diferentes partes do talo; (7) forma das células em corte transversal; (8) posição e

forma do cloroplasto em corte transversal e (9) número de pirenídeos por célula (Hayden *et al.* 2003, Brodie *et al.* 2007, Coto & Pupo 2009). A determinação das estruturas vegetativas e reprodutivas (ex: proliferação, eixo principal, estipe etc.) foi definido conforme Kanagawa (1983). Para o número de pirenídeos por célula em vista superficial, foram fornecidos o intervalo médio e os números mínimos e máximos, expressos entre parênteses.

Após a análise morfológica, o material foi herborizado conforme o protocolo usual em algas marinhas (Fidalgo & Bononi 1984) e as exsiccatas foram depositadas no herbário SPF, do Instituto de Biociências (IB) da Universidade de São Paulo (USP). Para fins comparativos foram examinados materiais depositados no SPF.

## **5.4. Estudos moleculares**

### **5.4.1. Extração do DNA**

As extrações do DNA foram realizadas com uso do kit de extração de tecidos vegetais NucleoSpin® Plant II-Macherey-Nagel (Bethlehem, PA, EUA) de acordo com o protocolo do fornecedor. Após a extração, o DNA total foi submetido à eletroforese em gel de agarose 0,7%, em tampão tris-borato-EDTA, corado com GelRed concentrado (GG), para averiguação da qualidade e quantidade de DNA extraído (Sambrook *et al.* 1989). Ao final as amostras de DNA foram armazenadas a -20°C.

### **5.4.2. Amplificações por PCR (Reação em cadeia da polimerase)**

O DNA extraído foi amplificado através da técnica de PCR (*Polymerase Chain Reaction*). As condições de amplificação para um volume final de 25 µL foram: 7,25µL de água ultrapura autoclavada, 1µL de cada amostra de DNA total, 5µL de tampão (5x), 1,5µL de MgCl<sub>2</sub> (50 mM), 1µL de dNTP (10 mM), 1µL de cada primer (10 mM) e 0,25µL de *Taq* Polimerase (10 mM). As reações de PCR foram realizadas nos termocicladores MiniCycler MJ Research (Reno, Nevada, EUA) e TC-512 Thermal Cycler Techne Barlworld Scientific (Burlington, NJ, EUA). O gene *tufA* foi amplificado a partir da combinação dos *primers tufAF* e *tufAR* e gene *rbcl* foi amplificado em duas partes, usando as seguintes combinações de *primers*: F22-41 - R1396-1372 e F623-603 - R689-667 (Tabela 3). Para o *tufA* foi utilizado o ciclo de Famá *et al.* (2002) e para o *rbcl* o de Loughnane *et al.* (2008).

**Tabela 3.** Relação de *primers* direto (F) e reverso (R) para os marcadores utilizados na PCR e sequenciamento.

Primer	Gene	Sequência (5' → 3')	Referência
<i>tufAF</i>	<i>tufA</i>	5'TGAAACAGAAAMAWCGTCATT ATGC 3'	Famá <i>et al.</i> (2002)
<i>tufAR</i>	<i>tufA</i>	5' CCTTCNCGAATMGCRAAWCGC 3'	Famá <i>et al.</i> (2002)
<i>rbcl-F-22-41</i>	<i>rbcl</i>	5' AAAGCNGGKGTWAAAGAYTA 3'	Curtis <i>et al.</i> (2008)
<i>rbcl-R-689-667</i>	<i>rbcl</i>	5' GCTTGWGMTTTRTARATWGCTTC 3'	Hanyuda <i>et al.</i> (2000)
<i>rbcl-F-623-603</i>	<i>rbcl</i>	5' TCWCAACCHTYTATGCGTTGG 3'	Curtis <i>et al.</i> (2008)
<i>rbcl-R-1396-1372</i>	<i>rbcl</i>	5' AATTTCTTTCCAAACTTCACAAGC 3'	Lam & Zechman (2006)

Após a reação, os fragmentos de DNA amplificados foram submetidos à eletroforese em gel de agarose (0,7%) para verificação do tamanho e quantidade de DNA amplificado. O gel foi carregado com as amostras de DNA e tampão de carregamento (azul de bromofenol 0,25%, xileno cianol 0,25%, EDTA 50Mm e glicerol 30%). O marcador de tamanho foi o 1Kb DNA Ladder (Invitrogen). O DNA no gel foi visualizado através de um transluminador UV, acoplado a um sistema de fotografia digital (Kodak). Para a purificação, foi utilizado o kit GFX™ PCR DNA and Gel Band Purification Kit, GE Healthcare (Buckinghamshire, Inglaterra). Em seguida, os mesmos foram quantificados utilizando 1µL da amostra do DNA purificado para a análise da concentração de ácido nucleico (DNA/µL), usando-se o equipamento NanoDrop 2000 – Spechtometer (Wilmington, DE, EUA) para então serem encaminhadas para sequenciamento.

### 5.4.3. Sequenciamento de DNA

As amostras foram sequenciadas no sequenciador automático ABI PRISM 3130DNA, Applied Biosystems (Foster City, EUA) com uso do kit “Cycle Sequencing, Big-Dye Terminator” (Applied Biosystems) e com os mesmos *primers* empregados na PCR. A reação foi feita com volume final de 10 µL (1 a 4 µL de produto purificado da PCR, 2 µL de 5x buffer, 2 µL de dideoxinucleosídeos, 2 a 5 µL de água mili-q autoclavada e realizada no mesmo termociclador da PCR com 40 ciclos a 96 °C por 10 seg, 54 °C por 20 seg e 60 °C por 4 min. As sequências direta e reversa obtidas foram alinhadas manualmente ou no Clustal W usando-se os programas computacionais BioEdit v7.0.4.1 (Hall 1999) e MEGA 6 (Tamura *et al.* 2013) para a construção de uma sequência-consenso para cada amostra. Todos os alinhamentos foram

revisados manualmente utilizando o eletroferogramas das sequências. Cada fragmento e as sequências-consenso foram comparados com as sequências depositadas no banco de dados GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>), usando o algoritmo *BlastN* (Altschul *et al.* 1997). Alinhamentos múltiplos para as sequências *tufA* e *rbcL* foram construídos usando o programa BioEdit v7.0.4.1.

#### 5.4.4. Análises Filogenéticas

As árvores filogenéticas foram construídas a partir dos alinhamentos das sequências obtidas neste estudo e das sequências disponíveis no GenBank (Anexo 2, Tabela 4; Anexo 3, Tabela 5). As inferências filogenéticas foram conduzidas por meio de métodos de máxima verossimilhança e análise Bayesiana.

Os modelos evolutivos ótimos de substituição nucleotídica para máxima verossimilhança (ML) e inferência bayesiana (BI) foram selecionados usando-se o programa jModeltest v2.1.10 (Darriba *et al.* 2012) sob Akaike Information Criterion (AIC) implementado no servidor online CIPRES Science Gateway v3.3 (Miller *et al.* 2010), <https://www.phylo.org/>. O modelo selecionado foi o GTR+I+G. A análise de ML foi realizada usando-se o IQ-Tree v1.4.3 (Nguyen *et al.* 2015) com 1000 réplicas de bootstrap no portal da web IQ-Tree, <http://iqtree.cibiv.univie.ac.at/>. A BI foi realizada com o programa MrBayes v3.2.2 (Ronquist *et al.* 2012) e constituiu de duas execuções cada uma com quatro cadeias de Markov Monte Carlo (MCMC, uma quente e três frias) amostrando uma árvore a cada 1000 gerações por 5.000.000 gerações, começando com uma árvore aleatória. Os primeiros 25% das árvores foram descartados em ambas as corridas como o “burn-in” para a construção da árvore consenso. A faixa de valores de divergência para o *tufA* e *rbcL*, dentro e entre espécies, foi calculada usando distâncias “p” não corrigidas no PAUP v4.0 beta10 (Swofford 2002) ou MEGA 6 (Tamura *et al.* 2013).

## 6. RESULTADOS E DISCUSSÃO

---

### 6.1. Sinopse dos táxons reconhecidos neste estudo

Filo Chlorophyta

Classe Ulvophyceae

Ordem Ulvales

Família Ulvaceae

Gênero *Ulva* Linnaeus

*Ulva aragoënsis* (Bliding) Maggs

*Ulva chaugulii* M.G.Kavale & M.A.Kazi\*

*Ulva compressa* Linnaeus

*Ulva lactuca* Linnaeus

*Ulva ohnoi* M.Hiraoka & S.Shimada\*<sup>2</sup>

*Ulva tanneri* H.S.Hayden & Waaland\*<sup>1</sup>

*Ulva tepida* Y.Masakiyo & S.Shimada

*Ulva torta* (Mertens) Trevisan

*Ulva* sp. 1

*Ulva* sp. 2

\* Nova ocorrência para o Oceano Atlântico

\*<sup>1</sup> Nova ocorrência para o Oceano Atlântico ocidental

\*<sup>2</sup> Nova ocorrência para o sudeste do Brasil

Com base nos dados moleculares, 10 táxons infragenéricos foram confirmados para o litoral sudeste brasileiro. Destes, um constitui nova ocorrência para o Oceano Atlântico, *Ulva chaugulii*, e outro é nova ocorrência para o Oceano Atlântico ocidental, *Ulva tanneri*. *Ulva ohnoi* é citada pela primeira vez para a região sudeste do Brasil. Das 298 amostras coletadas do gênero *Ulva* na região sudeste do Brasil, 145 foram destinadas ao sequenciamento genético, tendo sido geradas 109 seqüências de *tufA* e 36 de *rbcl* (Anexo 1, Tabela 2).

## 6.2. Análises moleculares

### 6.2.1. Análise com o marcador *tufA*

Para o marcador *tufA* foi construída uma matriz com um total de 223 sequências, somando-se às obtidas do GenBank, com um alinhamento final de 853 pb. Três sequências de Ulvaceae foram usadas como grupos externos, *Umbraulva dangeardii* M. J. Wynne & G. Furnari (MF172091), *Umbraulva japonica* (Holmes) Bae & I. K. Lee (LC507141) e *Ryuguphycus kuaweuweu* (H. L. Spalding & A. R. Sherwood) H. Kawai, T. Hanyuda & T. Kitayama (como *Umbraulva kuaweuweu* H. L. Spalding & A. R. Sherwood) (KT932970) (Anexo 2, Tabela 4).

As análises de *tufA* recuperaram o gênero *Ulva* como monofilético com suporte total (100% ML, 1.0 PP) (Fig. 12). Oito clados com sustentação alta a moderada foram formados a partir das amostras sequenciadas neste estudo, representados pelas espécies: *Ulva aragoënsis*, *U. chaugulii*, *U. compressa*, *U. lactuca*, *U. ohnoi*, *U. torta*, *U. tanneri* e *U. tepida*. Dois táxons não puderam ser atribuídos a nenhuma sequência disponível no GenBank e foram denominados como *Ulva* sp. 1 ("*Ulva* cf. *linza*"), Praia de Santos, São Paulo (SP207, SP208 e SP210) e *Ulva* sp. 2 (*U. "linza"*), Praia de Castelhanos, Espírito Santo (ES54) (Fig. 12).

As amostras de *Ulva tepida* sequenciadas neste estudo (RJ, ES, SP; n=25) foram identificadas previamente como *U. "flexuosa"* com base em características morfológicas. As sequências brasileiras formaram um clado com alto suporte (99% ML, 0.99 PP) com sequências dessa espécie procedentes da Austrália, Israel, EUA e Índia (como *U. "intestinalis"*), além de uma sequência de *U. shanxiensis* L. Chen, J. Feng & S. -L. Xie (Índia, MH105040), uma espécie de água doce descrita para Shanxi, China por Chen *et al.* (2015). As sequências brasileiras de *U. tepida* apresentaram divergência intraespecífica variando de 0% a 0,72% e divergiram das demais sequências desse clado dentro da mesma faixa, 0-0,71%, exceto *U. shanxiensis*, cuja amplitude de divergência foi maior, 0,3-1,5%. *Ulva tepida* foi descrita recentemente para a Ilha Enoshima, Fujisawa, Kanagawa, Japão por Masakiyo & Shimada (2014) com base no marcador nuclear ITS2. Não há sequências de *tufA* e de *rbcl* de *U. tepida* da localidade tipo. Entretanto, sequências de ITS2, *tufA* e *rbcl* geradas posteriormente por Chávez-Sánchez *et al.* (2019) e Melton & López-Bautista (2020) confirmaram a presença de *U. tepida* na Baixa Califórnia do Sul, México (Pacífico) e na costa leste e do golfo dos Estados Unidos (Atlântico), respectivamente. Nossas sequências de *U. tepida* se agruparam com sequências de *tufA* dos EUA de Melton & López-Bautista (2020) (Fig. 12) e também de *rbcl* do México e dos EUA (Chávez-Sánchez *et al.* 2019, Melton & López-Bautista 2020) (Fig. 13),

confirmando a ocorrência dessa espécie para o litoral brasileiro. O posicionamento de uma amostra denominada *U. "intestinalis"* da Índia no clado de *U. tepida* indica uma identificação equivocada. De acordo com Hayden *et al.* (2003), a localidade tipo de *Ulva intestinalis* é possivelmente Woolwich, Londres, Inglaterra e o clado de *U. intestinalis* que incluiu uma sequência da provável localidade tipo (Reino Unido, EF595303) e outras sequências europeias é filogeneticamente distante do clado de *U. tepida* (Fig. 12).

O autêntico clado de *Ulva flexuosa* conforme estabelecido por Mareš *et al.* (2011) e Hiraoka *et al.* (2017) (ver abaixo resultados de *U. aragoënsis*) se posicionou distante filogeneticamente das nossas amostras de *U. tepida* (como *U. "flexuosa"*). A divergência interespecífica entre *U. tepida* e a autêntica *U. flexuosa* variou de 1,52 a 2,0%, confirmando que nenhuma das nossas sequências correspondem à autêntica *U. flexuosa*.

O clado *U. tepida/U. shanxiensis* é grupo irmão de "*Enteromorpha*" *ovata* Thivy & Visalakshmi ex H. Joshi & V. Krishnamurthy (1972) (Índia, KC661429), uma espécie considerada endêmica da Índia, nunca encontrada fora de sua localidade tipo, Gopnath, Gujarat (Mantri *et al.* 2019). A divergência interespecífica entre o clado de *U. tepida* e "*E.*" *ovata* variou de 0,7% a 1,2%, enquanto a última divergiu de *U. shanxiensis* em 1,7%. Embora haja sobreposição entre os valores de divergência máxima intraclado e mínima interclado observados neste estudo entre *U. tepida* e "*E.*" *ovata*, essas espécies têm se mantido como independentes em estudos recentes (Krupnik *et al.* 2018, Melton & López Bautista 2020), com uma ressalva feita por Krupnik *et al.* (2018) sobre a possibilidade de serem coespecíficas, com prioridade de "*E.*" *ovata* sobre *U. tepida*. A coespecificidade entre "*E.*" *ovata* e *U. tepida* requer maior investigação (Krupnik *et al.* 2018), contudo uma nova combinação é necessária para "*Enteromorpha*" *ovata*. Embora Melton & Lopez Bautista (2020) a denominem *Ulva ovata*, a atualização nomenclatural não foi proposta formalmente.

*Ulva chaugulii* se posicionou próxima filogeneticamente de *U. tepida*, com suporte moderado a alto (78% ML, 0.95 PP). Nossas amostras de *U. chaugulii* foram identificadas com base nos dados moleculares, já que as características morfológicas não permitiram uma identificação segura do táxon. A espécie tubular *U. chaugulii* foi descrita para a Índia (Kazi *et al.* 2016) e caracterizada morfológicamente por possuir porção central do talo distromática e margens monostromáticas, característica não observada nas nossas amostras. Nossas sequências de *U. chaugulii* (SP; n=3) formaram uma politomia com suporte moderado (70% ML, 0.84 PP) com duas sequências de *U. chaugulii* de Israel (MG976862, MG976863) e com

um subclado formado por *Ulva* sp. da Austrália e *U. "prolifera"* da China. As sequências de *Ulva* sp. 2 do Brasil (ES54) e *Ulva* sp. dos EUA (KP720616) formaram um clado irmão de *U. chaugulii-Ulva* sp.-*U. "prolifera"* sustentado apenas para BI (0.95).

As sequências brasileiras de *U. chaugulii* apresentaram baixa divergência intraespecífica, 0,16-0,33%, enquanto as sequências de Israel divergiram entre si em 0,5%. As sequências brasileiras e israelenses divergiram de 0% a 0,68%, indicando que correspondem a mesma entidade taxonômica. Não há sequências de *tufA* de *U. chaugulii* da localidade tipo (Vayangan, Maharashtra, Índia) para comparação, porém nossos resultados de *rbcl* confirmaram a identificação dessa espécie para o litoral brasileiro a partir da comparação com o material original sequenciado por Kazi *et al.* (2016) (Fig. 13). A amostra não identificada dos EUA, *Ulva* sp. (KP720616) teve seus genomas plastidial e mitocondrial sequenciados por Melton *et al.* (2015), entretanto, sua divergência de *U. chaugulii* para o *tufA* variou de 0,33-0,49%, indicando que correspondem à mesma espécie, conforme também verificado por Melton & López Bautista (2020), cuja divergência relatada para o *tufA* foi de 0,3%. Contudo, os autores hesitaram em atribuir *Ulva* sp. a *U. chaugulii* devido à divergência do ITS2 (4,6%), maior do que a maioria das divergências intraespecíficas observadas para outras espécies analisadas. A amostra *Ulva* sp. da Austrália divergiu de *U. chaugulii* de 0,52% a 1,09%, havendo sobreposição entre os limites intra- e interespecíficos fornecidos por Melton & López Bautista (2020) e verificados neste estudo (Tabela 6). A amostra identificada como *U. "prolifera"* da China apresentou maior divergência com *U. chaugulii*, 2,5-2,8%, indicando que deve se tratar de outra espécie genética.

A sequência de *Ulva* sp. 2 (ES54) foi previamente identificada como *U. "linza"* pela presença de talo distromático na porção central e monostromático nas margens, característica principal utilizada para identificação de *U. linza* no litoral brasileiro desde Joly (1957). A divergência entre *Ulva* sp. 2 e *U. chaugulii* do Brasil variou de 0,98-1%, enquanto que a sua divergência com *U. chaugulii* de Israel foi maior, 1,1-1,6%. Essa amplitude de divergência (0,98-1,6%) pode ser suficiente para considerar *Ulva* sp. 2 como uma outra entidade taxonômica, ainda não descrita para o gênero *Ulva* (Tabela 6), o que ainda requer maior investigação, incluindo maior amostragem e sequências de *rbcl* e de outros marcadores. A localidade tipo de *U. linza* é Sheerness, Kent, Inglaterra (Hayden *et al.* 2003). A sequência de *U. linza* (EF595300, Reino Unido, East Cornwall, Greenaway) representaria o topótipo e se posicionou no clado LPP que forma um complexo *Ulva linza-procera-prolifera*,

distante filogeneticamente de *Ulva* sp. 2, cuja divergência foi alta, 3,22%, confirmando que se tratam de espécies distintas (Fig. 12).

*Ulva aragoënsis* também foi identificada previamente como *U. "linza"* com base nas mesmas características morfológicas. As amostras sequenciadas neste estudo (RJ, SP; n=6) se agruparam com suporte alto a moderado (99% ML e 0.86 PP) com *U. aragoënsis* (como *U. mediterranea* Alongi, Cormaci & G.Furnari) de Israel e dos EUA e com sequências identificadas como *U. "flexuosa"* de diferentes localidades: Itália, Tunísia, Alemanha, Canadá, Austrália, Coreia do Sul e China. Uma sequência identificada como *U. "prolifera"* da Índia também se agrupou neste mesmo clado.

A divergência entre as sequências brasileiras foi muito baixa, 0-0,1%, assim como a divergência de todo o clado, que não ultrapassou 0,15%, indicando que todas pertencem a mesma espécie. De acordo com Krupnik *et al.* (2018), o nome correto desta entidade taxonômica é *Ulva aragoënsis*, uma vez que a autêntica *Ulva flexuosa* da Europa, conforme caracterizada morfológicamente (incluindo exame do holótipo) e molecularmente (nrDNA ITS e *rbcl*) por Mareš *et al.* (2011), forma um clado distante filogeneticamente de *U. "flexuosa"/U. mediterranea* do Pacífico (China, Coreia do Sul, Austrália, Nova Zelândia, Canadá, Krupnik *et al.* 2018, Miladi *et al.* 2018), Mar do Norte (Alemanha, Steinhagen *et al.* 2019a) e Mar Mediterrâneo (Tunísia, Itália, Wolf *et al.* 2012, Hiraoka *et al.* 2017, Miladi *et al.* 2018).

A localidade tipo de *Ulva flexuosa* é Duino, próximo a Trieste, Mar Adriático, Itália (Womersley 1984). Portanto, a sequência da Itália (HE600177, Lagoa de Veneza, Mar Adriático, Wolf *et al.* 2012), incluída nas nossas análises, é muito próxima da localidade tipo e representaria a autêntica *U. flexuosa*. Contudo, Hiraoka *et al.* (2017), com base no marcador ITS2, experimentos de cultura e hibridização, comprovaram que o clado *U. "flexuosa"* citado acima não é relacionado com o autêntico clado de *U. flexuosa* representado pelas suas linhagens cultivadas e pelas sequências de Mareš *et al.* (2011) para três subespécies, *U. flexuosa* subsp. *flexuosa*, *U. flexuosa* subsp. *paradoxa* e *U. flexuosa* subsp. *pilifera* (Fig. 12). Para o clado *U. "flexuosa"*, Hiraoka *et al.* (2017) atribuíram o nome *U. mediterranea*, incluindo também *U. flexuosa* var. *linziformis* Alongi, Cormaci & G. Furnari e *U. linzoides* Alongi, Cormaci & G. Furnari como sinônimos. Entretanto, de acordo com Krupnik *et al.* (2018), *Ulva mediterranea*, baseada no espécime tipo de *Enteromorpha aragoënsis* Bliding (1960, p. 174), foi inicialmente invalidada, pois Bliding (1960) não designou o material tipo. Hayden *et al.* (2003) consideraram o nome inválido com base em Bliding (1960) e Alongi *et al.* (2014), na

tentativa de resolver a questão, estabeleceram *U. mediterranea* para substituir o nome inválido *E. aragoënsis*. Entretanto, Krupnik *et al.* (2018) verificaram que, posteriormente, Bliding (1963, p. 113) designou o holótipo no herbário LD ["Holotypus in Bot. Mus. Univ. Lund"], localidade tipo Banyuls, França mediterrânea (Pyr. Orient., Banyuls, Lab. Arago, France), tendo, assim, validado o nome. Desta forma, *U. mediterranea* é um nome ilegítimo e Krupnik *et al.* (2018) consideraram *U. aragoënsis* o nome correto da espécie. De acordo com Guiry & Guiry (2021), *U. aragoënsis* possui localidades síntipas na França Atlântica e no Mar Mediterrâneo, baseadas nas citações dos locais coletados por Bliding (1960, p. 174): Banyuls, Villefranche, Concarneau Finistère (França), Nápoles (Itália), Rovinj, Split e Dubrovnik (Yugoslávia, atualmente Croácia).

O autêntico clado europeu de *U. flexuosa* foi sustentado por Mareš *et al.* (2011) com base no ITS2 e no *rbcl*. Novas sequências de *rbcl* de duas subespécies (subsp. *flexuosa* e subsp. *paradoxa*) geradas por Melton & López Bautista (2020) para EUA se agruparam com as de Mareš *et al.* (2011) (Fig. 13). As mesmas amostras de *rbcl* de Melton & López Bautista (2020) foram sequenciadas para o *tufA* (TM536, MT859877, subsp. *flexuosa*; TM296, MT859878 e TM637, MT859880, subsp. *paradoxa*), e incluídas nas nossas análises (Fig. 12), e se mantiveram distantes filogeneticamente do clado de *U. aragoënsis*, que incluiu nossas amostras identificadas como *U. "linza"*. A divergência interespecífica entre *Ulva aragoënsis* e a autêntica *U. flexuosa* variou de 2,4% a 3,0%.

A comparação das nossas sequências de *U. aragoënsis* (como *U. "linza"*) com a sequência de *U. linza* que representaria o topótipo (EF595300) mostrou uma divergência interespecífica de 2,3-2,49%, confirmando que são entidades taxonômicas distintas.

A sequência de *Ulva linza* da localidade tipo se posicionou em um clado maior denominado por Shimada *et al.* (2008), Cui *et al.* (2018) e Melton & López Bautista (2020) como clado LPP que inclui o complexo *Ulva linza-procera-prolifera*. Ainda neste clado se posicionaram *U. stenophylla* Setchell & N. L. Gardner (Canadá e EUA) e *U. splitiana* Alongi, Cormaci & Furnari (China) (Fig. 12). Cui *et al.* (2018) estudaram populações de *U. prolifera* da China, espécie causadora das maiores marés verdes no Mar Amarelo, assim como populações do Japão e da localidade tipo da espécie, Ilha Lolland, Dinamarca. Os resultados de Cui *et al.* (2018) com base em estudos moleculares (ITS2 e o espaçador 5S rDNA), morfológicos, de desenvolvimento e de cruzamento mostraram que a autêntica *U. prolifera* da localidade tipo (epítipo designado a partir da linhagem D11 cultivada, coletada na Ilha Lolland, Dinamarca)

formou um subclado mantido sob a denominação LPP por incluir também *U. prolifera* da China e Japão, *U. "procera"* do Mar Báltico e *U. linza* da Irlanda e do Japão, enquanto um outro subclado foi formado por sequências europeias de *U. "prolifera"* (Irlanda e Escócia) atribuído à espécie *U. splitiana* (localidade tipo Croácia, Split), que nos experimentos de cruzamento mostrou-se incompatível com os membros do clado LPP. *Ulva procera* (localidade tipo Suécia) foi considerada sinônimo de *U. prolifera* por Cui *et al.* (2018), já tratada como uma forma assexuada de *U. prolifera* por Hiraoka *et al.* (2011). Previamente, em contrapartida, Brodie *et al.* (2007) consideraram *U. procera* sinônimo de *U. linza* com base em sequências de ITS. Shimada *et al.* (2008) já haviam mostrado que *U. linza* e *U. prolifera* eram duas entidades geneticamente separadas (ITS e 5S rDNA) com morfotipos e habitats distintos, a primeira não ramificada marinha e a segunda ramificada de água salobra. O isolamento reprodutivo entre essas espécies foi demonstrado por experimentos de hibridização conduzidos por Hiraoka *et al.* (2011) e Cui *et al.* (2018). Entretanto, algumas cepas de *U. prolifera* não são isoladas reprodutivamente de *U. linza* (Hiraoka *et al.* 2011, Cui *et al.* 2018), dificultando uma clara delimitação dessas espécies.

A topologia do clado LPP nas nossas análises para o *tufA* foi, de uma maneira geral, similar à obtida por Cui *et al.* (2018) para o ITS (Fig. 12). Porém, não há uma delimitação clara dessas espécies (*Ulva linza-procera-prolifera*) com base nas sequências de *rbcl* (Fig. 13). Desta forma, nós mantivemos a denominação "LPP" para designar as amostras desse clado e consideramos a sequência de *tufA* de *U. linza* (EF595300) do Reino Unido gerada por Rinkel, B. E., Hayes, P. K. e Brodie, J. (Rinkel *et al.* 2012), como o topótipo para comparação com nossas sequências de *U. "linza"*. Independente da problemática desse complexo, nenhuma das nossas amostras previamente identificadas como *U. "linza"* com base na morfologia se agruparam no clado LPP, confirmando que nossas amostras não correspondem à autêntica *U. linza*.

Três sequências, 100% idênticas de *Ulva* sp. 1, também previamente identificadas como *U. cf. "linza"* de São Paulo, (SP207, SP208 e SP210), não se agruparam nem com *U. aragoënsis* nem no clado LPP e foram denominadas de *Ulva* sp. 1. Morfologicamente, essas amostras possuem talos distromáticos no centro e monostromáticos nas margens, porém com hábito muito distinto das demais amostras coletadas neste estudo, formando talos estreitos e muito emaranhados, de difícil dissociação. As sequências de *Ulva* sp. 1 divergiram de *U. aragoënsis* de 1,16% a 1,36% (Tabela 7) e do clado LPP de 2,49% a 3,61%. A divergência

genética observada indica que *Ulva* sp. 1 pode representar uma espécie ainda não descrita para o gênero *Ulva*. Entretanto, igualmente como salientado para *U.* sp. 2, mais estudos são necessários para definir esse táxon, incluindo maior amostragem e sequências de *rbcL* e de outros marcadores moleculares. A divergência entre *Ulva* sp. 1 e *Ulva* sp. 2, ambas com características semelhantes à *U. linza* foi de 3,16% (Tabela 6).

O clado de *Ulva* sp. 1 (*U.* cf. “*linza*”) do Brasil foi resolvido como irmão de *U. tanneri* e *U. torta* com suporte moderado (90% ML e 0.94 PP). A divergência interespecífica entre *Ulva* sp. 1 e *U. tanneri* foi de 1,36-1,63% e entre a primeira e *U. torta*, 2,0-2,76% (Tabela 6).

O clado de *Ulva tanneri*, com suporte total, foi formado por sequências geradas neste estudo (RJ, n=2) e por uma sequência da localidade tipo (Califórnia, EUA) (Fig. 12). As sequências brasileiras foram 100% idênticas, sendo a sequência RJ51 mais curta em 200 pb devido ao menor sucesso no sequenciamento. A divergência intraespecífica entre as sequências brasileiras e a sequência da localidade tipo foi de apenas 0,13%, confirmando a ocorrência de *U. tanneri* para o Brasil.

O clado de *Ulva torta*, com suporte total (RJ, n=2), foi resolvido como irmão de *U. tanneri*, com alto suporte (98% ML, 0,98 PP). As duas sequências brasileiras de *U. torta* foram agrupadas com sequências dessa espécie da Austrália e Alemanha, além de uma sequência de *U. clathratioides* L. G. Kraft, Kraft & R. F. Waller (JN029343, Tasmânia, Austrália) e de uma sequência dos EUA não identificada, *Ulva* sp. (AY454400). As sequências brasileiras divergiram em apenas 0,1%. A localidade tipo de *U. torta* é Alemanha, Mar do Norte, Norderney, Ilhas Frísias Orientais (Silva *et al.* 1996). Duas sequências procedentes da Alemanha (MH538694 e MH475496, Steinhagen *et al.* 2019a), usadas nas nossas análises, foram coletadas em áreas próximas à localidade tipo, especialmente a sequência MH538694, procedente do Mar do Norte, Nordstrand, Schleswig-Holstein. A divergência entre as sequências do Brasil e da Alemanha variou de 0-0,3%, sendo 0,3% o máximo de divergência observada para todo esse clado. *Ulva clathratioides* foi descrita por Kraft *et al.* (2010) para a Austrália (Point Lonsdale, Victoria). Entretanto, Kirkendale *et al.* (2013) destacaram a necessidade de reconsideração taxonômica dessa espécie devido à sua correspondência genética com *U. torta*, espécie com prioridade de publicação, originalmente descrita como *Conferva torta* Mertens in Jürgens (1822). A divergência observada entre *U. clathratioides* da Austrália e *U. torta* da Alemanha foi de 0,13-0,3%, indicando que se trata de um mesmo táxon. Kirkendale *et al.* (2013) argumentaram que a sinonímia de *U. clathratioides* com *U. torta* será necessária se sustentada

também por características morfológicas. A posição filogenética, a baixa divergência (0-0,3%) entre as amostras do Brasil e da localidade tipo de *U. torta* e a provável efetivação da sinonímia dessas espécies, apoiam a citação de *U. torta* para o Brasil. A divergência interespecífica entre *U. torta* e *U. tanneri* variou de 1,95% a 2,46%.

As sequências de *Ulva lactuca* geradas neste estudo (RJ, SP, n=47) formaram um clado com suporte alto a moderado (97% ML, 0.82 PP), que incluiu também nossas amostras com morfologia *U. fasciata* e *U. rigida*. Este clado ainda agrupou sequências de *U. lactuca* da Austrália, *U. lactuca* (como *U. fasciata*) da Itália e de Israel, *U. reticulata* Forsskål da Índia e o lectótipo de *U. lobata* (Kützinger) Harvey, táxon sinonimizado com *U. lactuca* por Hughey *et al.* (2019) e cujo genoma plastidial foi sequenciado pelos mesmos autores. Hughey *et al.* (2019) ainda usaram o *rbcL* para sequenciar o epitipo de *U. fasciata* e o holótipo de *U. lactuca* que se agruparam no mesmo clado e levaram os autores a sinonimizar *U. fasciata* com *U. lactuca* (Fig. 13). As sequências brasileiras de *U. lactuca* mostraram divergência intraespecífica variando de 0% a 0,53%, a mesma faixa de variação apresentada para todo o clado.

O clado composto por sequências de *U. ohnoi* foi resolvido como irmão de *U. conglobata* Kjellman (= *U. pseudohnoi* H. W. Lee, J. C. Kang & M. S. Kim) com alto suporte (96% ML, 0.96 PP). O clado *U. ohnoi-U. conglobata* é proximamente relacionado à *U. lactuca*, embora tenha se formado um clado politômico. O clado de *U. ohnoi* também formou uma politomia com duas sequências da Índia, *U. taeniata* (KC661451) e *U. beytensis* (KC661441), essa última correspondendo à localidade tipo (Gujarat, Índia) (Silva *et al.* 1996).

As sequências brasileiras de *U. ohnoi* (RJ, SP, ES; n=19) incluíram amostras com morfologia de *U. rigida* e *U. lactuca*. *Ulva rigida* é uma espécie amplamente citada para o Brasil, distribuída nas regiões sudeste (RJ, SP, ES), sul (PR, SC) e nordeste (BA, PE, SE) (Moura 2015) e identificada pelos ficólogos brasileiros, principalmente pela presença de denticulações marginais no talo. Nossos espécimes sequenciados se agruparam com sequências de *U. ohnoi* procedentes de várias localidades: Austrália, Israel, EUA, Venezuela, Tunísia, Itália e Japão, este último é a localidade tipo da espécie (Baía de Tosa, Kochi). *Ulva ohnoi* foi descrita originalmente por Hiraoka *et al.* (2004) e teve seus genomas plastidial e mitocondrial sequenciados por Suzuki *et al.* (2018). A sequência AP018696 (cepa KU-3321) do genoma do cloroplasto, usada nas nossas análises, é uma cepa autêntica de *U. ohnoi* estabelecida por partenogênese da subcultura de gametas produzidos pelo holótipo (cepa KA43, Hiraoka *et al.* 2004), portanto, representa a autêntica *U. ohnoi*. A divergência intraespecífica entre as

sequências brasileiras foi baixa, variando de 0% a 0,25%, as quais divergiram em apenas 0-0,12% da autêntica *U. ohnoi* do Japão. A divergência do clado inteiro de *U. ohnoi* se manteve na mesma faixa de variação, 0-0,27% (Tabela 6). O holótipo de *U. ohnoi* foi sequenciado para o *rbcL* e ITS por Hiraoka *et al.* (2004). A sequência de *rbcL* do holótipo foi usada nas nossas análises para esse marcador (Fig. 13), reforçando a identificação correta das nossas amostras como *U. ohnoi*.

Não há sequências de *Ulva rigida* da localidade tipo para comparação, Cádiz, Espanha (Silva *et al.* 1996). O clado denominado de *U. "rigida"* (Fig. 12) incluiu sequências europeias (Alemanha, Itália) que se agruparam com *U. laetevirens* Areschoug, incluindo uma sequência da Tasmânia, Austrália, região próxima à localidade tipo (Port Phillip, Victoria, Austrália, Guiry & Guiry 2021). *Ulva rigida sensu* Bliding non C. Agardh foi considerada sinônimo de *U. laetevirens* por Phillips (1988). Com base nisso, Cormaci *et al.* (2014) consideraram que todos os registros de *U. rigida* do Mediterrâneo baseados no artigo de Bliding (1968) deveriam ser referidos como *U. laetevirens*. Morfologicamente, as duas espécies possuem denticulações marginais (Cormaci *et al.* 2014), característica que pode confundi-las. Entretanto, Phillips (1988) salientou que *U. rigida* C. Agardh e *U. laetevirens* são espécies distintas por apresentarem diferenças nos caracteres anatômicos diagnósticos e no padrão de desenvolvimento em cultura. As espécies diferem pela forma das células em corte transversal da porção basal/rizoidal do talo (quadráticas em *U. rigida* vs. retangulares, distintamente alongadas com ápices afilados em *U. laetevirens*) e na organização das células em vista superficial na porção mediana e/ou apical do talo (dispostas em fileiras longitudinais e transversais em *U. rigida* vs. dispostas sem ordem em *U. laetevirens*) (Kraft *et al.* 2010, Cormaci *et al.* 2014). Contudo, Sfriso (2010) afirmou que a única característica que distingue as duas espécies é a forma das células na porção basal/rizoidal do talo. O clado *U. rigida-U. laetevirens* apresentou baixa divergência de 0-0,17%, portanto todas as amostras correspondem à mesma espécie genética. A possibilidade de coespecificidade dessas espécies foi levantada por Loughnane *et al.* (2008) e Kraft *et al.* (2010), com prioridade de *U. rigida* C. Agardh (1823) sobre *U. laetevirens* Areschoug (1854). Wolf *et al.* (2012) argumentaram, contudo, que essa questão permanece em aberto até que sequências dos espécimes tipo de ambas espécies sejam geradas. Essa questão foi parcialmente resolvida por Hughey *et al.* (2020), quando a coespecificidade dessas espécies não foi sustentada. Hughey *et al.* (2020) sequenciaram, com base no *rbcL*, os espécimes tipo de *U. laetevirens* (lectótipo), de *U.*

*spathulata* Papenfuss (1960) (isótipo), de *U. pertusa* Kjellman (1897) (lectótipo) e de *U. australis* Areschoug (1854) (lectótipo), todos agrupados no mesmo clado, e, portanto, coespecíficos. As sequências dos materiais-tipo foram incluídas nas nossas análises de *rbcl* (Fig. 13, clado *U. australis*). Os resultados de Hughey *et al.* (2020) sustentaram tratamentos taxonômicos prévios adotados por Couceiro *et al.* (2011), Kirkendale *et al.* (2013) e Hanyuda & Kawai (2018) que já consideravam *U. pertusa* um sinônimo de *U. australis*, e de Womersley (1984) que tratou *U. laetevirens* como sinônimo de *U. australis*. *Ulva laetevirens* e *U. australis* têm igual prioridade de publicação, uma vez que foram publicadas no mesmo ano e página. Hughey *et al.* (2020) optaram pelo nome *U. australis*, seguindo o tratamento prévio dado por Womersley (1984) e Hanyuda & Kawai (2018), e por atestarem que todos os nomes atualmente depositados no GenBank como *U. laetevirens* são mal aplicados e a adoção desse nome poderia causar mais confusão. Por sua vez, o *status* taxonômico de *U. rigida* continua pendente. Contudo, o genoma plastidial do lectótipo de *U. rigida* foi sequenciado por Hughey (dados não publicados) e este não corresponde à sua aplicação usual (Jeffery Hughey, com. pess.). Portanto, como os nomes depositados no GenBank como *U. rigida* também são nomes mal aplicados, nós tratamos esse clado como *U. "rigida"* até que os dados de Hughey sejam publicados e o posicionamento filogenético e *status* taxonômico da autêntica *U. rigida* sejam esclarecidos.

A despeito do posicionamento filogenético de *U. rigida* ainda estar indefinido, a maioria das amostras brasileiras identificadas morfologicamente como *U. rigida* se agrupou no clado de *U. ohnoi*, e outras poucas no clado de *U. lactuca*, confirmando que *U. rigida* citada para a região sudeste do Brasil é um nome mal aplicado. As citações de *U. rigida* para as demais regiões brasileiras devem ser revistas com base em dados moleculares, uma vez que podem se tratar também de *U. ohnoi*, reforçada pela sua ocorrência já identificada por Batista (2018) para o arquipélago de Fernando de Noronha com base no *rbcl*.

A coespecificidade entre *U. conglobata* Kjellman (1897) e *U. pseudohnoi*, espécie recentemente descrita para a Coreia do Sul por Lee *et al.* (2019), foi baseada em sequências do *rbcl* geradas por Hughey *et al.* (2020) e incluídas nas nossas análises desse marcador (Fig. 13) A divergência intraespecífica de *U. conglobata* (= *U. pseudohnoi*) para o *tufA* variou de 0-0,12%, enquanto a divergência interespecífica entre *U. conglobata* e *U. ohnoi* variou de 0,41% a 1,0%. A divergência interespecífica entre as espécies próximas *U. lactuca* e *U. ohnoi* variou de 0,59-1,33% e entre *U. lactuca* e *U. conglobata* variou dentro da mesma faixa, 0,67-1,34%.

Uma única amostra brasileira se agrupou no clado de *U. compressa* (ES91, Enseada das Garças, Fundão, Espírito Santo), com suporte total (Fig. 12). Não há sequência de *tufA* da localidade tipo de *U. compressa* (provavelmente Bognor, Sussex, Inglaterra, Hayden *et. al.* 2003) para comparação. Entretanto, o clado incluiu sequências europeias da Itália, Portugal (como *U. mutabilis*, atualmente sinônimo de *U. compressa*) e Alemanha, essa última procedente do Mar do Norte, região mais próxima à localidade tipo. A divergência intraespecífica entre a amostra brasileira e as demais variou de 0,15-0,68%, indicando que todos os espécimes sequenciados correspondem ao mesmo táxon (Tabela 6). *Ulva compressa* é grupo irmão de *U. intestinalis* com alto suporte (96% ML, 0.99 PP). O clado de *U. intestinalis*, que incluiu uma sequência da localidade tipo, mostrou uma divergência intraespecífica de 0-0,3%, enquanto sua divergência com *U. compressa* variou de 3,64-4,31%.

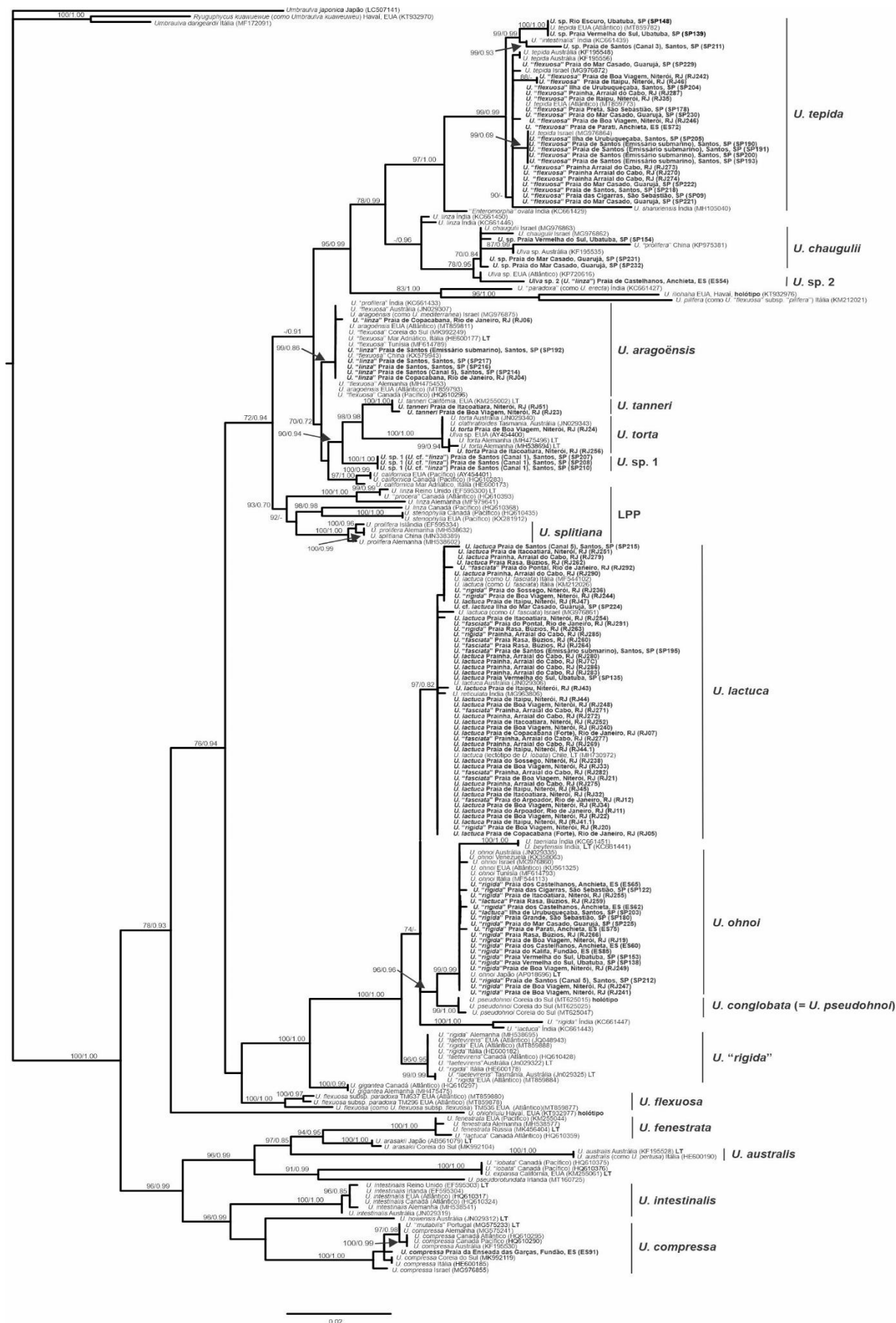


Figura 12. Árvore consenso enraizada de Máxima Verossimilhança inferida para seqüências

do *tufA* para amostras do gênero *Ulva*. Valores de bootstrap referentes à análise de Máxima Verossimilhança (ML) (1000 réplicas) e probabilidade *a posteriori* (PP) estão indicados nos ramos. Valores iguais ou inferiores a 60 não foram apresentados. Sequências geradas neste estudo estão destacadas em negrito; – indica falta de suporte ou valores inferiores a 60. **TL** indica sequência da localidade tipo. Sequências obtidas do GenBank têm seu número de acesso entre parênteses.

### 6.2.2. Análise com o marcador *rbcl*

Para o marcador *rbcl* foi construída uma matriz com 188 sequências, somando-se às obtidas do GenBank, com um alinhamento final de 1354 pb. Quatro sequências de Ulvaceae foram usadas como grupos externos, *Umbraulva dangeardii* (EU484411), *Umbraulva japonica* (LC507135), *Ryuguphycus kuaweuweu* (como *Umbraulva kuaweuweu*, KT932987) e *Gemina letterstedtioidea* V.J.Chapman (EF110068) (Anexo 3, Tabela 5).

Os resultados obtidos com o *rbcl* foram congruentes com os de *tufA*, confirmando o monofiletismo de *Ulva*, com suporte alto a moderado (100% ML, 0.91 PP) e os oito clados bem sustentados com as nossas sequências de *U. aragoënsis*, *U. chaugulii*, *U. compressa*, *U. lactuca*, *U. ohnoi*, *U. torta*, *U. tanneri* e *U. tepida* (Fig. 13). Não tivemos sucesso na obtenção de sequências de *rbcl* para amostras *U. sp. 1* (*U. cf. "linza"*; SP207, 208, 210) e *U. sp. 2* (*U. "linza"*; ES54).

As sequências de *U. tepida* obtidas neste estudo (como *U. "flexuosa"*, RJ, SP; n=9) formaram um clado com bem sustentado (99% ML, 1.00 PP) com sequências de *U. tepida* dos EUA, México, Israel e Irã (como *U. paschima* F. Bast), além de uma sequência não identificada do Japão (*Ulva sp.*, AB598814) e "*Enteromorpha*" *ovata* da Índia (HM572265). As sequências brasileiras divergiram entre si de 0% a 0,67% e entre as demais sequências desse clado de 0% a 1,36%, excluindo "*E.*" *ovata*. O valor máximo de divergência dentro de todo o clado, excluindo "*E.*" *ovata*, foi de 1,73%. *Ulva paschima*, descrita para a Índia por Bast *et al.* (2014), foi sinonimizada com *U. tepida* por Krupnik *et al.* (2018) devido à correspondência genética entre as amostras de Israel e as do Golfo Pérsico (como *U. paschima*, Pirian *et al.* 2016). A divergência entre *U. tepida* e "*E.*" *ovata* variou de 0,63% a 3,79%, havendo, portanto, uma faixa de sobreposição entre as divergências observadas para as sequências de *U. tepida* incluídas nas nossas análises. Esse resultado corrobora o de *tufA* e a argumentação de Krupnik *et al.* (2018) sobre a necessidade de mais estudos envolvendo "*E.*" *ovata*, principalmente

maior amostragem e novos sequenciamentos visando investigar a possibilidade de coespecificidade entre essas espécies.

Corroborando os resultados de *tufA*, a autêntica *U. flexuosa* formou um clado bem sustentado, com sequências das duas subespécies também sequenciadas para o *tufA* por Melton & López Bautista (2020) para os EUA: subsp. *flexuosa* (TM536) e subsp. *paradoxa* (TM296, TM637), além de sequências das mesmas subespécies da Europa e Japão, e uma variedade, *Ulva flexuosa* var. *linziformis* do Japão (Fig. 13). A divergência interespecífica entre a autêntica *U. flexuosa* e *U. tepida* para o *rbcl*, variou de 2,34% a 3,16%. *Ulva flexuosa* é táxon irmão de *U. pilifera* (como *U. flexuosa* subsp. *pilifera*), cujo holótipo foi sequenciado por Mareš *et al.* (2011). Esses autores argumentaram que as distâncias das suas sequências se mantiveram perto do limiar entre táxons específicos e infraespecíficos não apoiando nem refutando o *status* dos táxons como espécies separadas; ainda argumentaram que não conseguiram estabelecer se essas subespécies representariam espécies isoladas reprodutivamente e que mais testes de cruzamento são necessários. Skaloud *et al.* (2018), contudo, consideraram que os dados moleculares (Mareš *et al.* 2011, Rybak *et al.* 2014) e a preferência de habitat (principalmente dulcícola para *U. pilifera*) (Rybak *et al.* 2014, Rybak 2015) justificam a independência específica desse táxon. A subsp. *paradoxa* também foi considerada em nível específico por Skaloud *et al.* (2018). Em contrapartida, Melton & López Bautista (2020) as mantiveram nas categorias infraespecíficas, i.e., subsp. *paradoxa* e subsp. *pilifera*. Nossos resultados mostraram que a divergência intraclado de *U. flexuosa* variou de 0-0,87% e a divergência interclado (*U. flexuosa* vs. *U. pilifera*) variou de 0,87-1,54%, justificando, pelo menos, a elevação da subsp. *pilifera* à categoria específica.

*Ulva chaugulii* foi resolvida como grupo irmão de *Ulva tepida* com alto suporte (99% ML, 1.00 PP) (Fig. 13). A próxima relação entre as duas espécies também foi verificada nos nossos resultados de *tufA* e nos resultados de Pirian *et al.* (2016) para o *rbcl* e ITS2. As sequências de *rbcl* de *U. chaugulii* obtidas neste estudo (SP; n=5) se agruparam com sequências do material original procedentes da localidade tipo, Vayangani, Índia (Kazi *et al.* 2016), com suporte total. Esse clado também agrupou *U. chaugulii* de Israel e três sequências não identificadas dos EUA. As sequências de *U. chaugulii* da Índia formaram um subclado, com suporte total, com outras duas sequências da Índia identificadas como *U. "linza"* e *U. "compressa"*.

As sequências brasileiras de *U. chaugulii* foram 100% idênticas e divergiram das sequências da localidade tipo em 0,23%, confirmando a identificação dessa espécie para o Brasil. Não houve divergência genética entre as nossas sequências e a *U. chaugulii* de Israel e as sequências dos EUA como *Ulva* sp. (MT882771, MT882772 e KP720616). A sequência KP720616 corresponde ao genoma plastidial sequenciado por Melton *et al.* (2015), que foi incluída também nas nossas análises de *tufA*, e cuja divergência genética com *U. chaugulii* variou de 0,33-0,49% para esse marcador. A sequência de *U. "compressa"* divergiu das sequências de *U. chaugulii* da localidade tipo em apenas 0,07%, indicando que correspondem à mesma entidade taxonômica, enquanto sua divergência com *U. "linza"* foi mais alta, 0,79%. Não há sequências de *rbcL* de *U. linza* da localidade tipo (Inglaterra) disponíveis no GenBank, porém, como observado para o *tufA*, outras sequências de *U. linza* se posicionaram no clado LPP.

Nossas sequências de *U. aragoënsis* (como *U. "linza"*, SP; n=2) formaram um clado bem sustentado (98% ML, 1.00 PP) juntamente com sequências dessa espécie dos EUA e Israel (como *U. mediterranea*). Uma sequência também identificada como *U. "linza"* (Portugal), *U. "flexuosa"* (Japão, China, Nova Zelândia e Coreia do Sul), *U. "prolifera"* (EUA) e *U. "stipitata"* Areschoug var. "*linzoides*" L.G. Kraft, Kraft & R. F. Waller, *nom. inval.* (Austrália) se agruparam neste mesmo clado. Segundo Guiry & Guiry (2021), esta última é um nome inválido uma vez que Kraft *et al.* (2010) não fornecerem descrição ou fizeram referência a um basônimo. Por sua vez, *U. stipitata* Areschoug (1850) é atualmente sinônimo de *U. fenestrata* Postels & Ruprecht (1840). A sinonímia foi proposta por Hughey *et al.* (2019), que confirmaram a coespecificidade pelo sequenciamento dos materiais-tipo de ambas espécies (lectótipo de *U. stipitata* e holótipo de *U. fenestrata*), incluídos nas nossas análises, e que se posicionaram no mesmo clado identificado como *U. fenestrata* (Fig. 13).

As sequências brasileiras de *U. aragoënsis* foram 100% idênticas e a divergência intraespecífica entre todas as sequências deste clado, variou de 0-0,29% apenas. *Ulva aragoënsis* foi resolvida como grupo irmão de *U. californica* Wille, com suporte moderado a alto (92%ML, 0.99 PP). A sequência de *U. californica* (AY255866), procedente da localidade tipo, La Jolla, Califórnia, EUA (Collins *et al.* 1899), divergiu de *U. aragoënsis* de 0,33-0,53%, estando dentro da faixa verificada por Melton & López Bautista (2020), 0.47%.

*Ulva tanneri* é próxima filogeneticamente de *U. aragoënsis-U. californica*, porém essa relação teve suporte baixo a moderado (69% ML, 0.84 PP). As sequências brasileiras de *U.*

*tanneri* (RJ; n=3) formaram um clado bem sustentado (99% ML, 1.00 PP) com sequências de *U. tanneri* do Japão e da Austrália, além de uma sequência procedente de cultura, cujo local de coleta não foi especificado (AF499672, Hayden & Waaland 2002). As nossas sequências de *U. tanneri* foram 100% idênticas e a divergência de todo o clado variou de 0-0,14% apenas. Não há sequências de *rbcl* da localidade tipo (Califórnia, EUA) de *U. tanneri*, entretanto, a sequência de *tufA* do topótipo confirmou a ocorrência dessa espécie para o litoral brasileiro (Fig. 12).

*Ulva torta*, resolvida como táxon irmão de *U. tanneri* com o marcador *tufA*, se manteve próxima filogeneticamente de *U. tanneri* pelo *rbcl*. A única sequência de *rbcl* do Brasil (RJ24) formou um clado bem sustentado (98% ML, 1.00 PP) com *U. torta* dos EUA e do Japão e com sequências de *U. clathratioides* dos EUA (Califórnia) e da Austrália (Vitória, Williamstown), este último, local muito próximo à sua localidade tipo, Point Lonsdale, Vitória, Austrália (Kraft *et al.* 2010) A sequência brasileira divergiu de *U. torta* de 0,07% (Japão) a 0,23% (EUA) e de *U. clathratioides* de 0,07% (Austrália) a 0,34% (EUA), enquanto *U. clathratioides* da Austrália e *U. torta* do Japão foram 100% idênticas. A baixa divergência deste clado para o *rbcl* corrobora nossos resultados de *tufA*, reforçando a coespecificidade de *U. clathratioides* e *U. torta*.

Sequências de *U. lactuca*, *U. ohnoi* e *U. conglobata* (= *U. pseudohnoi*) formaram uma politomia com sequências de outras espécies de *Ulva* (Fig. 13). Nossas sequências de *U. lactuca* (RJ, SP, n=11), incluindo espécimes com morfologia *U. fasciata* e *U. rigida* formaram um clado com alto suporte (99% ML, 0.99 PP), juntamente com sequências de *U. lactuca* (Peru) e dos materiais-tipo sequenciados por Hughey *et al.* (2019): o holótipo de *U. lactuca*, o epitipo de *U. fasciata* (Egito) e o lectótipo de *U. lobata* (Chile). As 11 sequências brasileiras foram 100% idênticas, assim como foram idênticas à sequência de *U. lactuca* (Peru), ao epitipo de *U. fasciata* e ao lectótipo de *U. lobata*. Nossas sequências (e o lectótipo de *U. lobata*) divergiram da sequência parcial do holótipo de *U. lactuca* (435 pb) em 0,46%, 2 pb apenas, enquanto o epitipo de *U. fasciata* e o holótipo de *U. lactuca* divergiram em 0,3%, 1 pb.

Nossas sequências de *Ulva ohnoi* (como *U. "rigida"*, RJ, SP, ES; n=5) formaram um clado com alto suporte (99% ML, 0.99 PP) com o holótipo de *U. ohnoi* do Japão e com outras sequências dessa espécie procedentes do Pacífico (México, Japão), do Índico (Índia) e do Atlântico Norte (EUA). Todas as sequências de *U. ohnoi* foram 100% idênticas, não apresentando nenhuma divergência genética do holótipo. *Ulva beytensis* da Índia, localidade

tipo da espécie, se agrupou neste mesmo clado, como nos resultados de *tufA*. Contudo, a sequência de *U. beytensis* possui muitas bases divergentes na região 3' (14 pb), uma região conservada quando comparada com todas as sequências (37) que formaram a politomia deste clado. Isso indica, possivelmente, uma leitura errada no sequenciamento que não foi excluída pelos autores no depósito da sequência (Gupta *et al.*, artigo não publicado). Desconsiderando essa região do alinhamento, *U. beytensis* divergiu em apenas 1 pb de *U. ohnoi*. Em uma possível coespecificidade entre as espécies, *U. beytensis* Thivy & Sharma (1966) teria prioridade sobre *U. ohnoi* M. Hiraoka & S. Shimada (2004). Maior investigação é necessária, gerando novas sequências de *U. beytensis* da localidade tipo para esclarecer o *status* taxonômico dessas espécies.

A divergência interespecífica entre *U. ohnoi* e *U. conglobata/U. pseudohnoi* variou de 0,29-0,91%. A amplitude de variação se manteve dentro da mesma faixa entre *U. ohnoi* e *U. lactuca* (0,37-0,92%) (Tabela 7) e entre *U. conglobata/U. pseudohnoi* e *U. lactuca* (0,47-0,92%).

Assim como para o marcador *tufA*, nenhuma das nossas sequências com morfologia *U. rigida* se agrupou no clado de *U. "rigida"* da Europa, embora não haja sequências de *rbcl* da localidade tipo (Cádiz, Espanha) para comparação, e os dados do sequenciamento do genoma plastidial do lectótipo de *U. rigida* ainda não tenham sido publicados para comparação com as sequências brasileiras (Jeffery Hughey, comm. pess.). As sequências de *U. "rigida"* da Europa (França, Portugal, Irlanda), Nova Zelândia e EUA (Atlântico) formaram um clado politômico com amostras identificadas como *U. "laetevirens"* da Irlanda, Canadá (Atlântico), EUA (Atlântico), China e Austrália. Sequências de *U. armoricana* Dion, Reviere & Coat procedentes do Japão e da França (Bretanha), região da localidade tipo (Roscoff, França) e de *U. scandinavica* Bliding, *nom. inval.* (localidade tipo, Suécia, Bliding 1969), procedentes da Inglaterra e dos Países Baixos (Holanda), se agruparam neste mesmo clado. As sequências de *U. "rigida"* de diferentes localidades (Atlântico Norte e Pacífico Sul) apresentaram baixa divergência genética, 0-0,11% apenas. As sequências identificadas como *U. "laetevirens"* (Atlântico Norte e Pacífico Sul e Norte) mostraram maior amplitude de variação entre si, 0-0,48%. *Ulva "rigida"* e *U. "laetevirens"* divergiram de 0-0,54%. As sequências de *U. armoricana* e *U. scandinavica* foram 100% idênticas e divergiram de *U. "rigida"* de 0-0,11% e de *U. "laetevirens"* de 0-0,42%. *Ulva armoricana* foi descrita por Dion *et al.* (1998) e é atualmente um nome taxonomicamente aceito (Guity & Guiry 2021). *Ulva scandinavica* foi considerada

um nome inválido por Cormaci *et al.* (2014) pela falta de indicação do material tipo por Bliding (1969). Entretanto, o *Index Nominum Algarum* (INA), Herbarium of the University of California, <https://ucjeps.berkeley.edu/ina/> considera o nome válido afirmando que Bliding (1969) indicou o tipo no herbário de Lund (LD), Suécia (Guiry & Guiry 2021).

O clado identificado como *U. "rigida"* necessita de uma ampla investigação, incluindo sequenciamento dos espécimes-tipo de *U. armoricana* e de *U. scandinavica*. A divergência de todo esse clado com o lectótipo de *U. laetevirens* (MT815846) sequenciado por Hughey *et al.* (2020), e sinônimo de *U. australis*, foi bastante alta, 8,77%.

Nossa sequência de *rbcL* de *U. compressa* do Espírito Santo (ES91) se agrupou no clado bem sustentado de *U. compressa* (99% ML, 1.00 PP), como nos resultados de *tufA*. O clado incluiu amostras do Pacífico (Japão, Coreia do Sul, China), do Mar Mediterrâneo (Israel) e do Atlântico Norte (Portugal, como *U. mutabilis*, e Irlanda), esta última, região próxima à localidade tipo, provavelmente Bognor, Sussex, Inglaterra de acordo com Hayden *et al.* (2003). Neste clado, ainda se agruparam amostras identificadas como *U. cf. compressa* dos EUA, Rhode Island (Atlântico), *U. "intestinalis"* e *Ulva* sp., ambas da Austrália. A sequência brasileira foi 100% idêntica às da Coreia do Sul e Austrália (como *Ulva* sp.). Com a sequência da Irlanda (área da localidade tipo) nossa amostra divergiu em apenas 0,15%. A divergência intraespecífica entre todas as amostras deste clado não ultrapassou 0,31%, indicando que todas pertencem a um mesmo táxon. *Ulva pseudocurvata* Koeman & van den Hoek (1981), também agrupada neste clado, tem como localidade tipo Wemeldinge, Holanda (atual Países Baixos). A sequência de *rbcL* de *U. pseudocurvata* (AY255869), gerada por Hayden *et al.* (2003), é procedente de coleções de Tan *et al.* (1999), que produziram originalmente sequências de ITS rDNA de amostras oriundas da Escócia. A sequência de *U. pseudocurvata* é 100% idêntica à *U. compressa* (como *U. mutabilis*) de Portugal e divergiu da sequência da Irlanda na mesma faixa da amostra brasileira, 0,14%. As amostras de *U. pseudocurvata*, conforme descritas por Tan *et al.* (1999), possuem morfologia típica de *Ulva*, i.e., talo laminar distromático simples, não oco, e que também se agruparam com amostras tubulares, geralmente muito ramificadas de *U. compressa* (como *Enteromorpha compressa*), formando um clado fortemente sustentado com o marcador ITS. Tan *et al.* (1999) atribuíram a mudança entre morfologias laminares e tubulares em "*E. compressa* / *U. pseudocurvata*" à variação da salinidade encontrada no estuário Aberdeenshire, na Escócia, onde as amostras foram coletadas. Os autores sugeriram ainda que várias condições de estresse ambiental, incluindo

ausência ou presença de certas bactérias, podem desempenhar um papel importante na ativação do gatilho para mudanças morfo genéticas. Com base nas sequências de ITS, há indicação da coespecificidade dessas espécies (Tan *et al.* 1999, Blomster *et al.* 2002), reforçada pelos nossos resultados de *rbcL*. Nesse contexto, Tan *et al.* (1999) sugeriram que *U. pseudocurvata* pode ser apenas uma variação morfológica de *U. compressa*. Apesar desses resultados, *U. pseudocurvata* é mantida como uma espécie independente (Guiry & Guiry 2021). O status taxonômico de *U. pseudocurvata* necessita ainda de uma investigação molecular adicional com base no material tipo (Steinhagen *et al.* 2019b).

O clado de *U. compressa* foi resolvido como irmão de *U. intestinalis* assim como nos resultados de *tufA*, com suporte alto a moderado (93% ML, 0.98 PP) (Fig. 13). O clado de *U. intestinalis* agrupou sequências europeias da Suécia e do Reino Unido, uma delas procedente de Woolwich, Thames, Londres, Inglaterra, especificamente a provável localidade tipo da espécie de acordo com Hayden *et al.* (2003, Woolwich, Londres, Inglaterra?). A divergência intraespecífica de *U. intestinalis* variou de 0-0,22%, enquanto a divergência interespecífica entre *U. compressa* e *U. intestinalis* foi de 1,82% a 2,26%.



**Figura 13.** Árvore consenso enraizada de Máxima Verossimilhança inferida para seqüências do *rbcL* para amostras do gênero *Ulva*. Valores de bootstrap referentes à análise de Máxima Verossimilhança (ML) (1000 réplicas) e probabilidade *a posteriori* (PP) estão indicados nos ramos. Valores iguais ou inferiores a 60 não foram apresentados. Sequências geradas neste

estudo estão destacadas em negrito; – indica falta de suporte ou valores inferiores a 60. **TL** indica sequência da localidade tipo. Sequências obtidas do GenBank têm seu número de acesso entre parênteses.

### 6.2.3. Análises moleculares dos dois marcadores utilizados

As divergências genéticas verificadas para os genes *tufA* e *rbcl* estão sumarizadas nas Tabelas 6-7. Nossos resultados mostram que a divergência intraespecífica para o *tufA* foi baixa para todos os táxons analisados, < 1%, sendo a maior divergência observada entre os espécimes de *U. tepida*, 0,72% (Tabela 6). Não houve sobreposição entre os valores de divergência intra- e interespecíficos para a grande maioria dos táxons (Tabela 6), sendo a única exceção o valor mínimo (0,59%) verificado entre *U. lactuca* e *U. ohnoi*, indicando que essas espécies são proximamente relacionadas. As divergências entre *Ulva* sp. 1 e *U.* sp. 2 e as demais espécies do gênero são compatíveis com a faixa de variação interespecífica observada para o *tufA*, confirmando que ambas são entidades distintas, que necessitam de mais estudos para a sua definição. Os valores de divergência intraespecífica para o *rbcl* foram baixos, sem sobreposição com os valores interespecíficos para a maioria das espécies analisadas (Tabela 7). Exceções são *U. tepida*, cujo valor intraespecífico máximo ultrapassou 1% (1,73%), se sobrepondo aos valores interespecíficos observados, e o valor mínimo interespecífico (0,37%) entre *U. lactuca* e *U. ohnoi*, reforçando a proximidade entre essas espécies como observado com o *tufA* (Tabela 6).

**Tabela 6.** Amplitude de divergência genética (%) intraespecífica (diagonal em negrito) e interespecífica (abaixo da diagonal) entre os táxons analisados para o marcador *tufA*.

Táxons	<i>Ulva aragoënsis</i> (n=6)	<i>Ulva chaugulii</i> (n=3)	<i>Ulva compressa</i> (n=1)	<i>Ulva lactuca</i> (n=47)	<i>Ulva ohnoi</i> (n=19)	<i>Ulva tanneri</i> (n=2)	<i>Ulva tepida</i> (n=25)	<i>Ulva torta</i> (n=2)	<i>Ulva sp. 1</i> (n=3)	<i>Ulva sp. 2</i> (n=1)
<i>U. aragoënsis</i>	<b>0-0,1 (0,15*)</b>									
<i>U. chaugulii</i>	2,35-2,75	<b>0,1-0,3 (0,68*)</b>								
<i>U. compressa</i>	6,48-6,99	6,95-7,71	<b>- (0,68*)</b>							
<i>U. lactuca</i>	3,67-4,32	3,96-4,55	5,94-6,68	<b>0-0,53</b>						
<i>U. ohnoi</i>	4,44-4,82	5,11-5,38	3,59-3,86	<u>0,59</u> -1,33	<b>0-0,25 (0,27*)</b>					
<i>U. tanneri</i>	1,41-1,58	3,62-3,99	6,55-6,73	4,16-4,59	5,44	<b>0 (0,13*)</b>				
<i>U. tepida</i>	2,93-3,58	1,6-2,54	3,56-3,81	4,85-5,96	5,35-6,62	2,14-2,46	<b>0-0,72</b>			
<i>U. torta</i>	1,95-2,13	4,56-4,95	7,55-7,74	5,18-5,41	5,99-6,0	1,95-2,46	4,8-5,68	<b>0-0,1 (0,3*)</b>		
<i>U. sp. 1</i>	1,16-1,36	3,16-3,37	4,64-4,89	4,12-4,56	5,4	1,36-1,63	3,58-4,02	2-2,76	<b>0</b>	
<i>U. sp. 2</i>	2,15-2,35	0,98-1,6	6,97-7,21	3,72-3,96	5,11-5,35	3,75	1,87-2,51	3,95-4,14	3,16	-

\* Máxima divergência para o intraclado. Maior divergência intraespecífica observada destacada em negrito e sublinhado (diagonal). Menor divergência interespecífica observada destacada em negrito e sublinhado (abaixo da diagonal).

**Tabela 7.** Amplitude de divergência genética (%) intraespecífica (diagonal em negrito) e interespecífica (abaixo da diagonal) entre os táxons analisados para o marcador *rbcl*.

Táxons	<i>Ulva aragoënsis</i> (n=2)	<i>Ulva chaugulii</i> (n=5)	<i>Ulva compressa</i> (n=1)	<i>Ulva lactuca</i> (n=11)	<i>Ulva ohnoi</i> (n=5)	<i>Ulva tanneri</i> (n=3)	<i>Ulva tepida</i> (n=9)	<i>Ulva torta</i> (n=1)
<i>U. aragoënsis</i>	<b>0 (0,29*)</b>							
<i>U. chaugulii</i>	1,88-2,09	<b>0 (0,23*)</b>						
<i>U. compressa</i>	1,55-1,79	1,08-4,0	<b>- (0,31*)</b>					
<i>U. lactuca</i>	2,24-2,36	3,16-4,14	2,49-2,73	<b>0 (0,46*)</b>				
<i>U. ohnoi</i>	2,22-2,32	2,86-3,77	3,12-3,38	<u>0,37</u> -0,92	<b>0</b>			
<i>U. tanneri</i>	0,85-1,05	2,28-3,15	1,98-2,23	2,73-2,94	2,49-2,66	<b>0 (0,14*)</b>		
<i>U. tepida</i>	1,59-1,97	1,37-2,93	2,05-2,68	2,59-3,19	2,2-2,73	3,1-3,72	<b>0-0,67 (1,73*)</b>	
<i>U. torta</i>	1,05-1,44	2,13-2,91	1,99-2,52	1,6-1,82	2,35-2,62	0,83-1,37	2,7-3,35	<b>- (0,34*)</b>

\* Máxima divergência para o intraclado. Maior divergência intraespecífica observada destacada em negrito e sublinhado (diagonal). Menor divergência interespecífica observada destacada em negrito e sublinhado (abaixo da diagonal).

A Tabela 8 compila a amplitude de variação genética entre as sequências do *tufA* e do *rbcl* verificadas nesse estudo. De um modo geral, os valores de divergência foram maiores para o *tufA*, marcador menos conservado que o *rbcl* e selecionado como DNA *barcode* para as algas verdes (Kucera & Saunders 2010).

**Tabela 8.** Comparação da amplitude de variação da divergência genética entre os marcadores estudados.

Divergências (%) / marcador	<i>tufA</i>	<i>rbcl</i>
Intraespecífica	0 - 0,72	0 - 0,67 (1,73)*
Interespecífica	(0,59)* <sup>1</sup> 0,98 - 7,74	(0,37)* <sup>1</sup> 0,83 - 4,14

\* *U. tepida*; \*<sup>1</sup> *U. lactuca* – *U. ohnoi*

### 6.3. Análise morfológica

#### 6.3.1. Chave de identificação das espécies de *Ulva* registradas para a região do sudeste brasileiro

- 1a. Frondes laminares..... 2
- 1b. Frondes predominantemente tubulares, podendo apresentar porções laminares em forma de fita estreita..... 4
- 2a Talos gregários; lâminas bastante irregulares; margem do talo sempre lisa; pirenídes em número de 1-2 (-3) por célula..... *Ulva tanneri*
- 2b. Talos não gregários; lâminas expandidas, em forma de fita ou dispostas em roseta; margem do talo com ou sem denticulações; pirenídes em número médio variando de 1-4 por célula..... 3
- 3a. Lâminas expandidas ou em forma de fita; denticulações marginais microscópicas raras, quando presentes, curtas (22,5-40 µm compr.); pirenídes em número médio de 3-4 por célula..... *Ulva lactuca*

- 3b. Lâminas bastante onduladas, dispostas em roseta; denticulações marginais microscópicas frequentes, proeminentes (45-90  $\mu\text{m}$  compr.); pirenoides em número médio de 1-3 por célula..... *Ulva ohnoi*
- 4a. Talos muito pequenos e delicados, com até 0,5 cm alt.; células organizadas em fileiras longitudinais principalmente nos ramos laterais; diâmetro dos ramos laterais tendendo a diminuir em direção ao ápice terminando em filamentos unisseriados..... *U. torta*
- 4b. Talos > 0,5 cm alt.; células não organizadas em fileiras longitudinais em toda a extensão do talo ou organizadas apenas na base; diâmetro dos ramos tubulares tendendo a aumentar em direção ao ápice, nunca terminando em filamentos unisseriados..... 5
- 5a. Ausência de ramos laterais e râmulos; estipe sustentando, geralmente, uma única lâmina em forma de fita..... 6
- 5b. Presença de ramos laterais e râmulos; estipe geralmente sustentando mais de um eixo principal que pode ou não se diferenciar em lâminas em forma de fita estreita na região médio-apical..... 7
- 6a. Estipe alongado (> 0,5 cm); lâmina monostromática nas margens e distromática no centro..... *Ulva aragoënsis*
- 6b. Estipe curto (< 0,5 cm); lâmina completamente monostromática..... *Ulva compressa*
- 7a. Talo emaranhado com eixos principais, ramos laterais e proliferações bastante tortuosos e abundantes..... *Ulva sp. 1*
- 7b. Talo não emaranhado; quando são, possuem aspecto filamentoso..... 8
- 8a. Porções laminares distromáticas na região central e monostromaticas nas margens..... *Ulva sp. 2*

- 8b. Porções laminares completamente monostromáticas..... 9
- 9a. Talos com porções laminares frequentemente infundibuliformes; porções comprimidas com células retangulares em corte transversal; pirenoides em número médio de 2-3 por célula..... *Ulva chaugulii*
- 9b. Talos com aspecto filamentosos, completamente cilíndricos ou apresentando porções laminares com constrições, nunca infundibuliformes; porções comprimidas com células quadráticas em corte transversal; pirenoides em número médio de 2-4 ou 5-6 por célula..... *Ulva tepida*

### 6.3.2. Descrições das espécies identificadas

*Ulva aragoënsis* (Bliding) Maggs

*Mediterranean Marine Science* 19 (1): 132-146, 10 figs.

**Basiônimo:** *Enteromorpha aragoënsis* Bliding

**Sinônimo heterotípico:** *Ulva mediterranea* Alongi, Cormaci & G.Furnari

**Localidades-síntipas:** várias na França Atlântica e Mar Mediterrâneo (Bliding 1960)

Figura 14 A-J

Descrição:

**Talo** tubular, comprimido nas porções mediana-apicais em forma de fita estreita, simples, verde-claro, membranáceo, de hábito gregário ou crescendo isolado, 8,5-16,5 cm alt (Fig. 14A, B). **Fixação** ao substrato por meio de um apressório discoide complanado, diminuto, com 300-500 µm diâm. (Fig. 14C). **Estipe** alongado, cilíndrico, simples, derivado diretamente do apressório em número variável, que se diferencia gradativamente em uma lâmina achatada em forma de fita estreita à medida que se aproxima do ápice; porções laminares de contorno geralmente regular, retilíneas ou apresentando regiões retorcidas em espiral ou constrictas, 0,1-0,5 cm larg. **Ramos laterais** e **râmulos** ausentes. **Proliferações** raras na base do talo, formadas no apressório ou lateralmente nos estipes, cilíndricas retorcidas, afiladas, de ápice atenuado terminando em uma célula apical triangular, 20-40 µm diâm. (Fig. 14C). **Em**

**vista superficial da base**, células retangulares, quadráticas, arredondadas ou irregulares, de contorno frequentemente arredondado, ligeiramente organizadas em fileiras longitudinais, 10-30 x 10-20 µm; **células rizoidais** semiesféricas e enegrecidas, distribuídas entre as demais células basais, 15-20 µm diâm. (Fig. 14D). **Em vista superficial do ápice**, células retangulares, quadráticas, arredondadas ou irregulares, de contorno frequentemente angulado ou arredondado não organizadas em fileiras, 5,0-17,5 x 5,0-15 µm. (Fig. 14E). **Em corte transversal**, porções tubulares completamente monostromáticas (Fig. 14F). Porções laminares distromáticas na região central do talo, que se separam formando um arco monostromático oco nas margens (Fig. 14G, H). Células quadráticas ou ligeiramente retangulares, de contorno arredondado, 12,5-15 x 10-15 µm. **Filamentos e células rizoidais** aderidos às paredes internas tornando a região central do talo completamente oca (Fig. 14F). **Cloroplastos** aderidos à parede externa das células, caliciformes. **Pirenoides** em número de 1-2 (-3) por célula. **Células férteis** encontradas em porções apicais, de tonalidade mais escura (Fig. 14I, J).

**Material examinado: BRASIL. São Paulo. SANTOS:** Praia do José Menino, Emissário Submarino de Santos, *V.A.R.Carneiro & R.Oliveira, 26.IX.2019 (SP192)*. Praia do Embaré, Canal 5, *V.A.R.Carneiro & R.Oliveira, 26.IX.2019 (SP214, SP216, SP217)*.

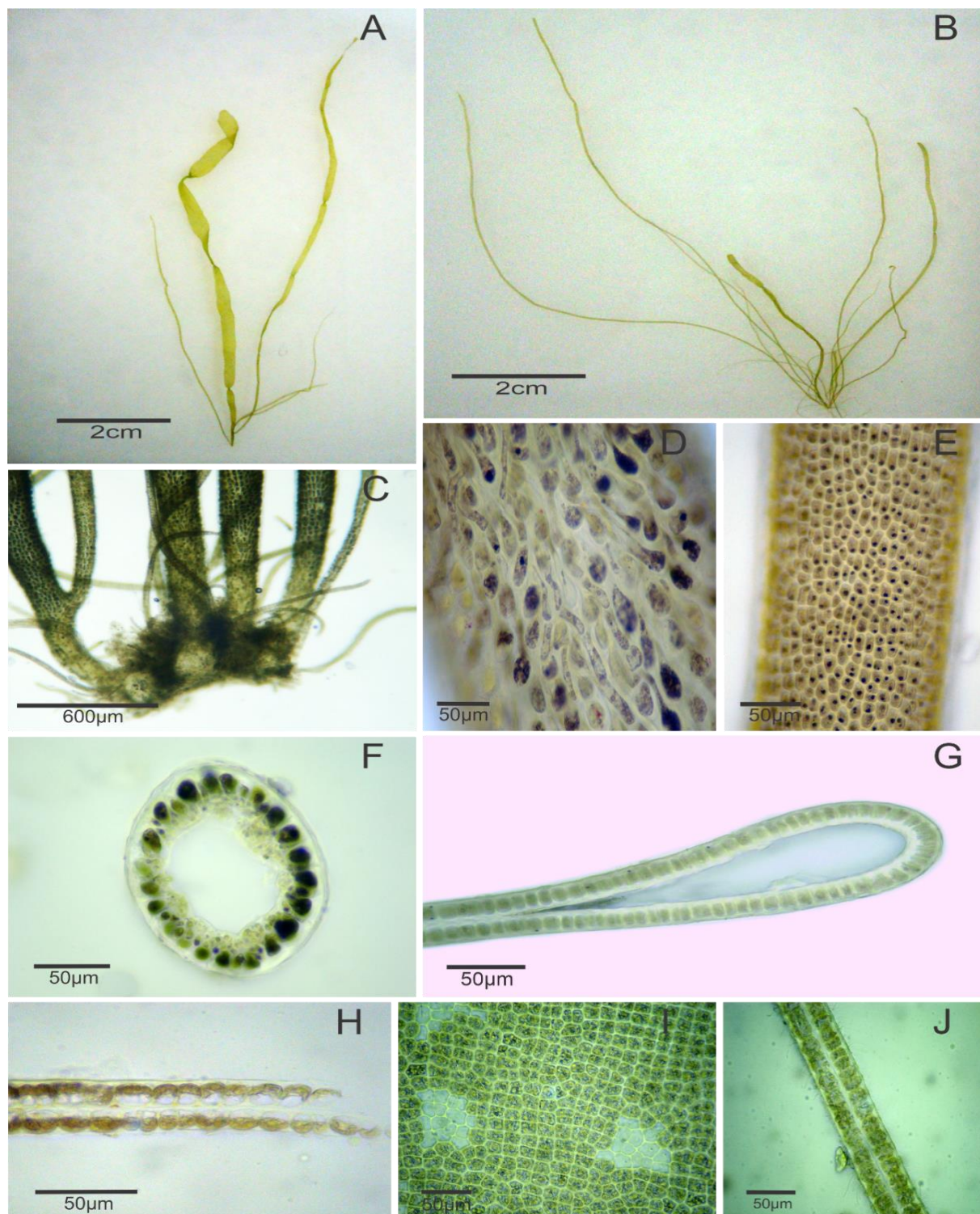
**Material adicional examinado: Como U. linza:** BRASIL. São Paulo. UBATUBA: Praia Vermelha do Norte, col. A.I. Kanagawa, *03.I.1977 (SPF8580)*. UBATUBA: Praia de Pernambuco, col. A.I. Kanagawa, *25.VIII.1976 (SPF8566)*.

**Habitat:** Epilítica ou crescendo sobre substratos artificiais, como ferragens e madeira de barco naufragado, coletada no mediolitoral em locais expostos ou moderadamente expostos à ação das ondas. Geralmente associada a *U. tepida*.

**Comentários:** Espécie considerada pouco comum na área de estudo, onde foi registrada para a Praia do José Menino, no Canal 5 e do Embaré, próxima ao Emissário Submarino de Santos, ambas localizadas na Baixada Santista, no Estado de São Paulo e para a Praia de Copacabana, no Rio de Janeiro.

*Ulva aragoënsis* foi descrita originalmente por Bliding (1960) como *Enteromorpha aragoënsis*, tendo como localidades sítipas França, Itália e Croácia. A espécie foi caracterizada pelo autor por apresentar talos simples ou pouco ramificados na base, frequentemente inflados e rugosos com células ligeiramente organizadas em fileiras longitudinais contendo 1-4 pirenídes. Cormaci *et al.* (2014) descreveram essencialmente as mesmas características que Bliding (1960) para os espécimes do Mediterrâneo, reforçando que o talo dessa espécie é tubuloso na terça inferior e vesiculoso e rugoso no terço superior, simples ou pouco ramificado na base. Comparando os dados morfológicos do material brasileiro com a descrição original de Bliding (1960) e com os trabalhos subsequentes envolvendo a espécie, praticamente todos os caracteres são semelhantes, exceto pelo talo distromático dos nossos espécimes, não descrito para a espécie em nenhum trabalho prévio (Bliding 1960, 1963, Cormaci *et al.* 2014) e pelo o número menor de pirenídes (1-3) no nosso material, mas que pode alcançar até 6 por célula (Cormaci *et al.* 2014).

Os caracteres descritos para a espécie identificada, especialmente o aspecto geral do talo e a presença de lâminas distromáticas na porção central e monostromáticas ocas nas margens, nos levou a identificá-la primeiramente como *U. "linza"*. Essa identificação se baseou, principalmente, nos trabalhos de cunho taxonômico envolvendo os representantes de *Ulva* para o litoral brasileiro, descritos com as mesmas características, como *Ulva/Enteromorpha linza* por Joly (1957), Pereira (1974), Kanagawa (1983), Coto & Pupo (2009). Entretanto, as análises moleculares de ambos os marcadores mostraram que as amostras de *U. "linza"* brasileiras se agruparam no clado de *U. aragoënsis*, que é filogeneticamente distante do clado LPP que agrupou sequências europeias de *U. linza*, incluindo uma sequência da autêntica *U. linza* da localidade-tipo. Portanto, nossos resultados não confirmaram a ocorrência de *U. linza* para a costa sudeste brasileira e o nome *U. "linza"* se trata de um nome mal aplicado para a região sudeste do país.



**Figura 14.** *Ulva aragoënsis*. Características morfológicas. **A-B.** Aspecto geral do talo. **C.** Detalhe da base do talo mostrando hábito gregário. **D.** Vista superficial da base do talo mostrando células rizoidais. **E.** Vista superficial das células apicais. **F.** Corte transversal do estipe com rizoides aderidos às paredes internas das células. **G.** Corte transversal de uma porção laminar distromática no centro e monostromática na margem. **H.** Detalhe do corte transversal de uma porção laminar distromática na região central. Note cloroplastos caliciformes. **I.** Células férteis no ápice do talo. **J.** Corte transversal de uma porção laminar fértil.

*Ulva chaugulii* M.G.Kavale & M.A.Kazi in Kazi *et al.* 2016

*Phycologia* 55 (1): 45-54.

**Localidade-tipo:** Vayangani, Maharashtra, Índia.

Figura 15 A-J

Descrição:

**Talo** tubular, verde-claro, delicado, flexível, de hábito gregário, 1,8-3,7 cm alt. (Fig. 15A, B). **Fixação** ao substrato por meio de um ou mais apressórios discoides, com 200-375 µm diâm. **Estipe** geralmente curto, cilíndrico, simples, 50-100 µm diâm. **Eixos principais** cilíndricos nas porções basais; porções mediana-apicais, linearmente regulares ou infladas, constrictas ou pregueadas em algumas porções, com ápice frequentemente obtuso (Fig. 15A). Porções laminares apicais comprimidas e estreitas ou infundibuliforme mais alargadas, de ápice dilatado, 50-550 µm larg. (Fig. 15B, E). **Ramos laterais**, quando presentes, cilíndricos, simples, abundantes ou esparsos, derivados do eixo principal de forma pseudoalterna a unilateral, 50-140 µm diâm. (Fig. 15A, C). **Râmulos**, quando presentes, curtos, uni- ou multisseriados, com ápice obtuso terminando em uma célula apical triangular, abundantes na base dos eixos principais ou nos estipes, 12,5-17,5 µm diâm. (Fig. 15F). **Proliferações** tubulares, bastante abundantes na base do talo, curvadas, de comprimento variável e ápice atenuado terminando em uma célula apical triangular, 30-50 µm diâm. **Em vista superficial da base**, células retangulares ou quadráticas, de contorno frequentemente arredondado, organizadas em fileiras longitudinais, 10-32,5 x 7,5-15 µm; **células rizoidais** semiesféricas e enegrecidas, distribuídas entre as demais células basais, com 15-20 µm diâm. (Fig. 15D). **Em vista superficial do meio-ápice**, células retangulares ou quadráticas, de contorno angulado, ligeiramente organizadas em fileiras longitudinais ou completamente desorganizadas em porções mais achatadas, 5,0-17,5 x 7,5-12,5 µm (Fig. 15G). **Em corte transversal**, talo completamente monostromático constituído por células retangulares nas porções laminares ou trapezoides nas porções tubulares mais jovens, de contorno arredondado, 10-22,5 x 10-15 µm (Fig. 15H-I). **Filamentos e células rizoidais** preenchendo completamente ou parcialmente a região central do corte. **Cloroplastos** aderidos à parede externa das células, caliciformes (Fig. 15H). **Pirenoides** em número de (1-) 2-3 (-4) por célula (Fig. 15G). **Células férteis** encontradas nas porções apicais mais escuras, entre células estéreis; porções apicais degeneradas, translúcidas e facilmente destacáveis após a liberação dos elementos de reprodução (Fig. 15J).

**Material examinado:** BRASIL. São Paulo. Ubatuba: Praia Vermelha do Sul, V.A.R.Carneiro, F.Nauer, I.L.G.Cavalcante, H.R.Fragoso & M.T.Fujii, 5.VI.2019 (SP154). Guarujá: Praia do Mar Casado, V.A.R.Carneiro, R. Oliveira, & M.H.O.Pinto, 27.IX.2019 (SP231, SP232).

**Habitat:** Epilítica, coletada no mediolitoral em locais expostos ou moderadamente expostos à ação das ondas. Geralmente associada a *U. tepida* e *U. lactuca*.

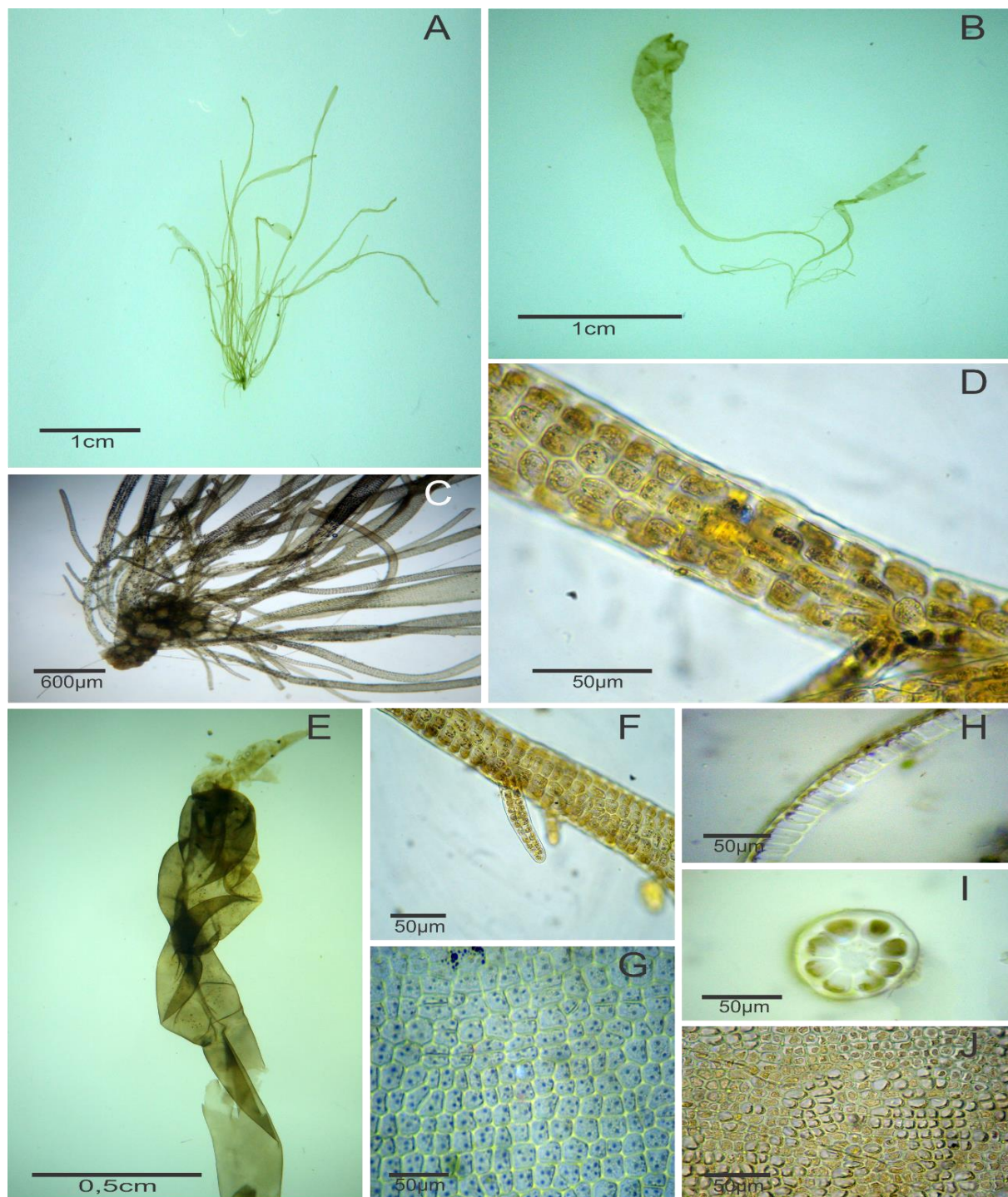
**Comentários:** Espécie considerada incomum no litoral amostrado, encontrada na Praia Vermelha do Sul, localizada em Ubatuba e na Praia do Mar Casado, localizada no Guarujá, ambas no Estado de São Paulo.

*Ulva chaugulii* foi descrita recentemente por Kazi & Kavale in Kazi *et al.* (2016) para a região de Maharashtra, na costa oeste da Índia. A espécie foi caracterizada por apresentar talo tubular comprimido, infundibuliforme, frágil ao tato, ápice dilatado e com 2 pirenídes por célula. Comparando os dados morfológicos obtidos do material coletado com a descrição do holótipo, o aspecto geral do talo de uma das amostras, com ápice dilatado (Fig. 15B), o tamanho e formato das células em vista superficial e em corte transversal são bastante semelhantes. No entanto, Kazi & Kavale (2016) descreveram originalmente para *U. chaugulii* talos distromáticos no centro e monostromáticos nas margens, diferentemente do que foi observado nos espécimes brasileiros, cujos talos são inteiramente monostromáticos. Outra característica discordante é a orientação das células no talo, que são arranjadas em fileiras longitudinais na maior parte do talo de *U. chaugulii* da Índia. No material coletado, apenas os ramos inteiramente cilíndricos, de largura uniforme possuem células alinhadas em fileiras longitudinais; nos ramos afunilados, as células se dispõem de forma completamente desordenada. O número de pirenídes observado no material examinado também se mostrou diferente. Kazi & Kavale (2016) citaram 2 pirenídes por célula, enquanto que no material brasileiro o número variou de 1-4, sendo mais comum 2-3 por célula. Pirian *et al.* (2016) descreveram uma considerável variação morfológica nas cinco amostras de *U. chaugulii* coletadas no Golfo Pérsico, no Irã. Os autores observaram talos oblongos ou em forma de fita, ramificados apenas na base ou altamente ramificados por toda a extensão, ápices unisseriados ou multisseriados e mais de 5 pirenídes por célula. Apesar dos poucos exemplares coletados no sudeste brasileiro, apenas três, nós igualmente observamos variação morfológica, especialmente no aspecto geral do talo, que pode apresentar eixos de largura uniforme diferentemente das plantas típicas de *U. chaugulii* (Fig. 15A). Essa variação

morfológica a aproxima de *U. tepida*, tornando as espécies de difícil separação. Assim, a confirmação de *U. chaugulii* só foi possível de forma inequívoca por dados moleculares.

Após sua descrição original, *U. chaugulii* foi citada para o Irã (Pirian *et al.* 2016) e Israel, Mar Mediterrâneo (Krupnik *et al.* 2018) e China (Xie *et al.* 2020). Krupnik *et al.* (2018) consideraram *U. chaugulii* como uma potencial espécie introduzida no Mar Mediterrâneo ou, talvez, previamente reportada como *U. linza* para a área.

Esse primeiro registro de *U. chaugulii* no Brasil também expande sua distribuição geográfica para o Oceano Atlântico. É possível que *U. chaugulii* represente uma espécie introduzida, uma vez que não foi possível atribuí-la a nenhuma espécie previamente citada para o Brasil com base nos dados morfológicos. As áreas de coleta, Guarujá e Ubatuba, ficam nas proximidades de importantes portos, como o Complexo Portuário de Santos, o maior da América Latina, constituído por um conjunto de terminais instalados ao longo do estuário de Santos, localizado nos municípios de Santos, Guarujá e Cubatão, e o Porto de São Sebastião. Água de lastro de navios tem sido reconhecida como importante vetor de introdução de espécies no ambiente marinho (Carlton 1985) e, considerando a grande circulação de navios e movimentação de cargas nessas regiões, *U. chaugulli* poderia constituir uma introdução na área. Entretanto, devido à sua difícil identificação consideramos mais apropriado tratá-la como uma espécie criptogênica.



**Figura 15.** *Ulva chaugulii*. Características morfológicas. **A-B.** Aspecto geral do talo. **C.** Detalhe da base do talo mostrando ramificações. **D.** Vista superficial da base do talo mostrando células rizoidais. **E.** Detalhe do ápice do talo com porção dilatada. **F.** Detalhe dos râmulos. **G.** Vista superficial das células apicais. Note 1-4 pirenoides por célula. **H.** Detalhe de um corte transversal de uma porção laminar monostromática. **I.** Corte transversal de um ramo lateral tubular e monostromático. **J.** Células férteis no ápice do talo.

*Ulva compressa* Linnaeus

*Species plantarum*, vol. 2: 1163. 1753.

**Sinônimos homotípicos:**

*Conferva compressa* (Linnaeus) Roth

*Tubularia compressa* (Linnaeus) Roussel

*Enteromorpha compressa* (Linnaeus) Nees

*Solenia compressa* (Linnaeus) C.Agardh

*Illea compressa* (Linnaeus) Gaillon

*Hydrosolen compressus* (Linnaeus) Martius

*Enteromorpha intestinalis* var. *compressa* (Linnaeus) Rosenvinge

*Enteromorpha intestinalis* subsp. *compressa* (Linnaeus) M.W.R.N. de Silva & E.M.Burrows

**Localidade-tipo:** Provavelmente Bognor, Sussex, Inglaterra (Hayden *et al.* 2003)

Figura 16A-G

Descrição:

**Talo** tubular, comprimido, simples, verde-claro, membranáceo, de hábito isolado, 2,8 cm alt. (Fig. 16A, B). **Fixação** ao substrato por meio de um apressório discoide diminuto, com 500 µm diâm. (Fig. 16C). **Estipe** cilíndrico, curto, simples, 180 µm diâm., derivado diretamente do apressório e diferenciado em uma lâmina achatada. **Eixos principais** simples, tornando-se mais largos em direção ao ápice, de contorno irregular, apresentando margens onduladas, lisas ou dobradas, 0,3-0,6 cm larg. **Ramos laterais e râmulos** ausentes. **Proliferações** ausentes. **Em vista superficial da base ao ápice**, células retangulares, quadráticas ou esféricas, de contorno frequentemente arredondado não organizadas em fileiras longitudinais, 12,5-25 x 5,0-20 µm (Fig. 16D, E); células rizoidais esféricas e amarronzadas distribuídas entre as células basais (Fig. 16D). **Em corte transversal**, porções tubulares e laminares completamente monostromáticas formadas por células majoritariamente retangulares ou quadráticas, de contorno arredondado, 12,5-25 µm x 5,0-20 µm (Fig. 16F). **Filamentos e células rizoidais** preenchendo completamente a região central do corte na sua porção basal. **Cloroplastos** ocupando a parede externa das células, laminares. **Pirenoides** em número de 1-2 por célula. **Células férteis** encontradas nas porções próximas à margem do talo, de tonalidade mais escura, frequentemente agrupadas aos pares (Fig. 16G).

**Material examinado:** BRASIL: Espírito Santo. Anchieta: Praia da Enseada das Garças, V. Cassano, 22.III.2019 (ES91).

**Material adicional examinado: BRASIL. São Paulo. Guarujá:** Praia de Pernambuco, col. A.I. Kanagawa, 25.VIII.1976 (SPF8550). **Ubatuba:** Praia do Cambori, col. A.I.K anagawa, 05.II.1978 (SPF8559).

**Habitat:** Epilítica crescendo no mediolitoral em áreas recifais completamente expostas, mais próximas à linha da costa. Associada com *U. tepida*.

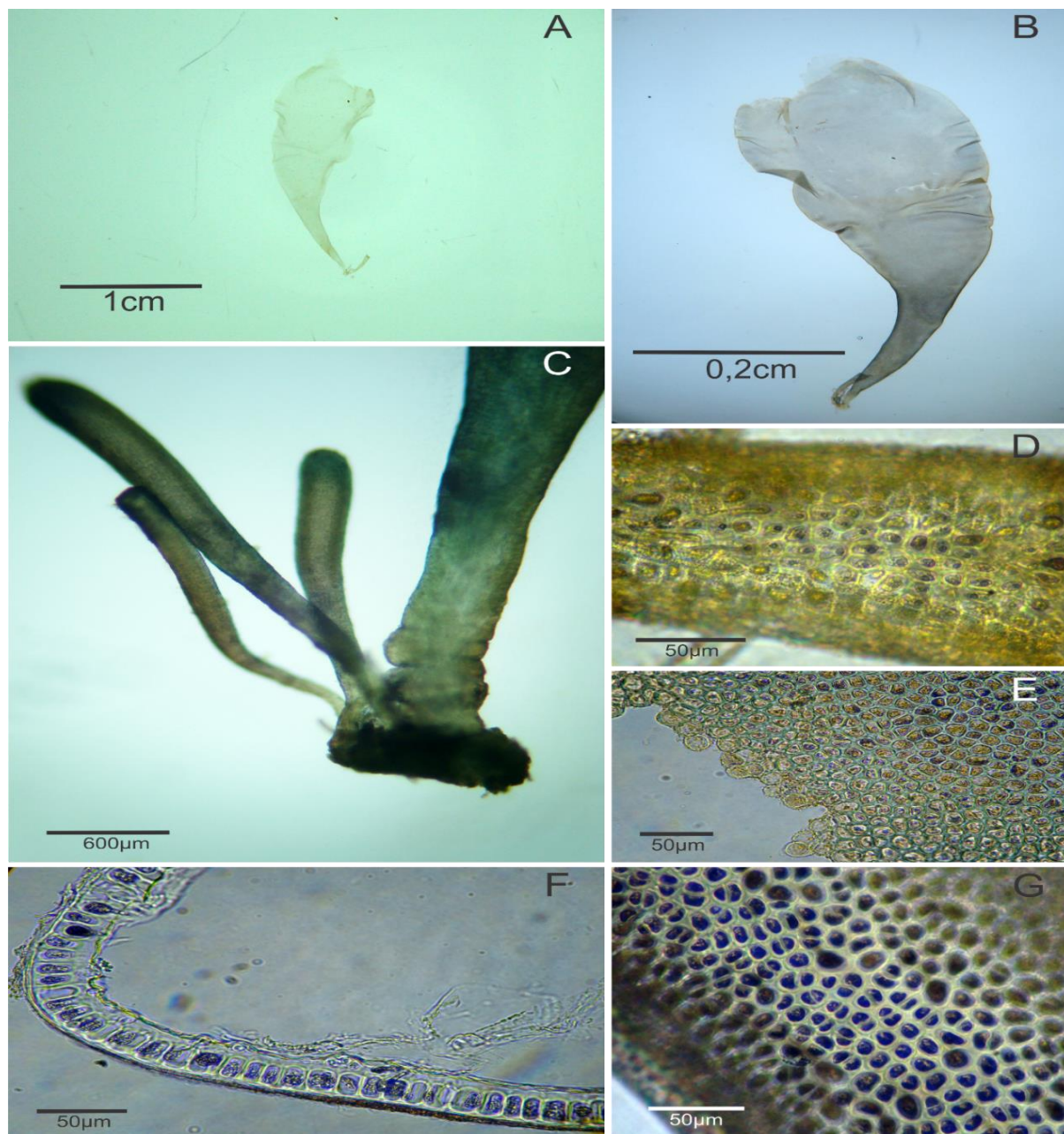
**Comentários:** Espécie considerada rara na área de estudo, coletada apenas na Praia da Enseada das Garças, localizada no município de Fundão, no Espírito Santo.

As características morfológicas de *U. compressa* descrita neste trabalho, como o aspecto e dimensões do talo, a presença de células completamente desorganizadas em todo o talo e o número de pirenoides por célula concordam, em linhas gerais, com as descrições de outros estudos realizados para a região sudeste (Joly 1957, Kanagawa 1983, Coto & Pupo 2009). Contudo, discordam pela ausência de ramificação nos nossos espécimes, em oposição aos talos com ramificação abundante na base descritos por Kanagawa (1983) e Coto & Pupo (2009) para amostras de *U. compressa* coletadas em São Paulo. A presença de células férteis agrupadas aos pares nas margens do talo não é mencionada na literatura.

*Ulva compressa* pode ser facilmente confundida em campo com *U. aragoënsis* devido ao formato geral das frondes, ambas em forma de fita não ramificadas e sustentadas por um estipe. Porém, pelo menos no material examinado neste trabalho, as frondes em *U. compressa* são completamente monostromáticas, enquanto que em *U. aragoënsis* são distromáticas na porção central e monostromáticas nas margens do talo. Ainda, *U. compressa* possui estipes muito curtos cujas células são completamente desorganizadas, já em *U. aragoënsis* os estipes são alongados e suas células se orientam ligeiramente em fileiras longitudinais.

Em relação à variação morfológica, Hofmann *et al.* (2010) citaram a ocorrência de formas laminares inteiramente distromáticas de *U. compressa* para o estuário de Great Bay, New Hampshire e Maine nos Estados Unidos, ampliando o espectro de plasticidade morfológica da espécie. A identificação de *U. compressa* por Hofmann *et al.* (2010) foi confirmada por sequências de ITS. Os autores também mencionaram que essa variação pode ser influenciada por fatores ambientais, já que o morfotipo distromático de *U. compressa* só foi encontrado nas áreas amostradas com baixa salinidade. A baixa amostragem dessa espécie neste estudo, especialmente em ambientes estuarinos, indica a necessidade de maior esforço

amostral a fim verificar o grau de variação morfológica nas populações brasileiras de *U. compressa*, assim como sua distribuição ao longo da costa, já que a espécie é amplamente citada, com base em dados morfológicos, do Rio Grande do Sul ao Ceará, incluindo os estados do sudeste, Rio de Janeiro e São Paulo (Moura 2015), onde a espécie não foi encontrada. As citações para as demais regiões do Brasil devem ser revistas por meio de dados moleculares.



**Figura 15.** *Ulva compressa*. Características morfológicas. **A-B.** Aspecto geral do talo. **C.** Detalhe da base do talo mostrando ramos em estágio inicial de desenvolvimento. **D.** Vista superficial da base do talo mostrando células rizoidais. **E.** Detalhe de uma lâmina apical. **F.** Detalhe do corte transversal do talo mostrando porção monostromática. **G.** Células férteis na margem do talo agrupadas aos pares.

*Ulva lactuca* Linnaeus

*Species plantarum*, vol. 2: 1163. 1753.

**Sinônimos heterotípicos:**

*Ulva fasciata* Delile

*Ulva lactuca* f. *fasciata* (Delile) Hering

*Ulva lobata* (Kützting) Harvey

*Phycoseris fasciata* (Delile) Montagne

**Localidade-tipo:** “In Oceano” [Oceano Atlântico] (Guiry & Guiry 2021).

Figuras 17A-E, 18A-F, 19A-D, 20A-D

Descrição:

**Talo** laminar, verde-escuro e áspero na base e verde-claro, membranáceo, delicado ou levemente escorregadio na região mediana-apical, de hábito ereto e isolado, 1,4-50 cm de alt. (Fig. 17A-E). **Fixação** ao substrato por meio de um apressório discoide, rígido, 0,1-0,3 cm de diâm. Lâminas formadas diretamente a partir do apressório ou, mais frequentemente, a partir de uma lâmina basal, derivada do apressório, estreita, espessa, de margem geralmente ondulada com pequenos lobos ou denticulações, 0,3-1,2 cm. **Lâminas** expandidas, simples ou ramificadas, inteiras ou fendidas em forma de fita larga ou estreita a partir principalmente da região basal, podendo apresentar perfurações dispostas irregularmente na fronde; lâminas retilíneas a onduladas, principalmente no ápice, ou recortadas, ou ainda retorcidas em espiral em algumas partes do talo. Lâminas expandidas ou em fita ou ambas podem ocorrer no mesmo indivíduo, com contorno regular ou irregular **Largura das lâminas** variando entre 0,2-28 cm. **Margens** geralmente lisas ou apresentando denticulações microscópicas marginais curtas, uni- ou multisseriadas, terminando em uma única célula apical, obtusa, 22,5-40 µm compr. (Fig. 18A-C). **Em vista superficial da base**, células de contorno angulado ou frequentemente arredondado, semiesféricas, quadráticas ou retangulares, solitárias ou agrupadas em número de até 4 células por uma parede translúcida, não organizadas em fileiras longitudinais, 5,0-25 x 2,5-22,5 µm; **células rizoidais** esféricas ou semiesféricas, translúcidas, amarronzadas ou enegrecidas com a adição de lugol, dispersas em grande número entre as células basais, com 15-25 µm de diâm. (Fig. 18E, F). **Em vista superficial do ápice**, células de contorno frequentemente angulado, retangulares, quadráticas ou irregulares, geralmente isoladas, não organizadas em fileiras longitudinais, 2,5-17,5 x 2,5-17,5 µm (Fig. 18D). **Em corte transversal**, lâminas formadas por duas camadas de células

quadráticas ou retangulares, de contorno angulado ou arredondado, fortemente aderidas no ápice e separadas na base por uma densa massa de filamentos rizoidais, 5,0-45 x 12,5-20 µm (Fig. 19A-D). **Espessura das lâminas** variando de 80-237,5 µm na base e de 40-82,5 µm no ápice. **Cloroplastos** aderidos à parede externa das células, caliciformes. **Pirenoides** em número de (1-) 3-4 (-6) por célula. **Células férteis** encontradas nas porções marginais e basais do talo, com elementos de reprodução esféricos, enegrecidos e abundantes (Fig. 20A-D).

**Material examinado: BRASIL. Espírito Santo. Fundão:** Praia do Kalifa, *V.Cassano*, 21.III.2019 (ES77). **Rio de Janeiro. Armação dos Búzios:** Praia Rasa, *V.A.R.Carneiro & N.T.Martins*, 09.X.2019 (RJ260, RJ262, RJ263, RJ264). **Arraial do Cabo:** Prainha, *V.A.R.Carneiro & N.T.Martins*, 08.X.2019 (RJ271, RJ272, RJ277, RJ279, RJ280, RJ282, RJ283, RJ285, RJ286, RJ7C). **Niterói:** Praia de Boa Viagem, *V.A.R.Carneiro & N.T.Martins*, 10.IX.2019 (RJ240, RJ244, RJ248). Praia de Boa Viagem, *V.Cassano & J.C. De-Paula*, 19.I.2019 (RJ20, RJ21, RJ22, RJ33, RJ34). Praia de Itaipu, *V.Cassano & J.C. De-Paula*, 19.I.2019 (RJ43, RJ44.1, RJ45, RJ47). Praia de Itacoatiara, *V.A.R.Carneiro & N.T.Martins*, 10.IX.2019 (RJ251, RJ252, RJ254). Praia de Itacoatiara, *V.Cassano J.C. De-Paula*, 19.I.2019 (RJ32). Praia do Sossego, *V.A.R.Carneiro & N.T.Martins*, 11.IX.2019 (RJ236, RJ238). **Rio de Janeiro:** Praia do Arpoador, *V.Cassano*, 12.I.2019 (RJ11, RJ12). Praia de Copacabana, *V.Cassano*, 12.I.2019 (RJ05, RJ07). Praia do Pontal, *V.A.R.Carneiro & N.T.Martins*, 12.IX.2019 (RJ291, RJ292). **São Paulo. Guarujá:** Praia do Mar Casado, *V.A.R.Carneiro, R. Oliveira, & M.H.O.Pinto*, 27.IX.2019 (SP224). **Ilha Anchieta:** Praia do Engenho, *B. Sandy*, 18.IX.2019 (SP165). **Santos:** Praia do Embaré, Canal 5, *V.A.R.Carneiro & R. Oliveira*, 26.IX.2019 (SP215). Praia do José Menino, Emissário Submarino de Santos, *V.A.R.Carneiro & R. Oliveira*, 26.IX.2019 (SP195). **Ubatuba:** Praia Domingas Dias, *L.Soaes*, 3.IX.2019 (SP187). Praia do Lamberto, *L.Soaes*, 18.VII.2019 (SP189). Praia Vermelha do Sul, *V.A.R.Carneiro, F.Nauer, I.L.G.Cavalcante, H.R.Fragoso & M.T.Fujii*, 4.VI.2019 (SP135).

**Material adicional examinado: BRASIL. São Paulo. São Sebastião.** col. A.B. Joly, 22.VII.1950 (SPF403). **Itanhaém.** Praia dos Sonhos, col. Y. Ugadim, 23.X.1965 (SPF414). **Como U. fasciata:** **Ubatuba:** Praia do Perequê-Açú, col. B.L.M., 09.IX.1950 (SPF385); Praia da Lagoinha, col. M.C., N.Y. & Y. Ugadim 11.IX.1962 (SPF378). **Caraguatatuba.** Praia de Massaguaçu, col. A.I. Kanagawa (SPF8807).

**Habitat:** Epilíticas ou crescendo em substratos artificiais como sacolas plásticas, ou epizoicas sobre faixas ocupadas por *Perna perna* L. 1758 no mediolitoral, coletadas em costões rochosos completamente ou parcialmente expostos durante as marés baixas em áreas calmas, moderadas ou expostas à ação das ondas, podendo formar bancos. Associadas com *U. tepida*, *Bryocladia cuspidata* (J.Agardh) De Toni, *Centroceras* sp., *Cladophora* sp., *Hypnea pseudomusciformis* Nauer, Cassano & M.C. Oliveira, *Gelidium* sp. e *Chondracanthus* sp. Epifitada por *Melanothamnus* cf. *ferulaceus* (Suhr ex J.Agardh) Díaz-Tapia & Maggs.

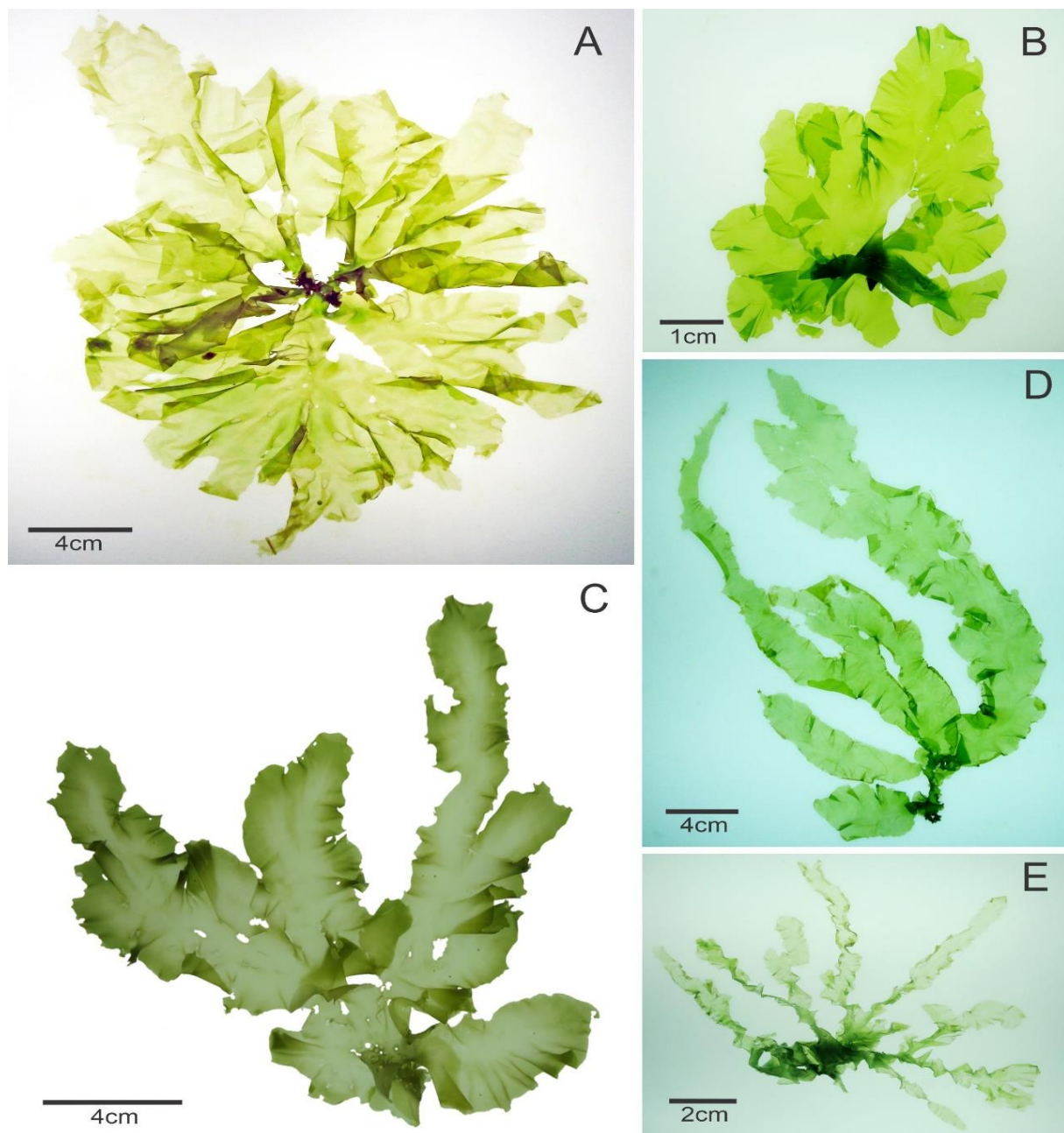
**Comentários:** Espécie considerada muito comum na área de estudo, na qual foi coletada em praticamente todos os pontos de coleta. A espécie é reconhecidamente cosmopolita, habitando a região entre marés de áreas tropicais e subtropicais do mundo (Guiry & Guiry 2021).

De acordo com Hughey *et al.* (2019), *Ulva lactuca* tornou-se a espécie mais citada no norte da Europa desde a observação de sua ocorrência comum na Suécia por Linnaeus (1755), tendo sido a Suécia presumida como a provável origem do conceito da espécie de Linnaeus e do espécime-tipo. Contudo, os resultados de *rbcL* de Hughey *et al.* (2019) mostraram que o holótipo *U. lactuca* é a espécie atualmente chamada de *U. fasciata* nas regiões subtropicais e de *U. lobata* no Oceano Pacífico oriental. Os autores hipotetizaram que o holótipo de *U. lactuca* teve origem no Indo-Pacífico, e não no norte da Europa, possivelmente coletado por um dos muitos colegas e alunos de Linnaeus.

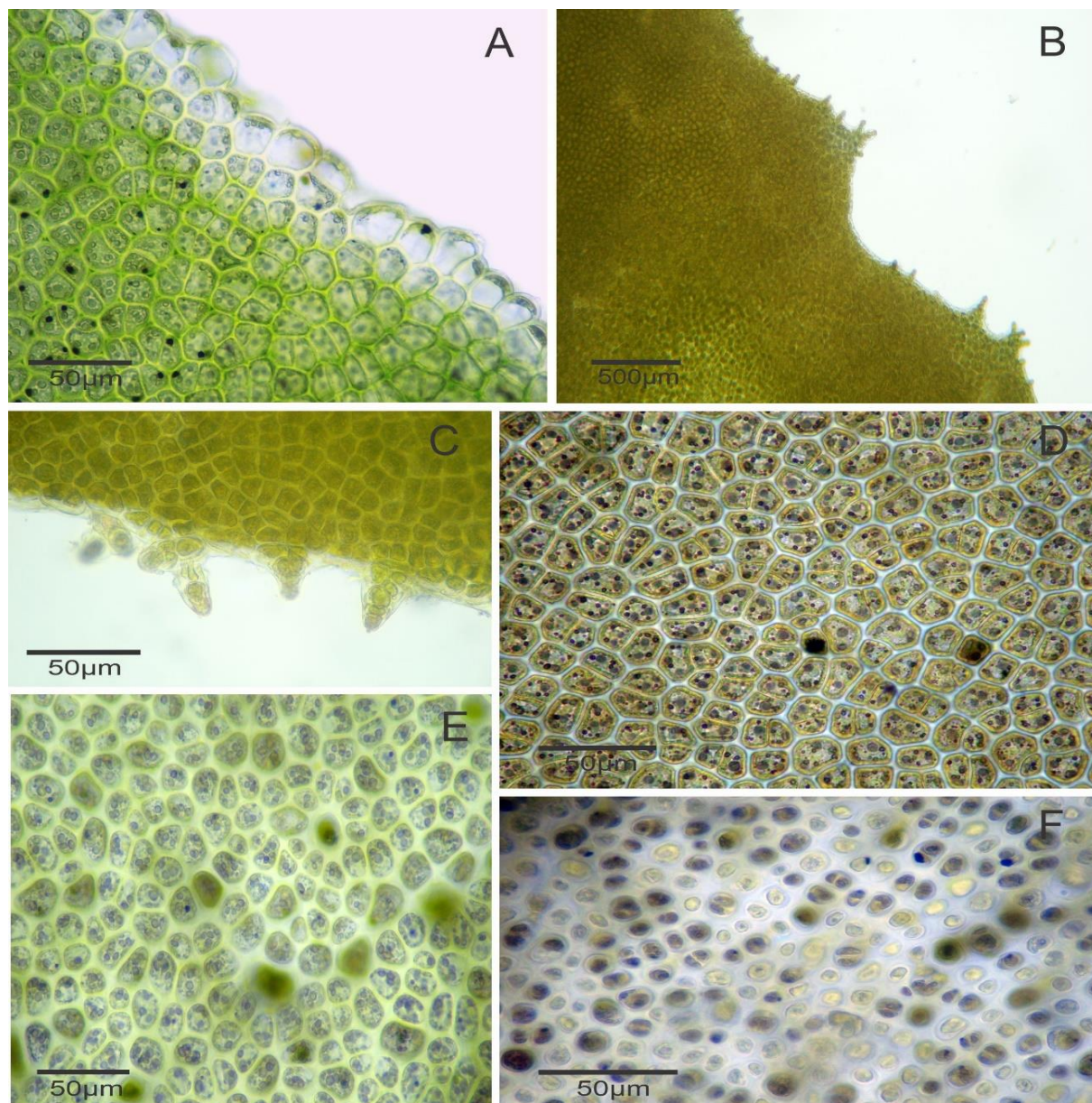
No Brasil, a primeira referência de *U. lactuca* foi de Martius (1833), a partir de material coletado na Bahia (Oliveira Filho 1977). Nos trabalhos desenvolvidos, principalmente a partir de Joly (1957), a espécie foi caracterizada por apresentar lâminas expandidas com margens lisas, constituídas por células quadráticas em toda a sua extensão, em corte transversal (Kanagawa 1983, Pereira 1974, Barata 2004, Coto & Pupo 2009). Entretanto, Kanagawa (1983) observou, no seu material, a presença de denticulações marginais em indivíduos de *U. lactuca* (incluindo representantes de *U. fasciata*) coletados em São Paulo, bem como teceu comentários acerca da presença dessas estruturas no espécime-tipo de *U. lactuca*, observada inicialmente por Papenfuss (1960). Contudo, essa observação de Kanagawa (1983) foi negligenciada por todos autores subsequentes, sendo atribuídos à *U. rigida* os espécimes com denticulações marginais e mantidos em *U. lactuca* aqueles com margens lisas (Yoneshigue 1985, Barata 2004, Coto & Pupo 2009).

Com base no conceito de *U. lactuca* adotado pela literatura brasileira, nós identificamos nossos exemplares com lâminas expandidas, margens lisas e com células quadráticas em toda sua extensão, como *U. lactuca* e os espécimes com a mesma caracterização geral de *U. lactuca*, mas que apresentavam denticulações marginais como *U. "rigida"*. Ainda os espécimes que possuíam frondes em forma de fita constituídas por células retangulares em todo o talo foram identificados como *U. "fasciata"*.

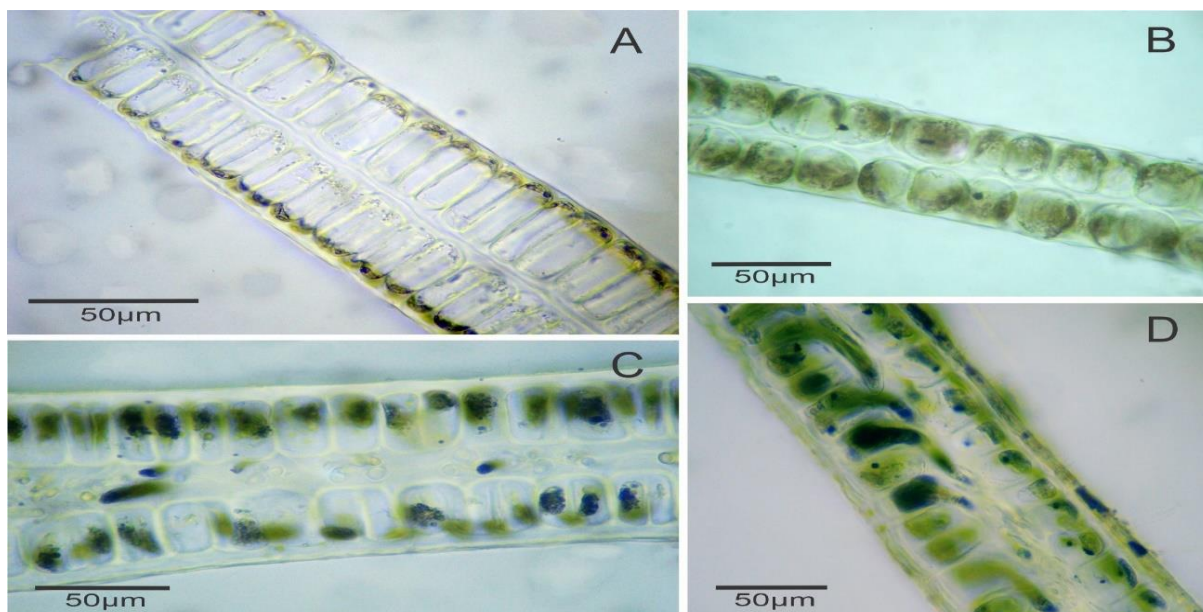
Entretanto, nossos resultados moleculares para os dois marcadores utilizados agruparam os espécimes identificados como *U. "fasciata"* no clado de *U. lactuca*, corroborando a sinonímia dessas espécies feita por Hughey *et al.* (2019), assim como agruparam os espécimes identificados como *U. "rigida"* ou no clado da autêntica *U. lactuca* ou no clado de *U. ohnoi*. A presença de caracteres morfológicos comuns a *U. lactuca* e *U. "rigida"* (i.e., frondes expandidas com denticulações marginais) dificulta sua delimitação baseada em dados exclusivamente morfológicos. Entretanto, algumas diferenças morfológicas podem auxiliar na separação dessas espécies. A grande maioria dos representantes identificados como *U. lactuca* possuem talos mais desenvolvidos, com lâminas amplamente expandidas de contorto irregular ou em forma de fita (morfortipo *U. fasciata*) e frequentemente maiores que os indivíduos de *U. ohnoi*. Os talos de *U. ohnoi* possuem lâminas orbiculares, frequentemente com muito lobos menores de contorno irregular, bastante ondulados conferindo às frondes um aspecto de roseta. Além disso, em uma análise mais detalhada é possível diferenciar as denticulações marginais nessas espécies, que são curtas, unisseriadas em *U. lactuca* e proeminentes, multisseriadas em *U. ohnoi*. Vale destacar que Melton e López Bautista (2020) também verificaram diferenças nas denticulações dessas espécies, porém com denticulações maiores em *U. lactuca*. Kazi *et al.* (2016) também apontaram características morfológicas que podem ser utilizadas para uma identificação preliminar de rotina das espécies, como o aspecto geral e a espessura do talo, menor em *U. ohnoi*. Apesar das características morfológicas apontadas, a distinção segura entre *U. lactuca* e *U. ohnoi* só foi possível com base nos nossos dados moleculares. O mesmo foi salientado por Kazi *et al.* (2016) que afirmaram ser essencial submeter os espécimes à caracterização molecular para confirmar a identidade das espécies.



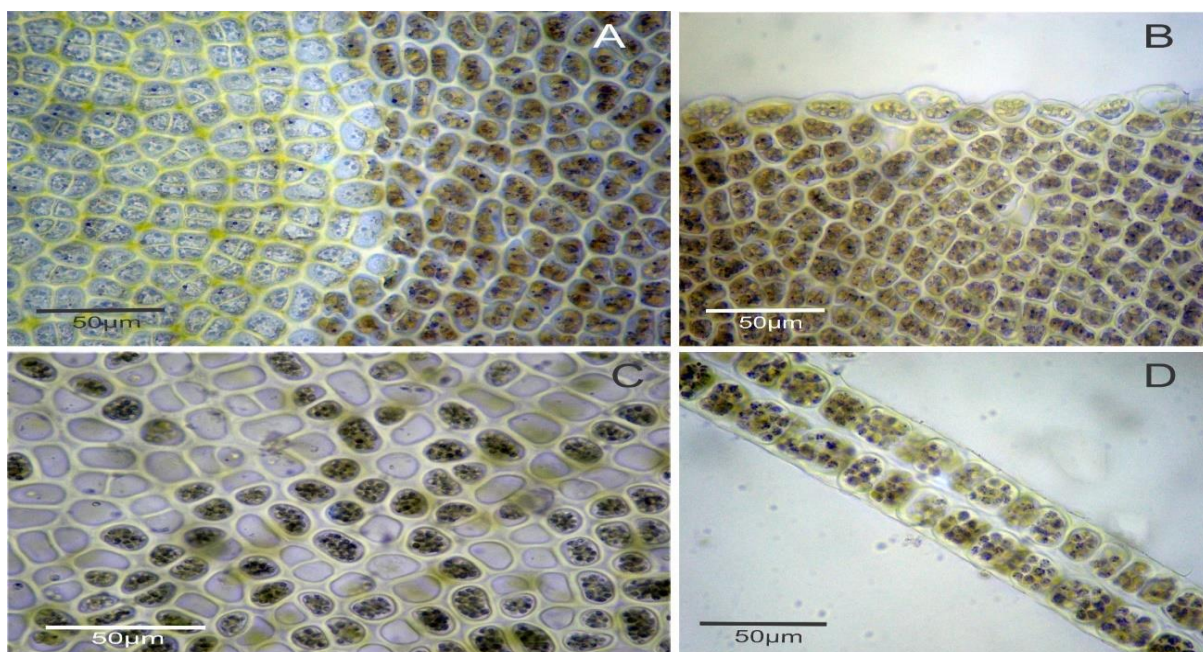
**Figura 17.** *Ulva lactuca*. Variação morfológica. **A.** Lâminas expandidas fendidas a partir da base. **B.** Lâmina inteira. **C.** Fronde com porções laminares expandidas e porções em forma de fita no mesmo indivíduo. **D.** Lâminas em forma de fita larga não retorcida. **E.** Lâminas em forma de fita retorcidas em espiral.



**Figura 18.** *Ulva lactuca*. Vistas superficiais das margens e do talo. **A.** Detalhe de uma margem lisa. **B.** Detalhe de uma margem denteada. **C.** Detalhe das denticulações marginais curtas, formadas por poucas células. **D.** Vista superficial das células apicais. **E.** Vista superficial das células basais isoladas. **F.** Vista superficial das células basais agrupadas.



**Figura 19.** *Ulva lactuca*. Cortes transversais. **A.** Corte transversal do ápice com células retangulares. **B.** Corte transversal do ápice com células quadráticas. **C.** Corte transversal da base com células quadráticas. **D.** Corte transversal da base com células quadráticas em uma camada e retangulares na outra, originando rizoides.



**Figura 20.** *Ulva lactuca*. Estruturas reprodutivas. **A.** Detalhe da margem de um ápice mostrando a zona fértil (à direita) e a zona com células não férteis (à esquerda). **B.** Margem apresentando células férteis. **C.** Células com elementos de reprodução e células vazias após a liberação dos elementos de reprodução. **D.** Corte transversal de uma lâmina fértil.

*Ulva ohnoi* M. Hiraoka & S. Shimada in Hiraoka *et al.*

Phycological Research 52: 17-29, 2004.

Localidade-tipo: Tosa Bay, Tosa, Kochi, Japão

Figura 21A-H

Descrição:

**Talo** laminar, verde-escuro ou verde-claro, áspero na base e membranáceo na porção mediana-apical, de hábito ereto, isolado ou aparentemente gregário, com 1,2-4,3 cm de alt. (Fig. 21A). **Fixação** ao substrato por meio de um apressório discoide, rígido, 0,1-0,2 cm de diâm. **Estipes** inconspícuos derivados diretamente do apressório. **Lâminas** raramente expandidas, orbiculares inteiras ou fendidas a partir da região mediana-apical formando lobos menores, de contorno irregular, bastante ondulados em toda sua extensão o que confere um aspecto de roseta às frondes. **Largura das lâminas** variando entre 1,3-6,0 cm. **Margens** lisas ou frequentemente apresentando denticulações marginais proeminentes e multisseriadas, de ápice unicelular obtuso, 45-90 µm compr. (Fig. 21B-C). **Em vista superficial da base**, células de contorno frequentemente arredondado, semiesféricas, quadráticas ou retangulares, solitárias ou agrupadas em números de até 4 células por uma parede translúcida, não organizadas em fileiras longitudinais, 7,5-32,5 x 5,0-17,5 µm; **células rizoidais** esféricas ou semiesféricas, amarronzadas ou enegrecidas com a adição de lugol, dispersas em grande número entre as células basais, com 15-27,5 µm de diâm. (Fig. 21D). **Em vista superficial do ápice**, células quadráticas, retangulares ou irregulares, de contorno frequentemente angulado, geralmente isoladas, não organizadas em fileiras longitudinais, 5,0-17,5 x 2,5-12,5 µm (Fig. 21E). **Em corte transversal do talo**, lâminas formadas por duas camadas de células geralmente retangulares na base e quadráticas nas porções medianas-apicais, de contorno angulado ou arredondado fortemente aderidas nas porções apicais e separadas nas basais por uma densa massa de rizoides derivados de ambas as camadas, 25-42,5 x 12,5-25 µm (Fig. 21F-G). **Espessura das lâminas** variando entre 107,5-172,5 µm na base e entre 30-80 µm no ápice. **Cloroplastos** aderidos à parede externa das células, caliciformes. **Pirenoides** em número de 1-3 (-5) por célula. **Células férteis** encontradas nas porções marginais do talo e na base, com elementos de reprodução esféricos, translúcidos e abundantes (Fig. 21H).

**Material examinado: BRASIL. Rio de Janeiro. Armação dos Búzios:** Praia Rasa, V.A.R.Carneiro & N.T.Martins, 09.X.2019 (RJ266). **Niterói:** Praia de Boa Viagem, V.A.R.Carneiro & N.T.Martins, 10.IX.2019 (RJ241, RJ247, RJ249). Praia de Boa Viagem, V. Cassano & J. De-Paula, 19.I.2019

(RJ19). Praia de Itacoatiara, V.A.R.Carneiro & N.T.Martins, 10.IX.2019 (RJ255). **São Paulo.** **Guarujá:** Ilha do Mar Casado, V.A.R.Carneiro, R. Oliveira, & M.H.O.Pinto, 27.IX.2019 (SP225). **Santos:** Ilha de Urubuqueçaba, V.A.R.Carneiro & R.Oliveira, 26.IX.2019 (SP203). **São Sebastião:** Praia Grande, S.Neto, 30.viii.2019 (SP180). **Ubatuba:** Praia Vermelha do Sul, V.A.R.Carneiro, F.Nauer, I.L.G.Cavalcante, H.R.Fragoso & M.T.Fujii, 5.VI.2019 (SP138, SP153).

**Material adicional examinado:** Como *U. rigida*: BRASIL. São Paulo. SÃO VICENTE: Ilha Porchat, col. A.I. Kanagawa, 14.II.1977 (SPF8778).

**Habitat:** Epilítica ou epizoica sobre faixas ocupadas por *Perna perna* no mediolitoral, coletadas em costões rochosos parcialmente expostos durante as marés baixas em locais calmos, moderadamente expostos ou expostos à ação das ondas. Associada com *Gelidium* cf. *pusillum* (Stackhouse) Le Jolis e *Chondracanthus* sp. Epifitada pelas diatomáceas *Biddulphia* sp., *Cocconeis scutellum* Ehrenberg, *Grammatophora marina* (Lyngbye) Kützing, *Licmophora* cf. *flabellata* (Greville) C.Agardh e *Melosira nummuloides* C.Agardh.

**Comentários:** Espécie considerada comum na área de estudo, tendo sido coletada em localidades pontuais de todo o litoral estudado.

*Ulva ohnoi* foi descrita por Hiraoka & Shimada (2004) a partir de exemplares formadores de marés verdes no sul e oeste do Japão, tendo sido primeiramente reportada como *Ulva* sp. por Ohno (1988) para a Baía de Tosa, Japão, sua localidade tipo.

Atualmente, a espécie é considerada invasora e oportunista, ocorrendo em mares tropicais e temperados de todo o globo (O’Kelly *et al.* 2010, Wang *et al.* 2010, Kirkendale *et al.* 2013, Kazi *et al.* 2016, Lawton *et al.* 2013, Melton *et al.* 2016a, b, Pirian *et al.* 2016, Krupnik *et al.* 2018, Miladi *et al.* 2018, Chávez-Sánchez *et al.* 2019). *Ulva ohnoi* foi também identificada no Mar Mediterrâneo formando biomassa incrustante de algas em navios no porto de Setè, França (Mineur *et al.* 2007) e em água de lastro de navios em Nápoles, Itália, sem que sua colonização na área tivesse sido detectada (Flagella *et al.* 2010). Contudo, estudos posteriores registraram a espécie no Mar Mediterrâneo, na Sicília, Itália, que constituiu também seu primeiro registro na Europa (Armeli *et al.* 2014) e em Israel (Krupnik *et al.* 2018).

O primeiro registro de *U. ohnoi* no Atlântico ocidental foi feito por Melton *et al.* (2016a), no Golfo do México e na costa Atlântica da Flórida, sendo considerada invasora e a principal causadora de marés verdes na Baía de Biscayne (FL), uma área com floração

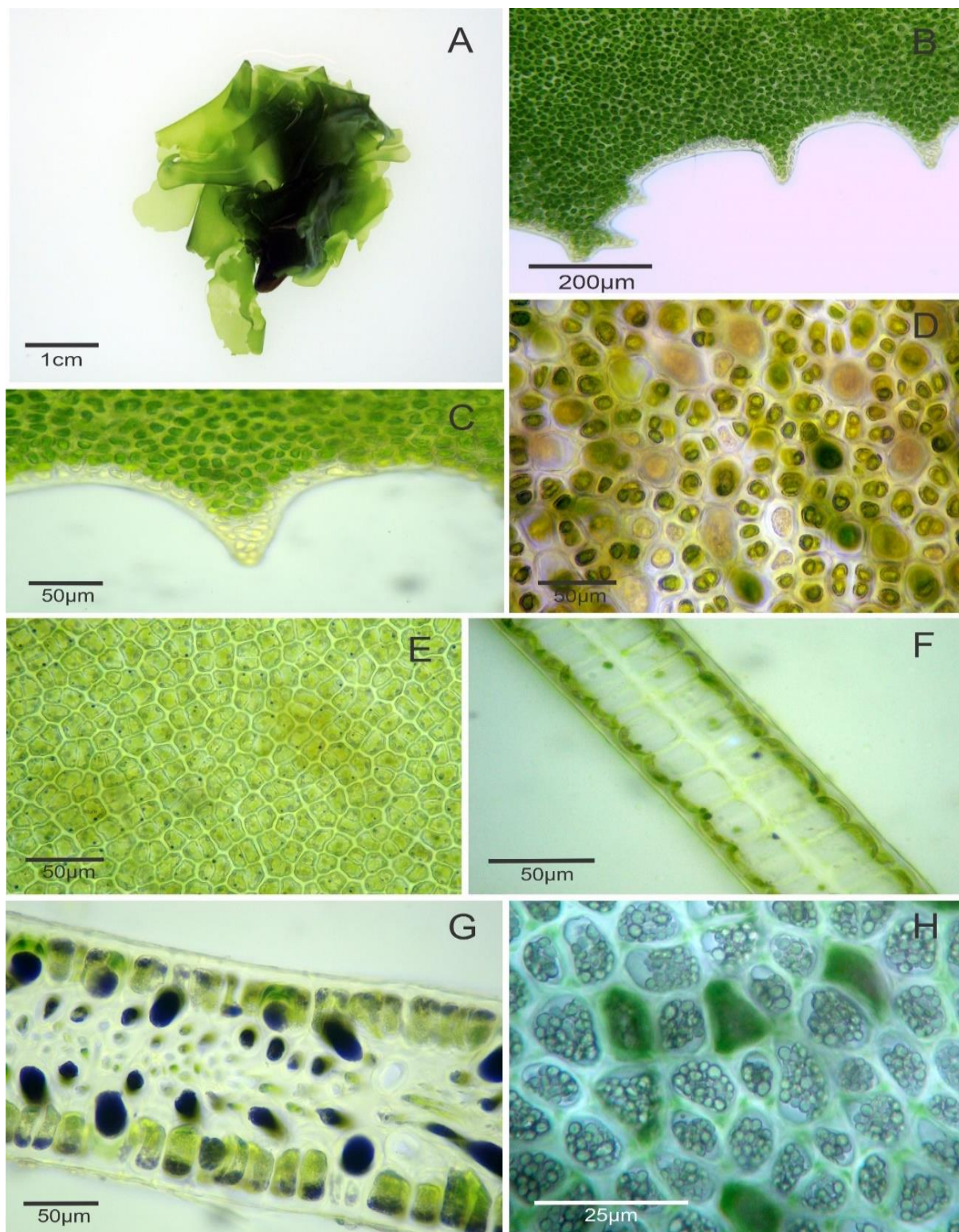
persistente de *Ulva* e *Anadyomene*, devido à eutrofização por descarga de nutrientes. No mesmo ano, Melton *et al.* (2016b) registraram a primeira floração de *U. ohnoi* no Mar do Caribe, na Venezuela.

Para o Brasil, *Ulva ohnoi* foi primeiramente registrada para a região nordeste, no Arquipélago de Fernando de Noronha (PE), por Batista (2018) com base no marcador *rbcl*, entretanto não foi fornecida uma descrição morfológica. Em comparação com a descrição original de *U. ohnoi*, os representantes brasileiros concordam pela presença frequente de denticulações e no formato das células em corte transversal e em vista superficial, em todas as porções do talo. Entretanto, discordam na altura das plantas, muito menores no material brasileiro (até 4,3 cm e entre 20-30 cm, Hiraoka *et al.* 2004), na espessura das lâminas na base do talo, maior nos nossos espécimes (107,5-172,5  $\mu\text{m}$  e 80-90  $\mu\text{m}$ , Hiraoka *et al.* 2004), no maior número de pirenoides por célula (até 5 e entre 1-3, Hiraoka *et al.* 2004). Kazi *et al.* (2016) ao citarem *U. ohnoi* pela primeira vez para a Índia, comentaram que a única diferença morfológica observada entre os seus espécimes e os do Japão (Hiraoka *et al.* 2004) foi o tamanho da planta, menor nos espécimes indianos, 1 a 12 cm.

Para o material brasileiro, a presença de denticulações nas margens é comumente atribuída à *U. rigida*, característica que é amplamente difundida na literatura ficológica brasileira como diagnóstica para a separação dessa espécie de *U. lactuca*, que apresenta margens lisas (Joly 1957, Yonesguigue 1985, Barata 2004, Coto & Pupo 2009), excetuando Kanagawa (1983) que verificou a presença de denticulações microscópicas em *U. lactuca* para o seu material. Das descrições de *U. "rigida"* encontradas na literatura brasileira, a que mais se assemelha com os espécimes descritos neste trabalho como *U. ohnoi* é a de Coto & Pupo (2009), que reportam talos menores com até 3 cm de altura, com margens denticuladas.

Neste trabalho, assim como nos anteriores, todos os exemplares que apresentaram margens denticuladas e células retangulares na base e quadráticas no meio-ápice em corte transversal foram identificados como *U. "rigida"*. No entanto, as análises moleculares revelaram que a grande maioria dos representantes identificados como *U. "rigida"* para a região sudeste trata-se, na verdade, de *U. ohnoi*. Ademais, alguns poucos indivíduos de São Paulo (SP203, Ilha de Urubuqueçaba, Santos) e do Rio de Janeiro (RJ259, Praia Rasa, Búzios), que possuem frondes laminares expandidas com margem lisa e células quadráticas por todo o talo, características típicas de *U. lactuca*, também se agruparam no clado de *U. ohnoi* (Fig. 12). Resultado semelhante foi obtido por Chávez-Sánchez *et al.* (2019) para espécimes

identificados como *U. lactuca* e *U. rigida* por caracteres morfoanatômicos que se revelaram 100% idênticos a *U. ohnoi*. Além de indicar grande plasticidade morfológica nos representantes brasileiros de *U. ohnoi*, evidenciou-se, também, a coexistência de caracteres morfológicos comuns entre ela e *U. lactuca*, o que dificulta sua confirmação baseando-se apenas nos dados morfológicos. A separação entre as espécies só foi possível com a utilização de dados moleculares, o meio mais confiável para confirmar suas verdadeiras identidades. Levando-se em conta que tanto nossas amostras sequenciadas de *U. ohnoi* quanto de *U. lactuca* se agruparam com seus autênticos materiais sequenciados por Hiraoka *et al.* (2004) e Hughey *et al.* (2019), respectivamente, e que nenhuma das nossas amostras previamente identificadas como *U. "rigida"* se agrupou no clado europeu dessa espécie, cujo conceito ainda precisa ser definido conforme sequenciamento do seu lectótipo (Jeffery Hughey, com. pess.), nós sustentamos que o nome *U. "rigida"* se trata de um nome mal aplicado de *Ulva ohnoi* para a região sudeste do Brasil, constituindo seu primeiro registro para a essa região e para a porção continental do Brasil.



**Figura 21.** *Ulva ohnoi*. Características morfológicas. **A.** Aspecto geral do talo. **B.** Detalhe de uma margem denteada. **C.** Detalhe de uma denticulação marginal. **D.** Vista superficial da base mostrando células agrupadas em processo de produção dos elementos de reprodução. **E.** Vista superficial das células apicais. **F.** Corte transversal do ápice com células quadráticas. **G.** Corte transversal da base mostrando células retangulares a quadráticas e rizoides. **H.** Detalhe dos elementos de reprodução nas células apicais férteis.

*Ulva tanneri* Hayden, H.S., Blomster, J., Maggs, C.A., Silva, P.C., Stanhope, M.J. & Waaland, J.R. *European Journal of Phycology* 38(3): 277-294.

**Sinônimo heterotípico:** *Chloropelta caespitosa* Tanner

**Localidade-tipo:** Point Fermin, San Pedro, Califórnia, USA.

Figura 22A-I

Descrição:

**Talo** laminar, verde-oliva ou verde-escuro, muito delicado e levemente escorregadio ao tato, de hábito gregário formando tufos arredondados, com 1,1-5,1 cm de alt. (Fig. 22A). **Margens** lisas (Fig. 22B). **Fixação** ao substrato por meio de um apressório discoide, com 0,1 cm de diâm. **Lâminas em estágio inicial de desenvolvimento** tubulares, piriformes, originadas a partir do apressório (Fig. 22C). **Lâminas mais desenvolvidas** bastante irregulares, inteiras ou fendidas a partir da região mediana-apical, retorcidas e muito dobradas, bastante onduladas em toda sua extensão, com 1,1-3,9 cm larg., derivadas diretamente do apressório. **Em vista superficial da base ao ápice**, células muito pequenas, retangulares, quadráticas ou irregulares, de contorno angulado, geralmente solitárias no ápice ou agrupadas aos pares por uma parede translúcida na base, não organizadas em fileiras longitudinais ao longo do talo, 2,5-12,5 x 2,5-12,5  $\mu\text{m}$  (Fig. 22F); **células rizoidais** esféricas ou semiesféricas, esverdeadas, com 10-15  $\mu\text{m}$  (Fig. 22D). **Em corte transversal do talo**, lâminas formadas por duas camadas de células quadráticas ou retangulares, de contorno arredondado, fortemente aderidas no ápice e separadas na base por uma densa massa de rizoides derivados de ambas as camadas, 12,5-20 x 5,0-12,5  $\mu\text{m}$  (Fig. 22E, G, H). **Espessura do talo** variando entre 47,5-97,5  $\mu\text{m}$ , da base ao ápice. **Cloroplastos** parietais, aderidos à parede lateral externa, caliciformes. **Pirenoides** em número de 1-2 (-3). **Células férteis** encontradas em porções marginais apicais do talo (Fig. 22I).

**Material examinado:** BRASIL. Rio de Janeiro. Niterói: Praia de Boa Viagem, V.Cassano & J.C. De-Paula, 19.I.2019 (RJ23), V.A.R.Carneiro & N.T.Martins, 10.IX.2019 (RJ243, RJ245). Praia de Itacoatiara, V.Cassano & J.C.De-Paula, 19.I.2019 (RJ51).

**Habitat:** Epilíticas formando tufos no mediolitoral, coletadas em costões rochosos parcialmente expostos durante as marés baixas em área calma, antropizada ou exposta à ação das ondas. Associação com outras algas não observada.

**Comentários:** Espécie considerada incomum na área de estudo, encontrada apenas nas praias da Boa Viagem e de Itacoatiara, em Niterói, Rio de Janeiro.

*Ulva tanneri*, descrita originalmente como *Chloropelta caespitosa* Tanner (1980), foi transferida para o gênero *Ulva* por Hayden *et al.* (2003). Tanner (1980) propôs o antigo gênero *Chloropelta* com uma única espécie, *C. caespitosa* a partir do cultivo de material de uma Ulvaceae coletada no sul da Califórnia. A espécie foi baseada em caracteres ontogenéticos devido ao seu padrão único de desenvolvimento no qual, nos estádios iniciais, as células da plântula tubular sofrem uma divisão produzindo uma plântula tubular distromática, não observado em nenhuma outra Ulvaceae. Como *Chloropelta* e *Ulva* são cogenéricos com base em dados moleculares (Hayden *et al.* 2003) e a mudança nomenclatural para *Ulva caespitosa* (basiônimo de *Catenella caespitosa*) criaria um homônimo posterior, Hayden *et al.* (2003), então, estabeleceram *Ulva tanneri* *nom. nov.*

O aspecto geral do talo, a espessura das lâminas, o número de pirenoides e o formato das células em vista superficial e em corte transversal descritos no material brasileiro concordam com a descrição original de Tanner (1980), bem como com o material identificado por Joska & Bolton (1992) para a África do Sul, False Bay e Cape Hangklip (Oceano Atlântico) e por Lima & Fukusumi (1996) e Matsumoto & Shimada (2014) para o Japão.

Nossos dados moleculares confirmaram a identificação de *U. tanneri* para o litoral brasileiro pela comparação com a sequência da localidade tipo. A espécie foi encontrada em apenas duas praias de Niterói (RJ), na Praia de Boa Viagem, Baía de Guanabara, e na Praia de Itacoatiara. Pela dificuldade na identificação morfológica do gênero *Ulva*, a espécie pode ter sido confundida com *U. lactuca*, citada para as mesmas praias em estudos prévios (Teixeira *et al.* 1987, Amado Filho 1991, Taouil & Yoneshigue-Valentin 2002, De-Paula *et al.* 2020). Por se tratar de uma área portuária, próxima ao Porto do Rio de Janeiro, um dos mais movimentados do país, *Ulva tanneri* pode representar uma introdução recente no litoral brasileiro. Entretanto, devido à dificuldade de identificação, julgamos melhor considerá-la como uma espécie criptogênica.

Além das citações para a América do Norte, Califórnia (Tanner 1980, Hayden *et al.* 2003) e México (Pacífico, Aguilar-Rosas *et al.* 2005), a espécie também foi reportada para a América Central, Panamá (Pacífico, Fernández-García *et al.* 2001), Japão (Lima & Fukusumi 1996, Matsumoto & Shimada 2014), Ilhas Havaianas (Huisman *et al.* 2007), Austrália e Nova Zelândia (Kraft *et al.* 2010), e para a África do Sul, na costa oriental do Atlântico (Joska & Bolton

(1992, Stegenga *et al.* 1997). Portanto, a primeira ocorrência de *U. tanneri* na costa brasileira, expande a sua distribuição geográfica para o Oceano Atlântico ocidental.



**Figura 22.** *Ulva tanneri*. Características morfológicas. **A.** Aspecto geral do talo. **B.** Detalhe da margem lisa. **C.** Detalhe do apressório com lâminas em estágio inicial de desenvolvimento. **D.** Vista superficial do talo mostrando a transição entre a região basal e a região mediana. **E.** Corte transversal da base mostrando rizoides. **F.** Vista superficial das células apicais. **G.** Corte transversal do ápice mostrando células quadráticas e retangulares. **H.** Corte transversal do ápice mostrando células quadráticas. **I.** Elementos de reprodução em formação no ápice do talo.

*Ulva tepida* Y. Masakiyo & S. Shimada

*Bulletin of the National Science Museum Series B (Botany) 40(1): 1-13.*

**Sinônimos heterotípicos:**

*Ulva paschima* F. Bast

*Ulva sapora* J.A. Phillips, R.J. Lawton & C. Carl

**Localidade-tipo:** Enoshima Island, Fujisawa, Kanagawa, Japão.

Figuras: 23A-J, 24A-H

Descrição:

**Talo** tubular, podendo apresentar aspecto filamentoso, verde-claro a verde-escuro, delicado, membranáceo ou áspero ao tato, de hábito gregário, pouco ou muito ramificado na base, com 0,6-10,1 cm alt. (Fig. 23A-E). **Fixação** ao substrato por meio de um ou mais apressórios discoides, com 125-350 µm diâm. **Estipes** geralmente curtos, cilíndricos e simples, de diâmetro variável, com 50-127,5 µm (Fig. 23F, G). **Eixos principais** derivados diretamente do apressório ou do estipe podendo apresentar duas variações morfológicas: **(1)** cilíndricos, tornando-se cada vez mais comprimidos e largos em direção ao ápice, de contorno regular ou irregular, neste caso, com porções infladas, constrictas ou pregueadas, com 60-700 µm de larg. (Fig. 23H-J) ou **(2)** cilíndricos, simples, de aspecto filamentoso e largura pouco variável ao longo do talo, com 60-70 µm de larg. (Fig. 23C). **Ramos laterais** cilíndricos, geralmente não comprimidos ou de aspecto filamentoso, simples ou ramificados de forma alterna, unilateral ou irregular, com 30-145 µm de larg. **Râmulos curtos**, espinescentes ou alongados, uni- ou multisseriados, com ápice obtuso terminando em uma célula apical triangular, abundantes na base dos eixos principais ou dos ramos laterais, com 12,5-17,5 µm de larg. (Fig. 23G). **Proliferações** tubulares, curvadas, de comprimento variável e ápice atenuado terminando em uma célula apical triangular, bastante abundantes na base do talo, com 30-50 µm diâm. **Em vista superficial da base**, células retangulares ou quadráticas, de contorno frequentemente arredondado orientadas ou não em fileiras longitudinais, com 7,5-30 x 7,5-25 µm; **células rizoidais** semiesféricas e enegrecidas, distribuídas entre as demais células basais, com 12,5-25 µm diâm. (Fig. 24A). **Em vista superficial do ápice**, células retangulares ou quadráticas, de contorno angulado, ligeiramente organizadas em fileiras longitudinais ou completamente desorganizadas nas porções mais achatadas do talo, com 5,0-27,5 x 5,0-25 µm (Fig. 24C, D). **Em corte transversal**, talo completamente monostromático constituído por células retangulares ou quadráticas, de contorno arredondado, com 12,5-32,5 x 7,5-20 µm (Fig. 24B,

F, G). **Filamentos e células rizoidais** preenchendo completamente ou parcialmente a região central do talo (Fig. 24B). **Cloroplastos** ocupando a parede externa das células, laminares. **Pirenoides** em número de (1-) 2-4 / 5-6 (-7) por célula. **Células férteis** encontradas em porções apicais mais escuras; porções apicais degeneradas, translúcidas e facilmente destacáveis após a liberação dos elementos de reprodução. (Fig. 24H).

**Material examinado: BRASIL. Espírito Santo. Anchieta:** Praia de Parati, *V.Cassano*, 20.III.2019 (ES72). **Rio de Janeiro. Arraial do Cabo:** Prainha, *V.A.R.Carneiro & N.T.Martins*, 08.X.2019 (RJ270, RJ273, RJ274, RJ287, RJ7D). **Niterói:** Praia de Boa Viagem, *V.A.R.Carneiro & N.T.Martins*, 10.IX.2019 (RJ242, RJ246). Praia de Itaipu, *V.Cassano & J.C. De-Paula*, 19.I.2019 (RJ46). **São Paulo. Guarujá:** Ilha do Mar Casado, *V.A.R.Carneiro, R. Oliveira, & M.H.O.Pinto*, 27.IX.2019 (SP221, SP222). Praia do Mar Casado, *V.A.R.Carneiro, R. Oliveira, & M.H.O.Pinto*, 27.IX.2019 (SP222, SP221, SP229, SP230). **Santos:** Praia do Embaré, Canal 5, *V.A.R.Carneiro & R. Oliveira*, 26.IX.2019 (SP218). Praia do José Menino, Canal 3, *V.A.R.Carneiro & R. Oliveira*, 26.IX.2019 (SP211). Praia do José Menino, Emissário Submarino de Santos, *V.A.R.Carneiro & R. Oliveira*, 26.IX.2019 (SP190, SP191, SP193, SP200). Ilha de Urubuqueçaba, *V.A.R.Carneiro & R. Oliveira*, 26.IX.2019 (SP204, SP205). **São Sebastião:** Praia das Cigarras, *V. Cassano*, 06.IV.2019 (SP09). Praia Preta, *S.Neto*, 30.VIII.2019 (SP178). **Ubatuba:** Praia Domingas Dias, *L.Soaes*, 3.IX.2019 (SP187). Praia Vermelha do Sul, *V.A.R.Carneiro, F.Nauer, I.L.G.Cavalcante, H.R.Fragoso & M.T.Fujii*, 4.VI.2019 (SP139). Rio Escuro, *M.T.Fujii*, 4.VI.2019 (SP148).

**Material adicional examinado: Como *U. flexuosa* subsp. *flexuosa*:** BRASIL. **São Paulo. Ubatuba:** Praia Vermelha do Sul, col. A.I. Kanagawa, 04.I.1977 (SPF8687). **São Sebastião:** Praia da Enseada, col. A.I. Kanagawa, 16.I.1977 (SPF8692). **Guarujá:** Praia de Pernambuco, col. A.I. Kanagawa, 25.VIII.1976 (SPF8590). **Como *U. lingulata*:** **Ubatuba:** Praia Vermelha do Norte, col. A.I. Kanagawa, 03.I.1977 (SPF8633). **São Sebastião:** Praia Grande, col. A.I. Kanagawa, 21.II.1977 (SPF8657).

**Habitat:** Epilíticas ou epizoicas sobre faixas ocupadas por *Perna perna* no mediolitoral, coletadas em costões rochosos parcial ou completamente expostos durante as marés baixas em áreas calmas, moderadamente expostas ou expostas à ação das ondas, geralmente formando bancos. Também encontradas sobre substratos artificiais, como sacolas plásticas e tecidos parcialmente soterrados na areia. Apressório geralmente retendo bastante

sedimento, que por vezes penetra no interior dos tubos ocos pelos ápices. Associada com *Ulva chaugulii*, *U. aragoensis*, *U. lactuca*, *Gelidium* cf. *pusillum* e *Chondracanthus* sp. Geralmente epifitada pelas diatomáceas *Biddulphia* sp., *Cocconeis scutellum* Ehrenberg, *Grammatophora marina* (Lyngbye) Kützing, *Licmophora* cf. *flabellata* e *Melosira nummuloides* C.Agardh.

**Comentários:** Espécie comum no litoral estudado, no qual foi coletada em grande parte dos pontos amostrados. A espécie é considerada oportunista e invasora e primariamente subtropical, uma vez que foi registrada principalmente no Indo-Pacífico (Xie *et al.* 2020).

*Ulva tepida* foi recentemente descrita para o Japão por Masakiyo & Shimada (2014) com base no marcador ITS2 a partir de materiais coletados em zonas costeiras, assim como em rios e estuários. Além da localidade tipo, a espécie é citada para outras regiões do Pacífico, como Queensland, Austrália e Nova Zelândia (Phillips *et al.* 2016, como *U. sapora* J.A.Phillips, R.J.Lawton & C.Carl), México, Baja California (Chávez-Sánchez *et al.* 2019) e sul da China (Xie *et al.* 2020). A espécie ainda é reportada para o Oceano Índico, Irã (Pirian *et al.* 2016, como *U. paschima*) e para o Mar Mediterrâneo, Israel (Krupnik *et al.* 2018). *Ulva tepida* foi encontrada formando marés verdes na costa oeste da Índia (Bast *et al.* 2014, como *U. paschima*) e depois de ser introduzida na Austrália (Lawton *et al.* 2013, Phillips *et al.* 2016, como *U. sapora*).

*Ulva tepida* foi caracterizada por Masakiyo & Shimada (2014) por seus talos tubulares com um ou mais eixos principais, simples ou com ramificação radial na base, constituídos por células quadráticas a retangulares organizadas em fileiras longitudinais nas regiões mediana-apicais, e cloroplastos cobrindo a parede externa das células, contendo 1-5 pirenoides. Dentre as espécies tubulares identificadas neste trabalho, *U. tepida* apresentou o maior grau de variação morfológica, representada pelos seus três morfotipos distintos identificados neste trabalho. A maioria dos representantes coletados exibiram a morfologia típica da espécie (Fig. 23 A, B e D), descrita por Masakiyo & Shimada (2014). Entretanto, um deles (SP211), coletado no Canal 3, em Santos, apresentou talo tubular de aspecto filamentosos, mais estreito (60-70 µm larg.), sem diferenças significativas na largura ao longo do talo (Fig. 23 C). Krupnik *et al.* (2018) descreveram para seus exemplares de *U. tepida* de Israel talos semelhantes aos nossos filamentosos, citando talos tubulares ramificados, longos e estreitos, semelhantes a pelos (<1 mm de largura) e, segundo os autores, semelhantes a algumas formas de *U. compressa*. Igualmente para *U. tepida* (como *U. sapora*) do leste da Austrália, Phillips *et al.* (2016) descreveram talos filiformes, simples ou ramificados com 45-500 µm de largura ou até 3 mm

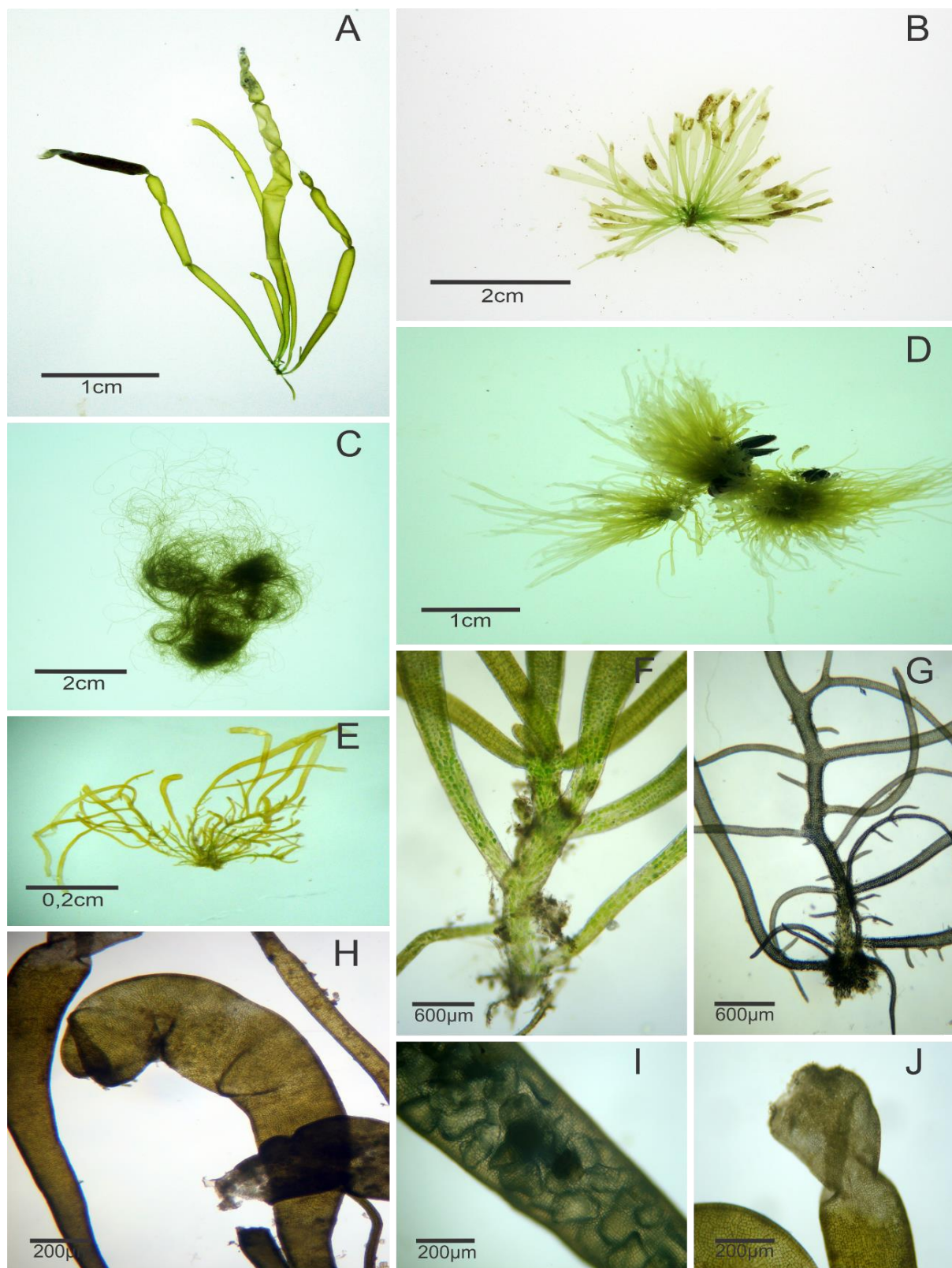
nas porções superiores de talos achatados, com células desordenadas em vista superficial, contendo 2 a 10 pirenídes. Outros dois dos nossos exemplares (SP139 e SP148), coletados na Praia Vermelha do Sul e no Rio Escuro, em Ubatuba, respectivamente, apresentaram talos tubulares não comprimidos e ásperos ao tato. O segundo (SP148) apresentou uma frequência de pirenídes maior do que a descrição original e a observada nos demais espécimes analisados, entre 4-7, com número médio de 5-6 (Fig. 24 D).

Nossos espécimes de *U. tepida* foram previamente identificados como *U. "flexuosa"* com base nas características morfológicas definidas por Kanagawa (1983), Barata (2004) e Coto & Pupo (2009), que incluiu talos tubulares, simples ou ramificados na base, com porções apicais comprimidas, de largura variável, constituídos por células orientadas em fileiras longitudinais em toda a sua extensão (Kanagawa 1983), apenas na base (Barata 2004, Coto & Pupo 2009) ou em ramos jovens (Coto & Pupo 2009), com 2-5 pirenídes. Em todos esses trabalhos, há a menção de grande variação morfológica nessa espécie, incluindo formas com lâminas infundibuliformes (Kanagawa 1983, Barata 2004) e uma população de hábito livre-flutuante no interior do manguezal de Praia Grande, em São Paulo (Kanagawa 1983). Entretanto, os dados moleculares confirmaram a identificação de *U. tepida* para o litoral brasileiro por correspondência genética com sequências de *tufA* e de *rbcl* geradas por Chávez-Sánchez *et al.* (2019) e Melton & López Bautista (2020), que também geraram sequências de ITS2 para os mesmos indivíduos sequenciados para os dois outros marcadores, podendo, assim, comparar com o material tipo sequenciado para o ITS2 por Masakiyo & Shimada (2014). Nenhuma das nossas sequências de *U. "flexuosa"* se agrupou no clado da autêntica *U. flexuosa*, conforme definida por Mareš *et al.* (2011).

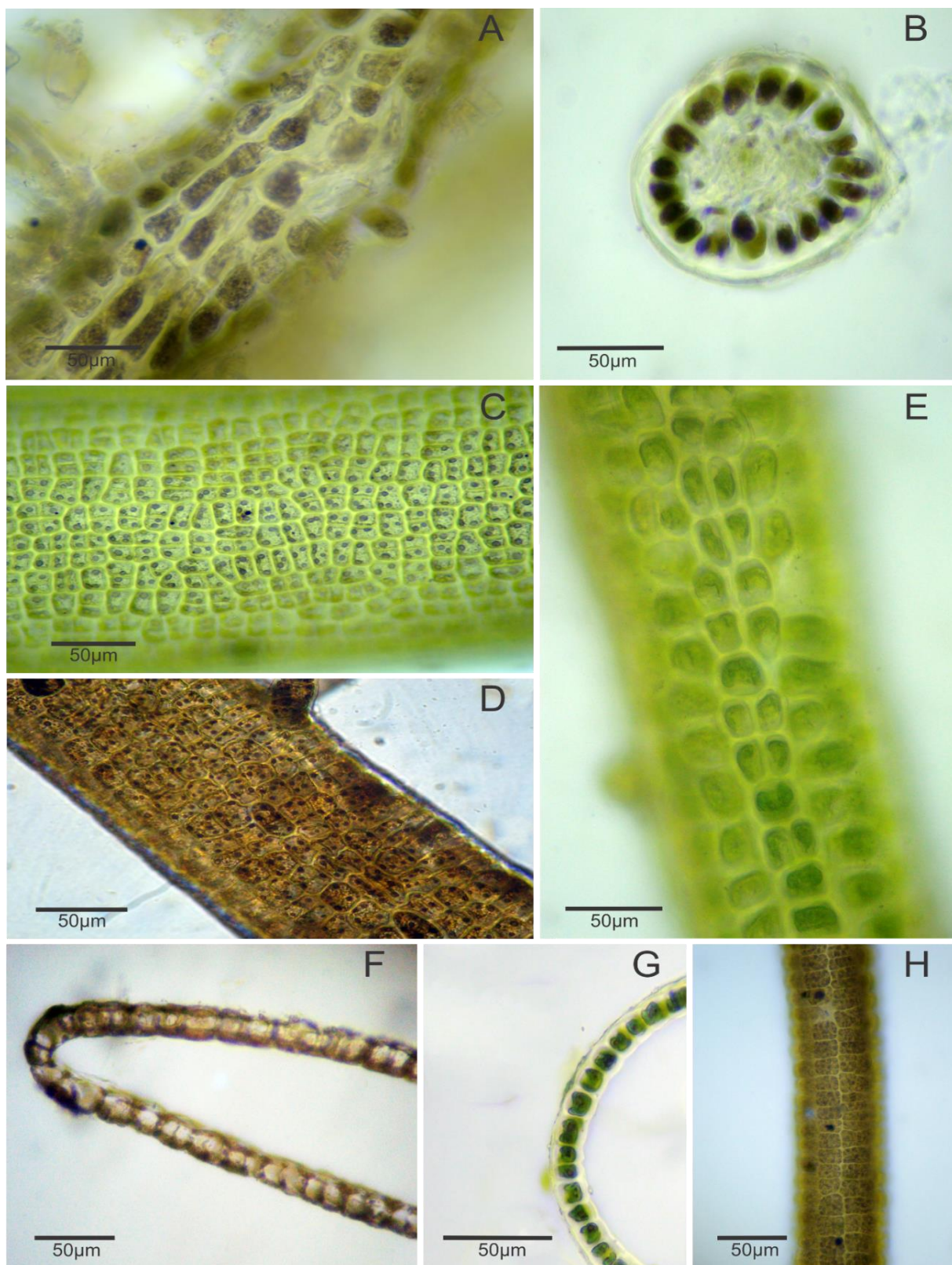
Chávez-Sánchez *et al.* (2019) também verificaram que um morfotipo, neste caso identificado previamente pelos autores como *U. intestinalis*, caracterizado por talo tubular, liso e monostromático, correspondia a *Ulva tepida* pelos dados moleculares. Os exemplares de *U. tepida* de Chávez-Sánchez *et al.* (2019) compartilham com alguns dos nossos a presença de talos simples, irregularmente inflados e constrictos, atenuados em direção à base e células organizadas em fileiras longitudinais.

A variação morfológica de *U. tepida* pode ser verificada pelos diferentes nomes mal aplicados atribuídos à espécie com base apenas em caracteres morfoanatômicos (*U. flexuosa*, *U. intestinalis*, algumas formas de *U. compressa*), reforçando que uma identificação segura depende da comparação com sequências de DNA.

A partir dos resultados das análises moleculares e dos dados morfológicos obtidos do material coletado e do examinado do herbário SPF, consideramos que *U. "flexuosa"* representa um nome mal aplicado para o sudeste brasileiro. A ocorrência de *U. flexuosa* no litoral brasileiro é bastante abrangente, citada do Rio Grande do Sul ao Ceará (Joly 1957, Pereira 1974, Kanagawa 1983, Barata 2004, Coto & Pupo 2009, Moura 2015). As citações de *U. flexuosa* para os demais estados brasileiros necessitam ser revistas por dados moleculares pela possibilidade de também se tratarem de *U. tepida*.



**Figura 23.** *Ulva tepida*. Características morfológicas. **A-E.** Aspecto geral da variação morfológica do talo. **F-G.** Detalhe das porções basais do talo mostrando ramificação. **H.** Detalhe de um ápice inflado. **I.** Presença de sedimentos no interior do talo. **J.** Detalhe do ápice após a liberação dos elementos de reprodução.



**Figura 24.** *Ulva tepida*. Características morfológicas. **A.** Vista superficial da base do talo mostrando células rizoidais. **B.** Corte transversal do estipe. **C-D.** Vista superficial das células apicais. **E.** Vista superficial das células próximas à base. **F.** Corte transversal de uma porção laminar monostromática. **G.** Detalhe do corte transversal de uma porção tubular monostromática. **H.** Células férteis no ápice do talo.

*Ulva torta* (Mertens) Trevisan

*Atti della Terza Riunione degli Scienziati italiani 1841: 478-481.*

**Basiônimo:** *Conferva torta* Mertens

**Sinônimos homotípicos:**

*Conferva torta* Mertens

*Ilea torta* (Mertens) Trevisan

*Enteromorpha torta* (Mertens) Reinbold

**Localidade-tipo:** Norderney, East Frisian Islands, Alemanha.

Figura 25A-G

Descrição:

**Talo** tubular, verde-claro, de aspecto filamentososo, muito fino, delicado ao tato, de hábito gregário, pequeno, com 0,3-0,5 cm alt. (Fig. 25A). **Fixação** ao substrato por meio de um ou mais apressórios discoides fundidos, diminutos, com 250-450 µm diâm. **Estipes** curtos, cilíndricos e simples, de diâmetro pouco variável, com 400-445µm. **Eixos principais** inicialmente cilíndricos, simples, derivados diretamente do apressório, tendendo a se tornar mais comprimidos em direção ao ápice, com 60-90 µm diâm. **Ramos laterais** cilíndricos e simples, afilando-se em direção ao ápice até se tornarem completamente unisseriados, comuns principalmente na região basal do talo, com 15-80 µm diâm. (Fig. 25B-C). **Râmulos**, quando presentes, são curtos, unisseriados, espinescentes, curvados para dentro, de comprimento variável, terminando em uma célula apical triangular, presentes na base dos ramos principais, com 10-17,5 µm diâm. (Fig. 25E). **Proliferações**, quando presentes, são cilíndricas, curvadas, de comprimento variável, afiladas, de ápice atenuado terminando em uma célula apical triangular, sendo formadas lateralmente na base dos eixos principais, com 20-50 µm diâm. **Em vista superficial da base**, células retangulares ou quadráticas, de contorno angulado ligeiramente organizadas em fileiras longitudinais, com 10-37,5 x 12,5-20 µm; **células rizoidais** semiesféricas e amarronzadas, distribuídas entre as demais células basais, com 20-25 µm diâm. (Fig. 25D). **Em vista superficial do ápice**, células retangulares ou quadráticas, de contorno angulado regularmente organizadas em fileiras longitudinais levemente retorcidas em espiral, com 10-30 x 12,5-25 µm. **Em corte transversal**, porções tubulares mais achatadas completamente monostromáticas, constituídas por células retangulares ou quadráticas, de contorno arredondado, com 10-17,5 x 7,5-15 µm (Fig. 25F); porções apicais muito afiladas constituídas por 3-6 fileiras de células trapezoides. **Filamentos e células rizoidais** preenchendo completamente a região central do talo. **Células férteis**

encontradas em porções apicais do talo e na base de tonalidade mais escura. Não foi possível verificar o número de pirenoides e a posição do cloroplasto em corte transversal, pois todos os exemplares examinados estavam férteis (Fig. 25G).

**Habitat:** Epífitas crescendo sobre fragmentos de galhos atirados à praia na região do mediolitoral. Ambiente nitidamente antropizado (Praia de Boa Viagem). Associação com outras algas não observada.

**Material examinado:** BRASIL. Rio de Janeiro. Niterói: Praia de Itacoatiara, V.A.R.Carneiro & N.T.Martins, 10.IX.2019 (RJ256). Praia de Boa Viagem, V.Cassano & J.C.De-Paula, 19.I.2019 (RJ24).

**Comentários:** Espécie considerada incomum na área de estudo, encontrada apenas nas praias de Boa Viagem e de Itacoatiara, em Niterói, Rio de Janeiro.

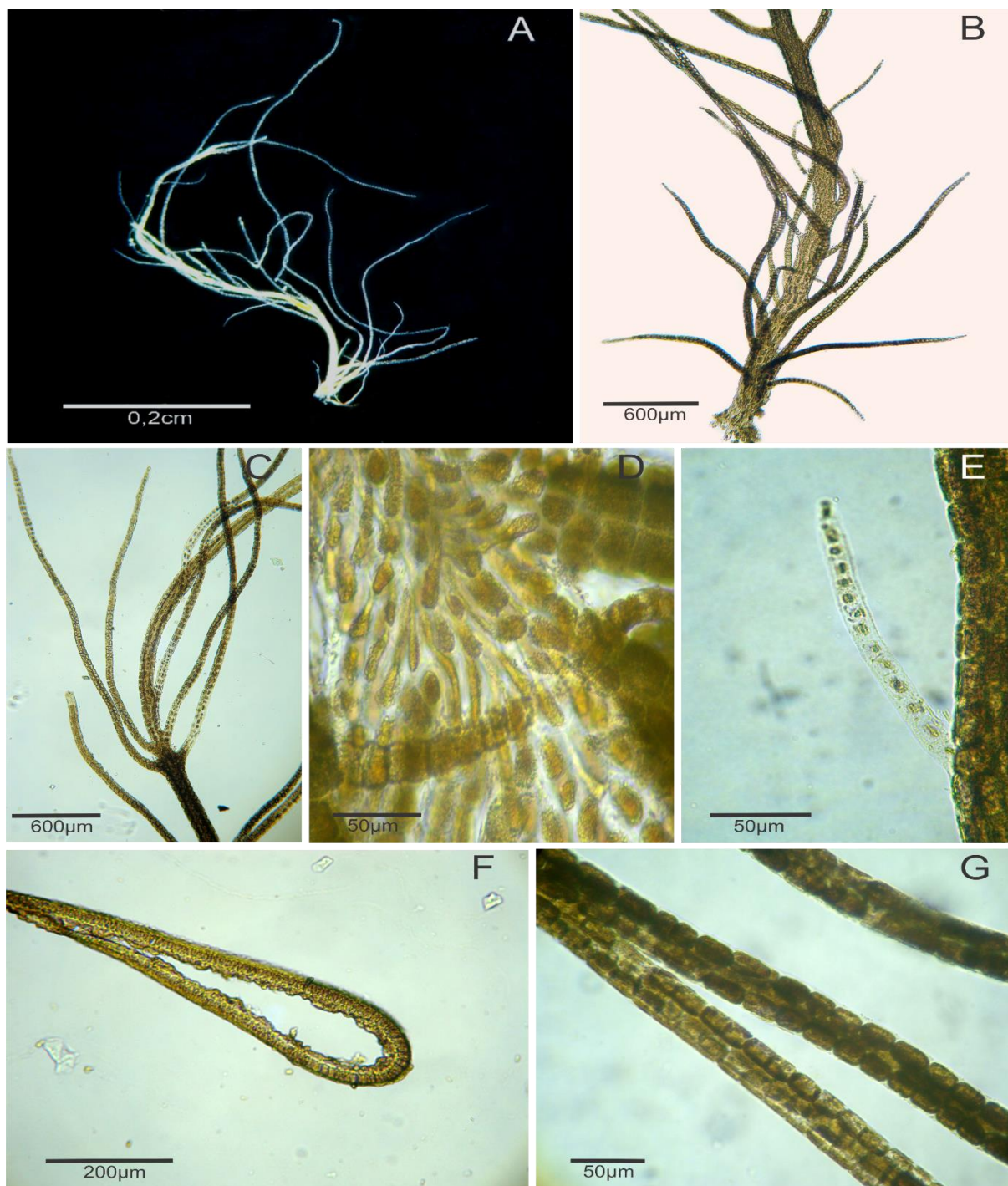
*Ulva torta* foi descrita originalmente por Mertens como *Conferva torta* para a Alemanha, sendo transferida para o gênero *Ulva* por Trevisan (1842). A espécie é distribuída principalmente em regiões temperadas de ambos os hemisférios (An & Nam 2017, Guiry & Guiry 2021) e foi considerada como provável introduzida na Austrália por Kirkendale *et al.* (2013). Para o Atlântico Sul ocidental, *U. torta* (como *Enteromorpha torta*) foi reportada para a Argentina por Boraso de Zaixso (2004, 2013) com base em dados morfológicos.

Embora os representantes brasileiros sejam muito menores em altura comparado com o descrito para a espécie em outras localidades (até 50 cm, Cormaci *et al.* 2014), as dimensões gerais das células, bem como sua disposição no talo, normalmente organizadas em fileiras longitudinais, e a ausência de proliferações concordam com Bliding (1963), Cormaci *et al.* (2014) e Steinhagen *et al.* (2019a). Outros caracteres, como a presença de ramos laterais e o diâmetro cada vez menor em direção ao ápice observados no material coletado, são completamente discordantes. Nos trabalhos citados acima, a espécie apresenta talos filiformes, frequentemente simples e muito estreitos (até 80  $\mu\text{m}$ , Cormaci *et al.* 2014), porém com o diâmetro uniforme ao longo do talo. Plantas filiformes e estreitas, com até 45  $\mu\text{m}$  de diâmetro, também foram descritas para a Argentina (Borasos de Zaixso 2004, 2013). Em contrapartida, Ogawa *et al.* (2013) citaram a ocorrência de espécimes bastante ramificados, cujos talos são constituídos por células não organizadas em fileiras. Além disso, An & Nam (2017) mencionaram que a variação morfológica nessa espécie é bastante comum, particularmente sob certas condições ambientais, como concentração de nutrientes e

salinidade. Os autores encontraram talos mais desenvolvidos, comprimidos e distromáticos, mas com morfologia similar a observada no material brasileiro em plantas jovens. Igualmente Chávez-Sánchez *et al.* (2019) descreveram variações morfológicas em *U. torta* do Pacífico mexicano, cujos talos eram bem mais largos, 0,5-5,0 mm de diâmetro. Os autores ainda identificaram dois morfotipos: o morfotipo *Ulva clathrata* com numerosas ramificações e proliferações em talos com mais de 10 cm de altura e o morfotipo *Ulva flexuosa* esparsamente ramificado e sem proliferações, com até 5 cm de altura, ambos correspondendo a *U. torta* pelos resultados moleculares. *Ulva torta*, portanto, apresenta considerável variação morfológica. Nossas sequências de *tufA* de *U. torta* se agruparam com amostras da localidade tipo, Alemanha, sequenciadas por Steinhagen *et al.* (2019a), cuja morfologia dos talos, conforme descrito acima, é muito distinta dos espécimes brasileiros. Desta forma, as amostras deste estudo correspondem ao conceito atual de espécie molecular para esta espécie, semelhante ao considerado por Melton & Lopes Bautista (2020).

Nossos espécimes de *U. torta* possuem uma distinta morfologia em relação aos demais táxons tubulares identificados neste estudo: são filamentosos, delicados, muito pequenos, não ultrapassando 0,5 cm de altura, com eixos principais estreitos, com até 80 µm de diâmetro, e ramos laterais afinando-se em direção ao ápice, terminando em filamentos completamente unisseriados. Dentre as espécies citadas para o litoral brasileiro, *U. torta* é muito semelhante morfológicamente a *U. paradoxa* (como *Enteromorpha paradoxa*) *sensu* Kanagawa (1983) citada para São Paulo. Embora os espécimes descritos pela autora sejam bem maiores em altura (30 cm) do que os nossos, se assemelham no hábito, apresentando eixos muito estreitos e ramos laterais completamente unisseriados ou multisseriados apenas próximo à base dos ramos e células grandes (17,5-48 x 17,5-30 µm), organizadas em fileiras longitudinais. Barata (2004) e Coto & Pupo (2009) também identificaram espécimes como *E. paradoxa* para o Espírito Santo e como *U. paradoxa* para São Paulo, respectivamente, e utilizaram a presença de ramos espinescentes frequentes por todo o talo como característica distintiva da espécie, possivelmente unisseriados no ápice, embora não descritos nem ilustrados pelas autoras. *Enteromorpha paradoxa sensu* Kanagawa é o único táxon citado para o Brasil que apresenta ramos unisseriados como observados nos nossos espécimes de *U. torta*. Além disso, *U. paradoxa* (como *E. paradoxa*) foi citada por Amado Filho (1991), com base nas mesmas características citadas acima, para a Itacoatiara, Rio de Janeiro, mesmo local onde

parte das nossas amostras de *U. torta* foi coletada. Dessa forma, nós consideramos que *E. paradoxa sensu* Kanagawa é um nome mal aplicado de *U. torta*.



**Figura 25.** *Ulva torta*. Características morfológicas. **A.** Aspecto geral do talo. **B.** Detalhe da base do talo mostrando o eixo principal, os ramos laterais e o apressório. **C.** Detalhe do ápice do talo mostrando ramos laterais. **D.** Vista superficial da base do talo mostrando células rizoidais. **E.** Detalhe de um râmulo. **F.** Corte transversal mostrando talo monostromático. **G.** Células férteis no ápice do talo.

*Ulva* sp. 1

Figura 26A-J

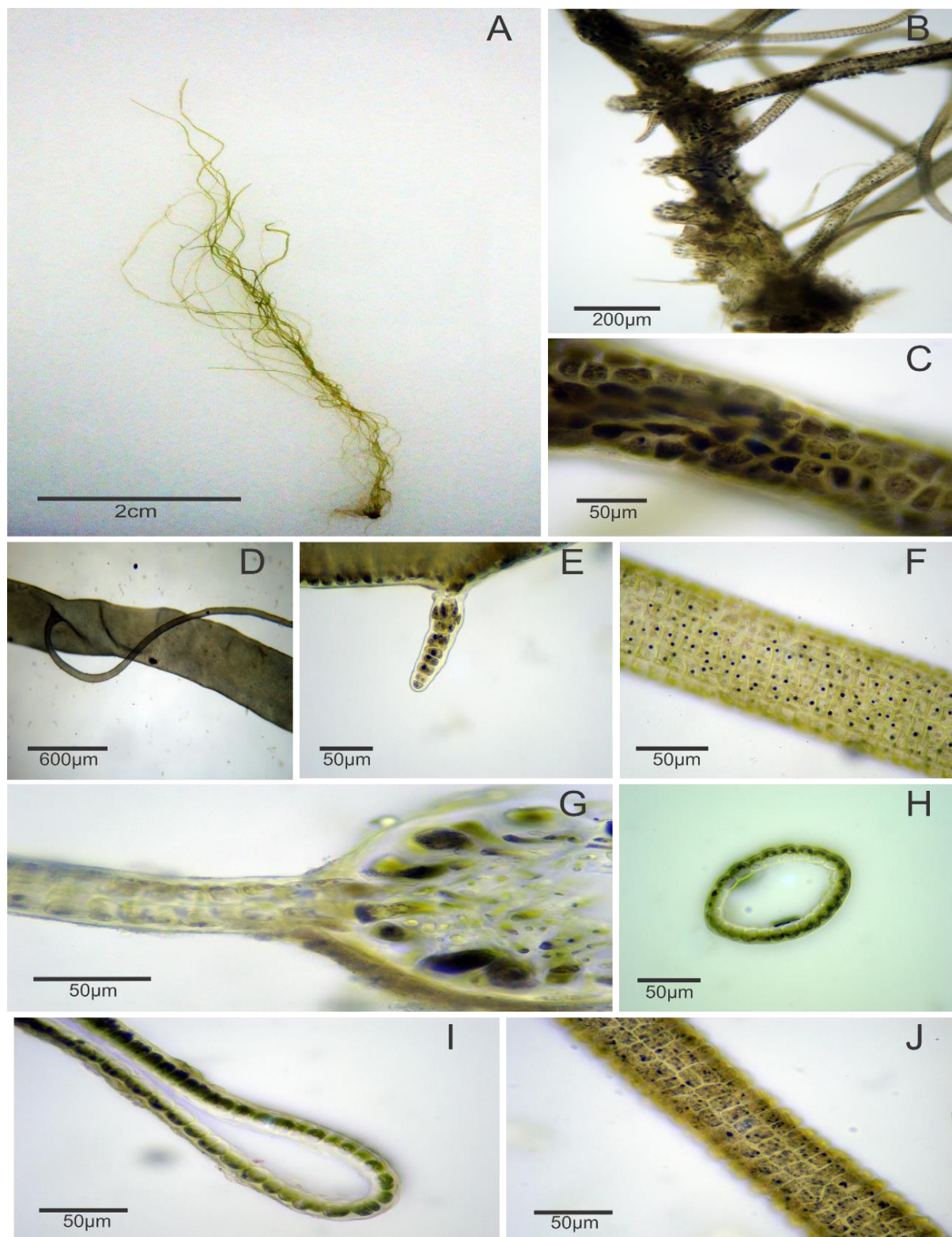
Descrição:

**Talo** tubular, verde-claro, membranáceo, de hábito frequentemente gregário, com 8-17 cm alt. (Fig. 26A). **Fixação** ao substrato por meio de um apressório discoide complanado, inconspícuo e diminuto, com 82,5 µm diâm. **Estipes** cilíndricos, alongados e simples, derivados diretamente do apressório, com 30-55 µm diâm. (Fig. 26B). **Eixos principais** cilíndricos, alongados, simples ou ramificados até segunda ordem, frequentemente enrolados entre si, com 30-55 µm diâm., que se diferenciam a partir da região mediana-apical do talo em lâminas achatadas em forma de fita estreita, tortuosas, constrictas e retorcidas em espiral em algumas porções, com 97,5-167,5 µm larg. **Ramos laterais** simples, com as mesmas características dos eixos principais, exceto pelo menor diâmetro, com 15-45 µm. **Proliferações** geralmente filiformes, simples, tortuosas, de ápice atenuado terminando em uma célula apical trapezoide, abundantes na base do talo, com 15-45 µm diâm. (Fig. 26D). **Râmulos** curtos e espinescentes, bi- ou unisseriados terminando em uma célula apical triangular, dispostos esparsadamente no estipe, com 15-30 µm diâm. (Fig. 26E). **Em vista superficial da base**, células retangulares, quadráticas ou irregulares, de contorno arredondado ou angulado, ligeiramente organizadas em fileiras longitudinais, com 15-40 x 5,0-25 µm; **células rizoidais** semiesféricas e enegrecidas, distribuídas entre as demais células basais, com 15-27,5 µm diâm. (Fig. 26C). **Em vista superficial do ápice**, células retangulares, quadráticas ou irregulares, de contorno frequentemente angulado não organizadas em fileiras longitudinais nas porções laminares ou ligeiramente organizadas em fileiras longitudinais nos ramos cilíndricos, com 5-22,5 x 7,5-15 µm (Fig. 26F). **Em corte transversal**, porções tubulares completamente monostromáticas; porções laminares distromáticas na região central separadas nas margens formando um arco monostromático; células quadráticas ou ligeiramente retangulares, de contorno arredondado, com 12,5-15 x 10-12,5 µm (Fig. 26H-I). **Filamentos rizoidais** preenchendo completamente a região central do corte (Fig. 26G). **Cloroplastos** aderidos à parede externa das células, espessos. **Pirenoides** em número de (1-2-) 3-4 (-5) por célula. **Células férteis** encontradas em porções apicais do talo e na base de tonalidade mais escura; em corte transversal, células férteis com parede espessa, infladas (Fig. 26J).

**Habitat:** Epilíticas e completamente expostas durante as marés baixas, encontradas sobre as bordas dos Canais 1 e 3 (Praia de Santos, SP) formando densos tapetes onde, geralmente, estava associada a sedimentos e/ou crescendo sobre pedaços de madeira e outros detritos atirados à praia. Associada a *Ulva tepida*.

**Material examinado: BRASIL. São Paulo. Santos:** Praia do José Menino, Canal 1, V.A.R.Carneiro & R.Oliveira, 26.IX.2019 (SP206, SP207). Praia do Boqueirão, Canal 3, V.A.R.Carneiro & R.Oliveira, 26.IX.2019 (SP210).

**Comentários:** Táxon considerado raro na área estudada, tendo sido encontrado exclusivamente nos Canais 1 e 3, na Baixada Santista, litoral central de São Paulo. Embora a presença de lâminas distromáticas na região central do talo e margens monostromáticas ocas seja uma característica diacrítica para *U. linza* na literatura brasileira (Joly 1957, Kanagawa 1983, Barata 2004, Coto & Pupo 2009), este táxon apresentou a mesma característica morfológica. No entanto, dentre os táxons de talo tubular identificados neste trabalho, este é o único que apresentou talos bastante emaranhados e enrolados, de difícil dissociação. Outras características, tais como a menor largura das porções laminares, a presença de ramificação e o número de pirenoides, frequentemente maior, diferem fortemente de *U. linza*, o que nos levou a identificá-lo, morfológicamente, como *Ulva* cf. "*linza*". A partir da consulta de trabalhos taxonômicos com o gênero *Ulva*, nenhum táxon citado para a costa brasileira apresenta tal hábito (Joly 1957, Kanagawa 1983, Barata 2004, Coto & Pupo 2009). Além disso, os três espécimes sequenciados para o *tufA* não se agruparam com nenhum outro táxon coletado neste estudo, tampouco com nenhuma sequência disponível no GenBank e, ainda, se manteve distante do clado LPP que inclui sequências de *U. linza*, entre elas uma do Reino Unido (localidade tipo) e que representaria a autêntica *U. linza*. Não obtivemos sequências de *rbcL* para este táxon, mesmo após várias tentativas de amplificação e sequenciamento. Assim, a definição taxonômica de *U. sp. 1* depende de mais estudos, incluindo maior amostragem e obtenção de sequências de *rbcL*, entre outros marcadores.



**Figura 26.** *Ulva* sp. 1. Características morfológicas. **A.** Aspecto geral do talo. **B.** Detalhe da base do talo. **C.** Vista superficial da base do talo mostrando células rizoidais. **D.** Detalhe de um ramo lateral. **E.** Detalhe de um râmulo. **F.** Vista superficial das células apicais. **G.** Corte transversal do estipe. **H.** Corte transversal de um ramo lateral tubular monostromático. **I.** Corte transversal de uma lâmina monostromática na margem e distromática na região central. **J.** Células férteis no ápice do talo.

*Ulva* sp. 2

Figura 27A-F

Descrição:

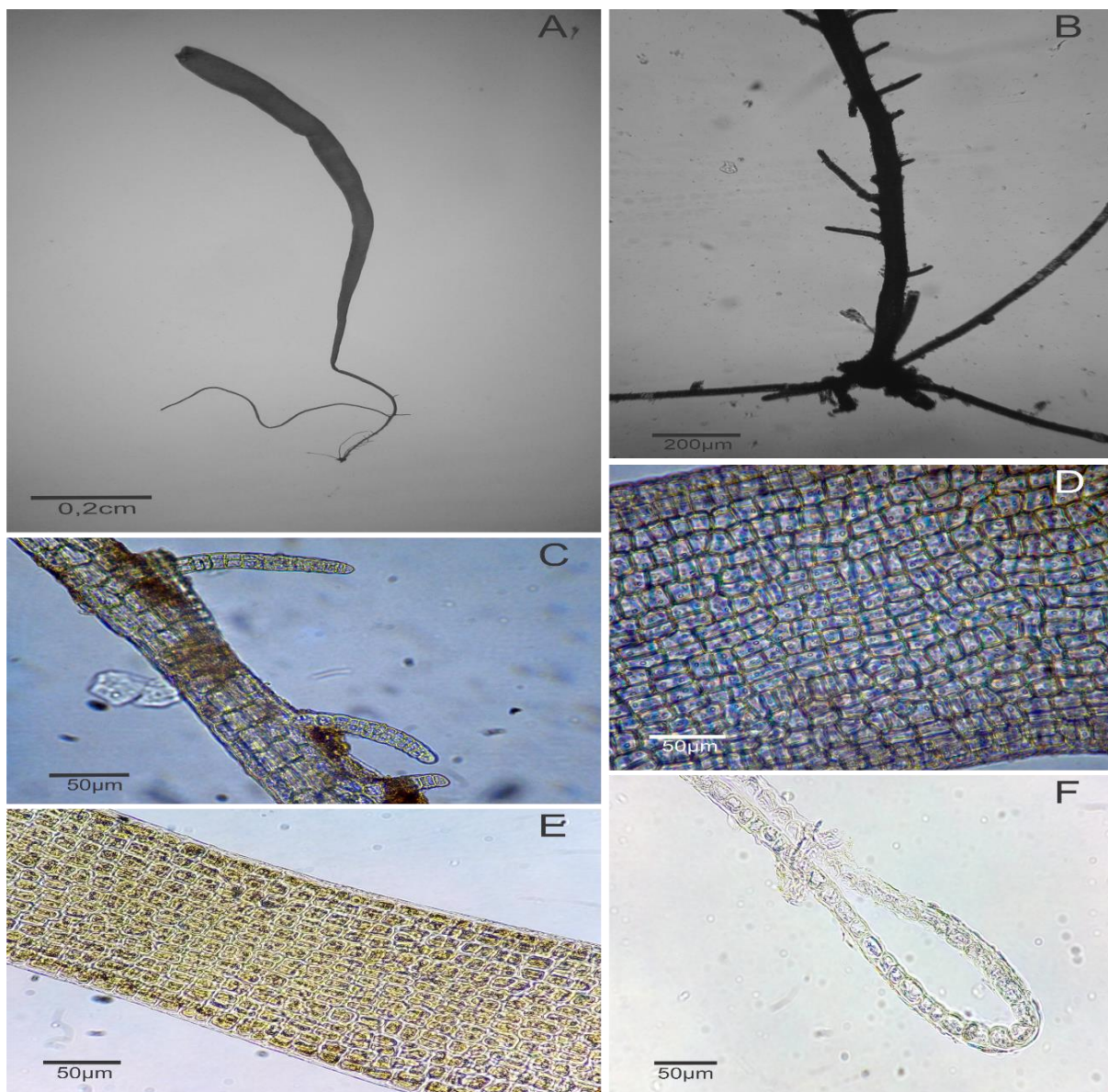
**Talo** tubular, verde-claro, membranáceo, de hábito gregário, com 0,7 cm de alt. **Fixação** ao substrato por meio de um apressório discoide, diminuto, com 170  $\mu\text{m}$  diâm. (Fig. 27A). **Estipe** cilíndrico, alongado e simples, derivado diretamente do apressório, com 75-90  $\mu\text{m}$  diâm. (Fig. 27B). **Eixos principais** inicialmente cilíndricos e simples, derivados diretamente do apressório, dobrados em algumas porções, tendendo a se tornar mais comprimidos em direção ao ápice até formar, em algumas porções, uma lâmina estreita, com 60-90  $\mu\text{m}$  diâm.; porções laminares de contorno geralmente regular, retilíneas, com 0,1-0,2cm larg. **Ramos laterais** ausentes. **Râmulos**, quando presentes, curtos, espinescentes, voltados para dentro e unisseriados terminando em uma célula apical triangular, presentes no estipe, com 30-40  $\mu\text{m}$  diâm. (Fig. 27C). **Proliferações** seguem o mesmo padrão dos eixos principais ou são bastante afiladas, retorcidas, de ápice atenuado terminando em uma célula apical triangular, abundantes na base do talo, formadas no apressório ou lateralmente nos eixos principais, com 47,5-62,5  $\mu\text{m}$  diâm. **Em vista superficial da base**, células retangulares a quadráticas, de contorno frequentemente angulado organizadas em fileiras longitudinais, com 12,5-32,5 x 12,5-17,5  $\mu\text{m}$ . **Em vista superficial do ápice**, células retangulares, quadráticas ou irregulares, de contorno angulado ou arredondado não organizadas em fileiras longitudinais nas porções laminares ou ligeiramente organizadas em fileiras longitudinais nos eixos cilíndricos, com 12,5-17,5 x 7,5-17,5  $\mu\text{m}$  (Fig. 27D-E). **Em corte transversal**, porções tubulares completamente monostromáticas. Porções laminares distromáticas na região central, que se separam formando um arco monostromático nas margens, células frequentemente quadráticas, de contorno arredondado, com 12,5-15 x 12,5-15  $\mu\text{m}$  (Fig. 27F). **Cloroplastos** aderidos à parede externa das células, caliciformes. **Pirenoides** em número de (1-) 2-3 (-4-5) por célula. **Exemplares férteis** não encontrados.

**Material analisado:** BRASIL. Espírito Santo. Anchieta. Praia dos Castelhanos, V.Cassano, 20.III.2019 (ES54).

**Habitat:** Epilítica crescendo no mediolitoral em áreas recifais completamente expostas, mais próximas à linha da costa, em local moderadamente exposto à ação das ondas. Associada com *U. tepida*.

**Comentários:** Táxon considerado raro na região estudada, onde foi coletado na Praia de Castelhanos, localizada no município de Anchieta, no Espírito Santo.

Este táxon, assim como *Ulva* sp. 1, possui lâminas distromáticas na região central do talo que se tornam monostromáticas ocas nas margens, característica diacrítica para *U. linza* de acordo com a literatura brasileira (Joly 1957, Kanagawa 1983, Barata 2004, Coto & Pupo 2009). Morfologicamente é bastante semelhante aos espécimes típicos de *U. tepida*, mas difere da mesma pelas dimensões gerais das células em vista superficial e em corte transversal, que são menores. Morfologicamente, não é possível atribuir esse táxon com segurança a qualquer espécie citada anteriormente para o Brasil. A sequência de *tufA* dessa amostra não se agrupou com nenhum outro táxon coletado neste estudo, tampouco com nenhuma sequência disponível no GenBank e se manteve distante do clado LPP, que inclui uma sequência de *U. linza* do Reino Unido (localidade tipo). Molecularmente, *Ulva* sp. 2 é mais próxima de *U. chaugulii*, porém a divergência entre elas (0,98-1,6%) está acima da divergência intraespecífica observada para todos os demais táxons estudados (Tabela 7). Não tivemos sucesso em obter sequências de *rbcL* para este táxon, assim, a definição de *U. sp. 1* depende de mais estudos, maior amostragem e sequenciamento do *rbcL*, entre outros marcadores.



**Figura 27.** *Ulva* sp. 2. Características morfológicas. **A.** Aspecto geral do talo. **B.** Detalhe da base do talo. **C.** Detalhe dos râmulos. **D-E.** Vistas superficiais das células apicais. **F.** Corte transversal de uma porção laminar monostromática na margem e distromática na região central.

### 6.3.3. Comparação entre os caracteres morfológicos empregados

As tabelas 9 e 10 compilam as principais características morfológicas para talos laminares e tubulares, respectivamente. A definição de cada estrutura vegetativa *sensu* Kanagawa (1983) se mostrou aplicável ao material examinado. A seleção de caracteres de valor taxonômico diagnóstico para o gênero de acordo com Kanagawa (1983), Hayden *et al.* (2003), Brodie *et al.* (2007) e Coto & Pupo (2009) foi útil parcialmente, pois há sobreposição de características na maioria das espécies analisadas. Em relação aos talos laminares, uma

combinação de caracteres morfológicos pode ser considerada elegível para diferenciar as espécies identificadas neste trabalho: o aspecto geral das lâminas (expandidas/em fitas sem aspecto de roseta ou expandidas, inteiramente onduladas com aspecto de roseta), o número médio de pirenídes por célula e a presença ou ausência e tamanho das denticulações marginais, que se mostraram mais consistentes para auxiliar na identificação morfológica das três espécies registradas: *U. lactuca*, *U. ohnoi* e *U. tanneri*. Em contrapartida, caracteres como textura e espessura das lâminas, dimensões e formato das células em vista superficial e em corte transversal se sobrepõem nas diferentes espécies não sendo, portanto, diacríticos. Em relação as espécies tubulares, a combinação de características morfológicas que podem auxiliar na identificação das espécies inclui: o aspecto geral do talo (ex. filamentosos com ramos unisseriados em *U. torta*, infundibuliforme em plantas típicas de *U. chaugulii*, emaranhado em *Ulva* sp 1.), a presença ou ausência de ramos laterais, râmulos e proliferações, o aumento ou diminuição da largura do talo da base ao ápice a organização ou não das células em fileiras longitudinais em diferentes regiões do talo e o número médio de pirenídes por célula. Porém, caracteres como cor e textura do talo e dimensões e forma das células em vista superficial e em corte transversal se sobrepõem entre as espécies, não tendo valor diagnóstico efetivo. Apesar de apontar características morfológicas que podem auxiliar na identificação dos táxons, a utilização de ferramentas moleculares, em especial para àqueles táxons com notável variação morfológica (i.e. *U. tepida*), foi preponderante para identificá-los corretamente.

**Tabela 9.** Comparação dos caracteres morfológicos entre os táxons laminares estudados.

Caracteres/Táxons	<i>U. lactuca</i>	<i>U. ohnoi</i>	<i>U. tanneri</i>
Altura do talo (cm)	1,4 - 50	1,2 - 4,3	1,1 - 5,1
Largura do talo (cm)	0,2 - 28	1,3 - 6,0	1,1 - 3,9
Aspecto geral do talo	Laminar expandido inteiro ou fendido ou em forma de fita retilínea ou torcida em espiral	Laminar expandido, orbicular, inteiro ou fendido, com aspecto de roseta	Laminar, de contorno irregular, inteiro ou fendido, retorcido ou dobrado
Margem do talo	Lisa ou raramente com denticulações curtas, normalmente unisseriadas	Raramente lisa ou com denticulações proeminentes, multisseriadas	Lisa
Dimensão dos dentes marginais ( $\mu\text{m}$ )	22,5 - 40	45 - 90	-
Dimensões das células (vista superficial, $\mu\text{m}$ )	2,5-25 x 2,5-22,5	5,0-32,5 x 2,5-17,5	2,5-12,5 x 2,5-12,5
Espessura das lâminas (corte transversal, $\mu\text{m}$ )	40 - 237,5	40 - 172,5	47,5 - 97,5
Forma das células (corte transversal)	Quadráticas ou retangulares	Retangulares na base; quadráticas no meio-ápice	Quadráticas ou retangulares
Número de pirenídes por célula	(1-) 3-4 (-6)	1-3 (-5)	1-2 (-3)

**Tabela 10.** Comparação dos caracteres morfológicos entre os táxons tubulares estudados.

Caracteres/ Táxons	<i>U. aragoënsis</i>	<i>U. chaugulii</i>	<i>U. compressa</i>	<i>U. tepida</i>	<i>U. torta</i>	<i>Ulva</i> sp. 1	<i>Ulva</i> sp. 2
Altura do talo (cm)	8,5-16,5	1,8-3,7	2,8	0,6-10,1	0,3-0,5	8-17	0,7
Largura do talo (cm)	0,1-0,5	50-550 µm	0,3-0,6	50-700 µm	60-90 µm	97,5-167,5 µm	0,1-0,2
Aspecto geral do talo	Tubular com porções apicais em forma de fita estreita retilínea ou comumente retorcida em espiral ou constricta	Tubular com porções apicais em forma de fita estreita ou infundibuliforme com ápice dilatado	Tubular em forma de fita larga com margens onduladas, lisas ou dobradas	Tubular com porções irregularmente infladas ou comprimidas no ápice ou de aspecto filamentoso	Completamente tubular, de aspecto filamentoso	Tubular, bastante tortuoso e emaranhado, comprimido nas porções superiores	Tubular e comprimido nas porções superiores
Ramos laterais; diâm. (µm)	Ausentes	Presentes, abundantes ou esparsos na base; ramificação pseudoalterna ou unilateral; 50-140	Ausentes	Cilíndricos, abundantes ou esparsos na base; ramificação pseudoalterna, unilateral ou irregular; 30-145	Inicialmente cilíndricos, tornando-se unisseriados no ápice; 15-80	Inicialmente cilíndricos, tubulares ou comprimidos no ápice, bastante tortuosos; 15-45	Ausentes

Continuação da Tabela 10

Caracteres/ Táxons	<i>U. aragoënsis</i>	<i>U. chaugulii</i>	<i>U. compressa</i>	<i>U. tepida</i>	<i>U. torta</i>	<i>Ulva</i> sp. 1	<i>Ulva</i> sp. 2
Râmulos diâm. (µm)	Ausentes	Presentes, curtos, abundantes na base, uni- ou multisseriados; 12,5-17,5	Ausentes	Presentes, espinescentes ou alongados, abundantes na base e menos frequentemente no ápice, uni- ou multisseriados; 12,5-17,5	Presentes, curtos, curvados e espinescentes, abundantes na base, uni- ou multisseriados; 10-17,5	Presentes, curtos e espinescentes abundantes no estipe, uni- ou bisseriados; 15-30	Presentes, curtos e curvados, abundantes no estipe; 30-40
Proliferações; diâm. (µm)	Raras na base, quando presentes, cilíndricas e afiladas, retorcidas; 20-40	Abundantes na base, cilíndricas e afiladas, curvadas; 30-50	Ausentes	Abundantes na base, tubulares e curvadas; 30-50	Presentes na base, cilíndricas e afiladas, curvadas; 20-50	Presentes na base e raramente no ápice, afiladas e tortuosas; 15-45	Presentes na base, semelhantes com os eixos principais ou afiladas e retorcidas; 47,5-62,5
Camadas do talo	Distromático no centro, monostromático oco nas margens	Completamente monostromático	Completamente monostromático	Completamente monostromático	Completamente monostromático	Distromático no centro, monostromático oco nas margens	Distromático no centro, monostromático oco nas margens
Organização das células na porção mediana-apical (vista superficial)	Ligeiramente organizadas em fileiras longitudinais apenas na base	Ligeiramente organizadas em fileiras longitudinais ou completamente desorganizadas nas porções mais achatadas	Desorganizadas	Completamente desorganizadas ou organizadas em fileiras longitudinais apenas na base	Organizadas em fileiras longitudinais em toda a extensão do talo	Ligeiramente organizadas em fileiras longitudinais na base e nos ramos cilíndricos e desorganizadas nas porções laminares	Organizadas apenas na base e desorganizadas nas porções superiores
Dimensões das células (vista superficial, µm)	5,0-30 x 5,0-20	5,0-32,5 x 7,5-15	12,5-25 x 5-20	5-30 x 5-25	10-37,5 x 12,5-20	5-40 x 5-25	12,5-32,5 x 12,5-17,5
Forma e dimensões das células (corte transversal, µm)	Quadráticas ou ligeiramente retangulares; 12,5-15 x 10-15	Retangulares ou trapezoides; 10-22,5 x 10-15	Retangulares ou quadráticas; 12,5-25 x 5-20	Retangulares ou quadráticas; 12,5-32,5 x 7,5-20	Retangulares, quadráticas ou trapezoides; 10-17,5 x 7,5-15	Quadráticas ou retangulares; 12,5-15 x 7,5-15	Quadráticas; 12,5-15 x 12,5-15
Número de pirenoides por célula	1-2 (-3)	(1-) 2-3 (-4)	1-2	(1-) 2-4/ 5-6 (-7)	-	(1-) 3-4 (-5)	(1-) 2-3 (-5)

#### 6.4. Discussão geral

Os dados moleculares obtidos para *Ulva* constituem o primeiro estudo abrangente para o gênero na costa brasileira e demonstraram uma diversidade inesperada, com uma série de nomes mal aplicados, espécies criptogênicas e potenciais espécies novas. Neste estudo, dez clados distintos foram identificados a partir de amostras da região sudeste do Brasil com base em dados de sequências do marcador do tipo DNA *barcode tufA*. Desse total, a maioria pode ser reconhecida como uma única espécie distinta, enquanto *U. tepida* pode corresponder a um complexo de espécies, como já verificado por Melton & López Bautista (2020). Das 15 espécies comumente reportadas para o Brasil, apenas três foram confirmadas por dados moleculares: *U. compressa*, *U. lactuca* e *U. ohnoi*. Espécies tradicionalmente citadas para a flora marinha brasileira como *U. flexuosa*, *U. linza*, *U. rigida* e *U. flexuosa* subsp. *paradoxa* (como *U. paradoxa*) não foram confirmadas molecularmente e se revelaram nomes mal aplicados de *U. tepida*, *U. aragoënsis*, *U. ohnoi* e *U. torta*, respectivamente. Pela primeira vez, *U. chaugulii* e *U. tanneri* são reportadas para o Oceano Atlântico e Atlântico ocidental, respectivamente, ambas consideradas criptogênicas.

Dos quatro táxons com várias citações para os estados do sudeste, *U. chaetomorphoides*, *U. clathrata*, *U. intestinalis* e *U. prolifera*, e que não foram encontrados neste estudo, três têm sequências disponíveis no Genbank (*U. clathrata*, *U. intestinalis*, *U. prolifera*). No entanto, essas sequências não são baseadas nos espécimes-tipo, embora *U. intestinalis* e *U. prolifera* tenham sequências dos topótipos, com os quais não houve correspondência genética com as nossas amostras. Para *U. chaetomorphoides* não há dados de sequências de DNA para nenhum marcador. É possível que essas espécies tenham passado despercebidas nas nossas coletas devido à dificuldade de distingui-las em campo, embora *U. clathrata* seja mais comum em manguezais (Mitchell *et al.* 1979), não amostrados neste estudo. Entretanto, de acordo com Pupo *et al.* (2011), que fizeram comparações florísticas desde de 1950 para São Paulo, *U. chaetomorphoides* e *U. clathrata* deixaram de ser citadas nas últimas décadas para o estado. Do mesmo modo, as últimas citações dessas duas espécies para o Rio de Janeiro datam das décadas de 1970 e 1990 (Mitchell *et al.* 1979, Reis & Yoneshigue-Valentin 1996, Gestinari *et al.* 1998). Em contrapartida, as citações mais recentes de *U. chaetomorphoides*, *U. clathrata* e *U. prolifera* são de Barata (2004) para o litoral do Espírito Santo. *Ulva intestinalis* inclui citações antigas para o sudeste: Rio de Janeiro (Zeller 1876, Taylor 1931) e São Paulo (Martius *et al.* 1933, como *Hydrosolen intestinalis*), além de

outras para locais não especificados (Martens 1870, St. Hilaire 1833). Taylor (1960) levantou a possibilidade dessas citações antigas terem confundido *U. intestinalis* com *U. flexuosa*. Não há citações de *U. intestinalis* para o Brasil desde Taylor (1960). É sabido que alterações na composição florística podem ocorrer em decorrência de impactos antropogênicos, por exemplo (Oliveira-Filho & Berchez 1978, Taouil & Yoneshigue-Valentin 2002), mas é possível que essas espécies, de fato, não ocorram no Brasil, ou sejam prováveis nomes mal aplicados, uma vez que foram relatadas apenas com base na morfologia. Recentemente, De-Paula *et al.* (2020a) citaram *U. compressa* e *U. prolifera* para a Prainha, Arraial do Cabo, sendo *U. prolifera* registrada como nova ocorrência para Arraial do Cabo. Nosso estudo também abrangeu coletas na Prainha e essas espécies não foram reveladas por dados moleculares na área. A parte *U. lactuca*, as demais espécies citadas por De-Paula *et al.* (2020a), *U. flexuosa*, *U. linza* e *U. rigida* devem representar identificações equivocadas conforme demonstrado pelos nossos resultados moleculares.

A morfologia “*linza*” (talo distromático no centro e monostromático nas margens) foi convergente em diferentes espécimes que foram segregados em três clados geneticamente distintos, correspondendo à *U. aragoënsis*, *U. sp. 1* e *U. sp. 2*. Interessantemente, talos distromáticos são descritos pela primeira vez para *U. aragoënsis* com base no material brasileiro. Em contrapartida, os nossos espécimes de *U. chaugulli* foram completamente monostromáticos, discordando dos distromáticos descritos para a espécie. Esses resultados mostram que a condição distromática/monostromática no mesmo talo, conforme foi empregada anteriormente na literatura brasileira, não é uma característica constante e de valor diagnóstico capaz de identificar espécies de talos tubulares.

A posição filogenética, a divergência e a falta de correspondência genética com qualquer espécie depositada no Genbank sustentam a proposição de *U. sp. 1* e *U. sp. 2* como espécies novas. Contudo, para a definição desses táxons é necessária uma maior amostragem no litoral brasileiro e o emprego de outros marcadores moleculares. Além disso, no caso de descrição de novas espécies de *Ulva*, deve-se levar em conta o grande número de espécies descritas para o gênero ainda não estudadas molecularmente. Nesse sentido, *U. sp. 1* e *U. sp. 2* podem representar sequências inéditas de espécies já descritas.

Parte do morfotipo laminar *Ulva lactuca* (talos expandidos sem denticulações) e do morfotipo *Ulva rigida* (talos expandidos com denticulações) corresponderam a *U. ohnoi* como nos resultados de Chávez-Sánchez *et al.* (2019), porém a mesma correspondência não ocorreu

entre os talos tubulares. Enquanto nossos espécimes de *U. tepida* foram primeiramente identificados como *U. flexuosa* com base na morfologia, os de Chávez-Sánchez *et al.* (2019) foram identificados como *U. intentinalis*. As características morfológicas que levaram à uma identificação ou à outra foram essencialmente as mesmas (i.e., talo tubular monostromático, atenuado em direção à base, podendo apresentar porções dilatadas e constrictas com células desorganizadas nas porções achatadas), tendo como diferenças o talo ligeiramente comprimido, ramificado apenas na base no nosso material. Igualmente, *Ulva torta* foi identificada como um nome mal aplicado de *U. paradoxa sensu* Kanagawa (1983) no nosso estudo, enquanto a mesma espécie correspondeu a dois morfotipos, *Ulva clathrata* e *U. flexuosa* de Chávez-Sánchez *et al.* (2019). A presença de ramos laterais terminando em filamentos unisseriados foi a característica fundamental para a correspondência atribuída à *U. paradoxa sensu* Kanagawa (1983), característica não observada nos dois morfotipos de Chávez-Sánchez *et al.* (2019). Isso demonstra como o limite das espécies pode ser mal definido e como a variação morfológica ou mesmo a interpretação das características podem ser subjetivas e conduzir a identificações equivocadas. Tentativamente, nós fornecemos uma chave dicotômica dos táxons identificados neste estudo com o intuito de auxiliar uma identificação de rotina na região sudeste do Brasil, quando dados moleculares não puderem ser prontamente empregados. Contudo, é importante reforçar que a uma identificação segura só é possível baseada em dados moleculares.

As divergências genéticas observadas para os dois marcadores utilizados neste estudo são compatíveis com as descritas por diferentes autores (Tabelas 11 e 12). A amplitude de variação da divergência intraespecífica para o *tufA* (Tabela 11) e para o *rbcL* (Tabela 12) não ultrapassou 0,54% e 0,67%, respectivamente, comparando-se com os trabalhos de diferentes localidades geograficamente distantes. Divergências mais altas foram observadas nos clados que potencialmente podem corresponder a um complexo de múltiplas espécies, como *U. flexuosa*, *U. compressa*, *U. tepida* e o clado LPP (Steinhagen *et al.* 2019a, Melton & López Bautista 2020).

Dentre as espécies brasileiras, *U. tepida* parece formar um complexo, cujos espécimes apresentaram a maior variação morfológica dentre os táxons analisados e foram divididos em dois subclados pelos dados moleculares. A alta divergência das sequências plastidiais levou Melton & López Bautista (2020) a considerar dividir o clado de *U. tepida* em duas espécies distintas. Porém, de acordo com os autores, surpreendentemente os dados das sequências de

ITS2 não sustentaram a separação em duas espécies e *U. tepida* foi mantida como uma única entidade taxonômica.

As divergências interespecíficas para o *tufA* e *rbcL* também se mantiveram dentro da faixa de variação observada na literatura, com exceção da mais alta divergência, 12,5%, descrita por Lee *et al.* (2019) (Tabela 11). Fort *et al.* (2020) comentaram que espécies laminares distromáticas de *Ulva* apresentam altos níveis de diversidade genética interespecífica e baixa variação genética intraespecífica o que, de forma geral, foi corroborado neste estudo para a maioria dos táxons laminares e tubulares analisados (Tabelas 6-8). Uma exceção é o clado das espécies *U. lactuca-ohnoi-reticulata* que são proximamente relacionadas, mas isoladas reprodutivamente, como comprovado por testes de cruzamento, e que podem ser separadas morfológica e geneticamente (Hiraoka *et al.* 2004). A divergência interespecífica entre *U. lactuca* e *U. ohnoi* foi a mais baixa observada no nosso estudo (0,59%, *tufA* e 0,37%, *rbcL*) e se manteve na mesma faixa dos resultados de Melton & López Bautista (2020) (0,65%, *tufA* e 0,38% *rbcL*) (Tabelas 11 e 12). A divergência entre *U. ohnoi* e *U. reticulata* foi ainda menor (0,2%, *rbcL*, 1,1%, ITS2), a mais baixa divergência interclado verificada por Melton & López Bautista (2020). Os autores argumentaram sobre a possibilidade desse clado fornecer um exemplo de divergências intra- e interespecíficas mínimas que podem ser usadas em todo o gênero. Nesse sentido, particularmente os cladogramas formados por complexos de espécies, como *U. compressa*, *U. flexuosa*, *U. tepida* e o clado LPP poderiam ser, cada um, dividido em diferentes espécies. Assim, embora a maioria dos cladogramas possa ser circunscrito com segurança com base nos conceitos atuais de espécies moleculares, ainda será necessário rever os limites das espécies e seus *status* taxonômicos (Melton & López Bautista 2020).

**Tabela 11.** Comparação da divergência genética para o *tufA* de acordo com diferentes autores.

Referência/ divergência (%)	Intraespecífica	Interespecífica
Este estudo (Brasil)	0 - 0,53 (0,72 - <i>U. tepida</i> *)	0,59 ( <i>U. ohnoi</i> vs. <i>U. lactuca</i> ) 0,98 - 7,74
Melton & López Bautista (2020) (costa leste e do golfo dos EUA)	0 - 0,52 (1,16 - <i>U. tepida</i> * 1,2 - <i>U. flexuosa</i> * 0,83 - <i>U. compressa</i> * 0,8 - clado LPP*)	0,65 ( <i>U. onhoi</i> vs. <i>U. lactuca</i> ) 0,72 - 4,7
Saunders & Kucera (2010) (costas leste e oeste do Canadá)	0 - 0,39	0,91 – 9,1
Miladi <i>et al.</i> (2018) (Tunísia, Mar Mediterrâneo)	0 - 0,54 (1,35 - <i>U. compressa</i> *)	-
Kirkendale <i>et al.</i> (2013) (Austrália)	0 - 0,38 (1.03 - <i>U. compressa</i> *)	-
Steinhagen <i>et al.</i> (2019a) (Alemanha, Mar do Norte e Mar Báltico)	0 - 0,49 (0,77 - <i>U. compressa</i> * 1,23 - <i>U. prolifera</i> /LPP*)	2.4–2.8
Steinhagen <i>et al.</i> (2019b) (Alemanha, Mar do Norte e Mar Báltico)	0,9 - <i>U. compressa</i> *	-
Lee <i>et al.</i> (2019) (Coreia do Sul)	0-0,9 - <i>U. australis</i>	0,6-0,7 ( <i>U. ohnoi</i> vs. <i>U.</i> <i>pseudohnoi</i> ) 1,5 - 12,5

\* Complexos de espécies.

**Tabela 12.** Comparação da divergência genética para o *rbcL* de acordo com diferentes autores.

Referência/ divergência (%)	Intraespecífica	Interespecífica
Este estudo (BRasul)	0-0,67 (1,73 - <i>U. tepida</i> *)	0,37 ( <i>U. onhoi</i> vs. <i>U. lactuca</i> ) 0,83 - 4,14
Melton & López Bautista (2020) (costa leste e do golfo dos EUA)	0-0,57 (0,9 - <i>U. tepida</i> *)	0,38 ( <i>U. onhoi</i> vs. <i>U. lactuca</i> ) 0,47 - 1,9
Hayden & Waaland (2004) (nordeste do Pacífico: Valdez, Alasca a San Diego, Califórnia)	0,4	-
Kirkendale et al. (2013) (Austrália)	0,4	-
Saunders & Kucera (2010) (costas leste e oeste do Canadá)	0 - 0,27* <sup>1</sup>	0,95 - 4,76* <sup>1</sup>
Kraft et al. (2010) (Austrália)	0,2	3,1 - 4,1
Mareš et al. (2011) (Europa)	0,6 – 2,1 <i>U. flexuosa</i> *	-
Kazi et al. (2016) (Índia)	0,4	2,3 - 4,0
Lee et al. (2019) (Coreia do Sul)	0-0.3	0.4-0.8 ( <i>U. ohnoi</i> vs. <i>U. pseudohnoi</i> ) 2.8-3.3

\* Complexos de espécies; \*<sup>1</sup> *rbcL*-3P.

*Ulva pseudohnoi* é uma outra espécie proximamente relacionada ao clado *U. lactuca-ohnoi-reticulata* que não foi considerada nas análises de Melton & López Bautista (2020) pela indisponibilidade das sequências no GenBank. Antes da sua liberação no banco de dados, as sequências nos foram gentilmente cedidas pelos autores da espécie e puderam ser utilizadas nas nossas análises. *Ulva pseudohnoi* foi tratada previamente como *Ulva* sp. 1 por Matsumoto & Shimada (2015), que salientaram sua semelhança morfológica com *U. conglobata*. Apesar dessa semelhança, Lee et al. (2019) decidiram descrever *Ulva* sp. 1 como a nova espécie *U. pseudohnoi* argumentando que Matsumoto & Shimada (2015) não forneceram provas moleculares do material original de *U. conglobata*. Sequências dos materiais-tipo de

*U. conglobata* foram geradas por Hughey *et al.* (2020) e puderam ser comparadas com *U. pseudonhoi* e incluídas nas nossas análises de *rbcl* (Fig. 13), confirmando que a espécie recentemente descrita *U. pseudonhoi* é coespecífica com *U. conglobata*, com uma divergência de apenas 0-0,15% para todo o clado *U. conglobata/U. pseudonhoi*. Isso reforça a cautela com que se deve conduzir a proposição de espécies novas para o gênero *Ulva* e como o sequenciamento de materiais-tipo pode ser a via mais segura para esclarecer a diversidade específica e infraespecífica do gênero. Assim, o conceito de espécies moleculares deve ser empregado no gênero sempre que possível para uma identificação mais confiável. Entretanto, é importante salientar que o uso da maioria dos nomes taxonômicos atribuídos à *Ulva* não é baseado no sequenciamento dos espécimes-tipo, exceções são: *Ulva australis* (Hanyuda & Kawai 2018, Hughey *et al.* 2020), *U. chaugulii* (Kazi *et al.* 2016), *U. conglobata* (Hughey *et al.* 2020), *U. expansa* (Hughey *et al.* 2018), *U. fenestrata* (Hughey *et al.* 2019), *U. lactuca* (Hughey *et al.* 2019), *U. meridionalis* (Horimoto *et al.* 2011), *U. ohnoi* (Hiraoka *et al.* 2004), *U. pilífera* (como *U. flexuosa* subsp. *pilífera*, Mareš *et al.* (2011) e *U. tepida* (Masakiyo & Shimada 2014). Apesar do êxito, de certa forma surpreendente, no sequenciamento de materiais-tipo de *Ulva*, tanto por PCR quanto por NGS (*Next Generation Sequencing*), neste caso, gerando dados completos ou quase completos de genomas organelares (Hughey *et al.* 2018, 2019), alguns insucessos têm sido relatados devido ou ao DNA fragmentado desses materiais ou à preservação de amostras em formalina que inibe a amplificação por PCR. É o caso da tentativa frustrada de sequenciar o isótipo de *U. profunda* por Melton & López Bautista (2020), a única espécie de *Ulva* cuja localidade-tipo é o Golfo do México (Flórida), área de estudo dos autores. Uma alternativa, frequentemente usada, é recoletar espécimes nas suas localidades-tipo (topótipos) na tentativa de resgatar o conceito da espécie no *sensu* do autor. Contudo, particularmente para *Ulva*, isso pode ser desvantajoso pela dificuldade de identificar e delimitar suas espécies morfologicamente, além da possibilidade de que uma determinada espécie não exista mais na localidade-tipo (Melton & López Bautista 2020). De qualquer forma, na falha do sequenciamento dos tipos, a comparação de sequências com os topótipos ainda constitui a melhor alternativa para a definição de espécies. Ainda vale ressaltar que muitas espécies, algumas amplamente citadas mundialmente, como *U. compressa*, *U. intestinalis*, *U. linza* e *U. torta* não tiveram seus espécimes-tipo sequenciados, que no caso de êxito, pode mudar o atual cenário da delimitação e do *status* de espécies de *Ulva*.

Este estudo compreendeu um primeiro esforço no sentido de desvendar a verdadeira diversidade do gênero *Ulva* no litoral brasileiro, mas que ainda depende de estudos integrados visando uma mais ampla amostragem, com análises morfológicas detalhadas, utilização de marcadores do tipo DNA *barcode* e de outros marcadores moleculares assim como de estudos genômicos.

## 7. Conclusões

---

- Neste trabalho, foram identificadas oito espécies de representantes do gênero *Ulva*, sendo três laminares (*U. lactuca*, *U. ohnoi* e *U. tanneri*) e cinco tubulares (*U. aragoënsis*, *U. chaugulii*, *U. compressa*, *U. tepida* e *U. torta*). Além deles, dois táxons não puderam ser atribuídos a nenhuma espécie descrita e podem se tratar de novas entidades taxonômicas para a ciência (*Ulva* sp. 1 e *Ulva* sp. 2). Porém, a definição desses táxons depende de maior investigação;
- Dos 15 táxons de *Ulva* previamente citados para o Brasil, apenas três deles foram confirmados com base nos dados moleculares: *U. lactuca*, *U. compressa* e *U. ohnoi*;
- Dos demais táxons, dois representam novas ocorrências para o litoral brasileiro e Oceano Atlântico: *U. chaugulii* e *U. tanneri*; e *U. ohnoi* é nova ocorrência para a região sudeste e para a porção continental do Brasil;
- A partir do resultado das análises moleculares e dos dados morfológicos concluímos que as espécies previamente citadas para o litoral sudeste do Brasil como *U. flexuosa*, *U. paradoxa*, *U. linza* e *U. rigida* se tratam, respectivamente, de *U. tepida*, *U. torta*, *U. aragoënsis* e *U. ohnoi*.
- As espécies *U. chaetomorphoides*, *U. clathrata*, *U. prolifera* e *U. intestinalis*, citadas para o litoral sudeste em outras publicações não foram encontradas neste trabalho;

- *Ulva lactuca* e *Ulva tepida* foram consideradas as espécies mais comuns na área de estudo, tendo sido registradas para várias localidades do litoral do sudeste brasileiro, bem como as que mais apresentaram variação morfoanatômica;
- Em contrapartida, a maioria das espécies foram consideradas incomuns ou raras, cujas ocorrências se mostraram muito mais pontuais na área amostrada, como *U. chaugulii*, *U. compressa*, *U. tanneri*, *U. torta*, *U. sp. 1* e *U. sp. 2*;
- Assim como em estudos anteriores, verificamos a prevalência de representantes do gênero em áreas fortemente antropizadas. Ainda, foi observado que algumas espécies do gênero são capazes de colonizar substratos artificiais, como sacolas plásticas, tecidos e ferragens parcialmente soterrados, sendo elas *U. aragoënsis*, *U. lactuca*, *U. tepida* e *U. sp. 1*. Esse dado é importante, uma vez que pode ser utilizado como subsídio para futuros estudos que envolvam a retenção de nutrientes advindos de efluentes poluídos.
- *Ulva tanneri* e *U. chaugulii* ainda não haviam sido registradas para a área de estudo, embora seus locais de coleta tenham sido amostrados em trabalhos anteriores. Apesar de terem sido encontradas em áreas próximas a terminais marítimos (Baía de Guanabara, Santos e São Sebastião) onde o tráfego de navios é intenso, não podemos sustentar a hipótese de que ambas se configurem como introduções recentes no litoral brasileiro, o que nos levou a considerá-las como espécies criptogênicas.
- Salientamos a importância para a execução de mais expedições de coleta nas áreas já visitadas e em áreas ainda não inventariadas como o litoral sul de São Paulo, além de amostragens ao longo do litoral brasileiro, com especial enfoque em ambientes estuarinos, pouco amostrado neste trabalho, visando ampliar o estudo da diversidade do gênero empregando-se dados moleculares.

## 8. Referências bibliográficas

---

- Agardh, C.A. 1824. *Systema algarum*. pp. [i]-xxxvii, [1]-312. Lundae [Lund]: Literis Berlingianis [Berling].
- Agardh, J.G. 1883. Till algernes systematik. Nya bidrag. (Tredje afdelningen.). *Lunds Universitets Års-Skrift, Afdelningen for Matematik och Naturvetenskap* 19(2): 1-177, IV pls.
- Aguilar-Rosas, R., Aguilar-Rosas, L.E. & Pedroche, F.F. 2005. *Ulva fasciata Delile* (Ulvaceae, Chlorophycota): a species newly introduced into Pacific Mexico. *Botanica Marina* 48: 46-51.
- Alencar, J. R.; Horta Júnior, P. A.; Celino, J. J. 2010. Cultivo de camarão branco *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931) com a macroalga *Ulva lactuca* Linnaeus (Chlorophyta) no tratamento de efluentes em sistema fechado de recirculação. *Revista de Biologia e Ciências da Terra* 10: 117-137.
- Alongi, G., Cormaci, M. & Furnari, G. 2014. A nomenclatural reassessment of some of Bliding's Ulvaceae. *Webbia: Journal of Plant Taxonomy and Geography* 69: 89-96.
- Alsufyani, T., Engelen, A.H., Diekmann, O.E., Kuegler, S. & Wichard, T. 2014. Prevalence and mechanism of polyunsaturated aldehydes production in the green tide forming macroalgal genus *Ulva* (Ulvales, Chlorophyta). *Chemistry and physics of lipids* 183: 100-109.
- Amado Filho, G.M. 1991. *Algas marinhas bentônicas do litoral de Saquarema e Itacoatiara (RJ)*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 323 p.
- Araújo, L., Stadnik, M. J., Borsato, L. C. & Valdebenito-Sanhueza, R. M. 2008. Fosfito de potássio e ulvana no controle da mancha foliar da gala em macieira. *Tropical Plant Pathology* 33: 148-152.
- Areschoug, J.E. 1850. Phycearum, quae in maribus Scandinaviae crescunt, enumeratio. Sectio posterio Ulvaceas continen. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis* 14: 385-454.

- Areschoug, J.E. 1854. Phyceae novae et minus cognitae in maribus extraeuropaeis collectae. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis, series 3* 1: 329-372.
- Armeli M.S., Genovese G. & Morabito M. 2014. Two new alien macroalgae identified by the DNA barcoding. Due nuove macroalghie aliene identificate mediante il DNA barcoding. *Biologia Marina Mediterranea* 21: 70-72.
- Bae, E.H. & Lee, I.K. 2001. *Umbraulva*, a new genus based on *Ulva japonica* (Holmes) Papenfuss (Ulveae, Chlorophyta). *Algae* 16: 217-231.
- Baptista, L. L. 1997. Flora marinha de Torres (RS). *Boletim do Instituto de Biociências (Botânica)* 37: 1-248.
- Barata, D. 2004. *Clorofíceas marinhas bentônicas do Estado do Espírito Santo*. Dissertação de mestrado. Instituto de Botânica da Secretaria do Estado do Meio Ambiente, São Paulo, 210p.
- Bast, F., John, A.A. & Bhushan, S. 2014. Strong endemism of bloom-forming tubular *Ulva* in Indian west coast, with description of *Ulva paschima* sp. nov. (Ulveae, Chlorophyta). *PLoS ONE* 9:10, e109295.
- Batista, B.B. 2018. *Aspectos biogeográficos e filogenéticos de macroalgas marinhas do Atlântico Sudoeste*. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Santa Catarina. Florianópolis.
- Bertuccio, C., Genovese, G., Manghisi, A., Cruaud, C., Couloux, A., Gall, L., & Morabito, M. 2014. Changes in the benthic algal flora of Lake Ganzirri, north-eastern Sicily (Italy). *Biological and Environmental Sciences* 3: 79-91.
- Bicudo, C. E. M. & Menezes, M. 2010. Introdução: As algas do Brasil. In: Forzza, R. C., org., et al. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio De Janeiro. *Catálogo de plantas e fungos do Brasil* [online]. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio: Instituto de Pesquisa Jardim Botânico do Rio de Janeiro. p. 49-60. Vol. 1. ISBN 978-85-8874-242-0.
- Bliding, C. 1960. A preliminary report on some new Mediterranean green algae. *Botaniska Notiser* 113: 172-184.
- Bliding, C. 1963. A critical survey of European taxa in Ulveae. Part I. *Capsosiphon, Percursaria, Blidingia, Enteromorpha*. *Opera Botanica* 8: 1-160.
- Blackman, F.F. & Tansley, A.G. 1902. A revision of the classification of the green algae. *New Phytologist* 1: 17-24, 47-48, 67-72, 89-96, 114-120, 133-144, 163-168, 189-192, 213-220, 238-244.

- Blomster, J., Maggs, C. A., & Stanhope, M. J. 1998. Molecular and morphological analysis of *Enteromorpha intestinalis* and *E. compressa* (Chlorophyta) in the British Isles. *Journal of Phycology* 34:319-340.
- Bonneau, E.R. 1977. Polymorphic behavior of *Ulva lactuca* (Chlorophyta) in axenic culture. I. Occurrence of *Enteromorpha* like plants in haploid clones. *Journal of Phycology* 13: 133 – 140.
- Børgeesen, F. 1913. The marine algae of the Danish West Indies. Part 1. Chlorophyceae. *Dansk Botanisk Arkiv* 1: 1-158.
- Børgeesen, F. 1925. Marine algae from the Canary Islands, especially from Teneriffe and Gran Canaria I. Chlorophyceae. *K. Dan. Vidensk. Selsk., Biol. Meddel.*, 5(3), 1-123.
- Børgeesen, F. C. E., & Christensen, T. 1940. *Some Marine Algae from Mauritius. (Final Part Edited by Tyge Christensen.)*. Ejnar Munksgaard.
- Boraso de Zaixso, A. 2004. Chlorophyta marinas de la Argentina. *Historia Natural, Buenos Aires, Series 2* 3: 95-119.
- Zaixso, A.L. B. 2013. *Elementos para el estudio de las macroalgas de Argentina*. Con colaboración de J.M. Zaixso. pp. [1]-204. Comodoro Rivadavia: Universitaria de la Patagonia.
- Borsato, L. C., Di Piero, R. M., & Stadnik, M. J. 2010. Mecanismos de defesa eliciados por ulvana contra *Uromyces appendiculatus* em três cultivares de feijoeiro. *Tropical Plant Pathology* 35: 318-322.
- Bory de Saint-Vincent, J.B.G.M. 1823. Confervées. In: *Dictionnaire Classique d'Histoire Naturelle*. (Audouin, I. et al. Eds) Vol. 4, pp. 391-393. Paris: Rey et Gravier; Baudouin Frères.
- Borzí, A. 1895. *Studi algologici: saggio di ricerche sulla biologia delle alghe*. Fasc. II. pp. [121]-378, pls X-XXXI. Palermo: Alberto Reber Libreria Carlo Clausen.
- Brodie, J., Maggs C.A. & John, D.M. (eds). 2007. *Green seaweeds of Britain and Ireland*. – British Phycological Society. xii + 242 pp.
- Cai, C., Wang, L., Zhou, L., He, P. & Jiao, B. 2017. Complete chloroplast genome of green tide algae *Ulva flexuosa* (Ulvophyceae, Chlorophyta) with comparative analysis *PLoS ONE* 12: 9, e0184196.

- Carlton, J.T. 1985. Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballast water. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 23: 313-371.
- Chapman, V.J. 1961. New entities in the Chlorophyceae of New Zealand. *Transactions of the Royal Society of New Zealand* 80: 47-58.
- Chapman, V.J. & Chapman, D.J. 1980. *Seaweeds and their uses*. pp. [i-iv], v-ix, [x], 1-334. London & New York: Chapman & Hall.
- Chávez-Sánchez, T., Piñón-Gimate, A., Melton III, J. T., López-Bautista, J. M., & Casas-Valdez, M. 2019. First report, along with nomenclature adjustments, of *Ulva ohnoi*, *U. tepida* and *U. torta* (Ulvaceae, Ulvales, Chlorophyta) from northwestern Mexico. *Botanica Marina* 62: 113-123.
- Chen, L., Feng, J., & Xie, S. L. 2015. *Ulva shanxiensis* (Ulvaceae), a new species from Shanxi, China. *Novon: A Journal for Botanical Nomenclature* 23: 397-405.
- Cocquyt, E., Verbruggen, H., Leliaert, F., & De Clerck, O. 2010. Evolution and cytological diversification of the green seaweeds (Ulvophyceae). *Molecular Biology and Evolution* 27: 2052-2061.
- Coimbra, C.S. 1998. *Caracterização ecológica das comunidades bentônicas da região entremarés no costão da Praia do Itaguá, Ubatuba, São Paulo*. Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo. São Paulo.
- Collins F.S., Holden, I. & Setchell, W.A. 1899. *Phycotheca boreali-americana. A collection of dried specimens of the algae of North America*. Vol. Fasc. XII-XIII, Nos. 551-650. Malden, Massachusetts.
- Costa, V. M. F. 2006. *Utilização da macroalga Ulva lactuca linnaeus na redução de nutrientes (NH4+, NO3-e PO4-2) provenientes da carcinicultura*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Norte.
- Coto, A.C.S.P. & Pupo, D. 2009. Flora ficológica do estado de São Paulo. Vol. 3. Ulvophyceae. São Paulo: Rima. 76 p.
- Couceiro, L., Cremades, J. & Barreiro, R. 2011. Evidence for multiple introductions of the Pacific green alga *Ulva australis* Areschoug (Ulvales, Chlorophyta) to the Iberian Peninsula. *Botanica Marina* 54: 391-402.
- Cui, J., Monotilla, A. P., Zhu, W., Takano, Y., Shimada, S., Ichihara, K., Matsui, T., He, P. & Hiraoka, M. 2018. Taxonomic reassessment of *Ulva prolifera* (Ulvophyceae,

- Chlorophyta) based on specimens from the type locality and Yellow Sea green tide. *Phycologia* 57: 692-704.
- Cursino, J.R., Gusman, A.B. & Oliveira Filho, E.C. 1992. Levantamento taxonômico e ecologia das algas marinhas bentônicas das praias de Domingas Dias e Lázaro, Ubatuba, São Paulo, Brasil. *Napaea* 8: 5-15.
- Darriba D., Taboada G.L., Doallo R. & Posada D. 2012. jModeltest2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.
- De-Paula, J.C., Lopes-Filho, E.A.P, Carvalho, W.F. De, Coração, A.C.S. Souza & Yoneshigue-Valentin, Y. 2020a. Long-term changes in macroalgae assemblages reveal a gradual biodiversity loss over the last 200 years in the hypereutrophic Guanabara Bay. *Marine Environmental Research* 162: 105-153.
- De Toni, G.B. 1889. *Sylloge algarum omnium hucusque cognitarum. Vol. I. Chlorophyceae.* pp. [3]-12, [i]-cxxxix, 1-1315. Patavii [Padua]: Sumptibus auctoris.
- Du G., Wu, F., Mao Y., Guo, S., Xue, H. & Bi, G. 2014. DNA Barcoding assessment of green macroalgae in coastal zone aAround Qingdao, China. *Journal of Ocean University of China* 13: 97-103.
- Duan, W., Guo, L., Sun, D., Zhu, S., Chen, X., Zhu, W. & Chen, C. 2012. Morphological and molecular characterization of free-floating and attached green macroalgae *Ulva* spp. in the Yellow Sea of China. *Journal of Applied Phycology* 24: 97-108.
- Dumortier, B.-C. 1822. Commentationes botanicae. Botaniques de observations, dédiées à la Société d'Horticulture de Tournay. pp. [i], [1] -116, [1, tabl., err.]. Tournay: Imprimerie de Ch. Casterman-Dieu, Rue de pont No. 10.
- Dunal, F. 1833. Bulletin Bibliographique. "Voyage dans le District des Diamans et sur le littoral du Brésil" par M. Auguste de Saint-Hillaire, membre de l'Académie des sciences, etc. 2 vol. In-8º - Paris, Gide, 1833. *Arch Bot* 2:444-456.
- Favero, N., Cattalini, F., Bertaggia, D., & Albergoni, V. 1996. Metal accumulation in a biological indicator (*Ulva rigida*) from the lagoon of Venice (Italy). *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 31: 9-18.
- Fernández-García, C., Riosmena-Rodríguez, R., Wysor, B, Tejada, O.L. & Cortéz, J. 2011. Checklist of the Pacific marine macroalgae of Central America. *Botanica Marina* 54: 53-73.

- Fidalgo, O., & Bononi, V. L. R. 1984. Manual prático de coleta, herborização e preservação. *Instituto de Botânica do Estado de São Paulo, São Paulo*.
- Flagella, M.M., Andreakis, N., Hiraoka, M., Verlaque, M. & Buia, M.C. 2010. Identification of cryptic *Ulva* species (Chlorophyta, Ulvales) transported by ballast water. *Journal of Biological Research-Thessaloniki* 13: 47 – 57.
- Floyd, G. L., & O'Kelly, C. J. 1984. Motile cell ultrastructure and the circumscription of the orders Ulotrichales and Ulvales (Ulvophyceae, Chlorophyta). *American Journal of Botany* 71: 111-120.
- Fort, A., McHale, M., Cascella, K., Potin, P., Usadel, B., Guiry, M. D., & Sulpice, R. 2020. Foliose *Ulva* species show considerable inter-specific genetic diversity, low intra-specific genetic variation, and the rare occurrence of inter-specific hybrids in the wild. *Journal of Phycology* 57: 219-233.
- Freshwater, D.W. & Rueness, J. 1994. Phylogenetic relationships of some European *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) species, based on *rbcl* nucleotide sequence analysis. *Phycologia* 33: 187-194.
- Freshwater, D.W., Fredericq, S., Bradley, S.B., Hommersand, M.H. & Chase, M.W. 1994. A gene phylogeny of the red algae (Rhodophyta) based on *rbcl*. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America* 91: 7281-7285.
- Fries, L., & Åberg, S. 1978. Morphogenetic effects of phenylacetic and p-OH-phenylacetic acid on the green alga *Enteromorpha compressa* (L.) Grev. in axenic culture. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 88: 383-388.
- Fritsch, F. E. 1935. *The structure and reproduction of the algae volume I, Introduction, Chlorophyceae, Xanthophyceae, Chrysophyceae, Bacillariophyceae, Cryptophyceae, Dinophyceae, Chloromonadineae, Euglenineae, Colourless flagellata: Volume II, Foreword, Phaephyceae, Rhodophyceae, Myxophyceae*. Cambridge University Press.
- Gadberry, B. A., Colt, J., Maynard, D., Boratyn, D. C., Webb, K., Johnson, R. B. & Boyer, R. H. 2018. Intensive land-based production of red and green macroalgae for human consumption in the Pacific Northwest: an evaluation of seasonal growth, yield, nutritional composition, and contaminant levels. *Algae* 33: 109-125.
- Gao, G., Zhong, Z., Zhou, X., & Xu, J. 2016. Changes in morphological plasticity of *Ulva prolifera* under different environmental conditions: A laboratory experiment. *Harmful algae* 59: 51-58.

- Gayral, P. 1959. Premières observations et réflexions sur des Ulvaceés en culture. *Le Botaniste* 43: 85-100.
- Gayral, P. 1967. Mise au point sur les Ulvaceés (Chlorophyceés), particulièrement sur les résultats de leur étude en laboratoire. *Le Botaniste* 50: 205-251.
- Geertz-Hansen, O., Sand-Jensen, K. A. J., Hansen, D. F., & Christiansen, A. 1993. Growth and grazing control of abundance of the marine macroalga, *Ulva lactuca* L. in a eutrophic Danish estuary. *Aquatic Botany* 46: 101-109.
- Gepp, A. & Gepp, E. S. 1905. Atlantic algae of the "Scotia". *London Journal of Botany* 43: 109-110.
- Gestinari, L.M.S., Nassar, C.A.G. & Arantes, P.V.S. 1998. Algas marinhas bentônicas da Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul, Ilha Grande, Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brasil. *Acta Botânica Brasília* 12: 67-76.
- Gestinari, L.M.S. 1999. Macroalgas Marinhas como Bioestimulantes na Olericultura. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Gestinari, L. M. S., Henriques, A.B. & , Yoneshigue-Valentin, Y. 2002. Utilização da farinha seca de *Ulva* spp. e *Sargassum* spp. como bioestimulantes de crescimento na olericultura. *Leandra* 17: 45-70.
- Ghaderiardakani, F., Coates, J. C., & Wichard, T. 2017. Bacteria-induced morphogenesis of *Ulva intestinalis* and *Ulva mutabilis* (Chlorophyta): a contribution to the lottery theory. *FEMS Microbiology Ecology* 93: 8.
- Greville, R.K. 1830. *Algae britannicae*, or descriptions of the marine and other inarticulated plants of the British islands, belonging to the order Algae; with plates illustrative of the genera. pp. [i\*-iii\*], [i]-lxxxviii, [1]-218, pl. 1-19. Edinburgh & London: McLachlan & Stewart; Baldwin & Cradock.
- Groeben, C. 1990. The Vettor Pisani Circumnavigation (1882–1885). *Deutsche Hydrographische Zeitschrift* 22: 220-234.
- Guidone, M., Thornber, C., Wysor, B., & O'Kelly, C. J. 2013. Molecular and morphological diversity of Narragansett Bay (RI, USA) *Ulva* (Ulvales, Chlorophyta) populations. *Journal of Phycology* 49:979-995.
- Guimarães, S.M.P.B. 2003. Uma análise da diversidade da flora marinha bentônica do Estado do Espírito Santo, Brasil. *Hoehnea* 30: 11-19.

- Guiry, M.D. & Guiry, G.M. 2021. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 14 March 2021.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95–98.
- Hanyuda, T. & Kawai, H. 2018. Genetic examination of the type specimen of *Ulva australis* suggests that it was introduced to Australia. *Phycological Research* 66: 238–41.
- Haritonidis, S. & Malea, P. 1995. Seasonal and local variation of Cr, Ni and Co concentrations in *Ulva rigida* C. Agardh and *Enteromorpha linza* (Linnaeus) from Thermaikos Gulf, Greece. *Environmental Pollution* 89: 319-327.
- Haritonidis, S. & Malea, P. 1999. Bioaccumulation of metals by the green alga *Ulva rigida* from Thermaikos Gulf, Greece. *Environmental Pollution* 104: 365-372.
- Harvey, W.H. 1858. *Nereis boreali-americana*: or, contributions to a history of the marine Algae of North America. Part III. Chlorospermeae. *Smithsonian Contributions to Knowledge* 10: 1-140, pls 37-50.
- Hayden, H. S., Blomster, J., Maggs, C. A., Silva, P. C., Stanhope, M. J., & Waaland, J. R. 2003. Linnaeus was right all along: *Ulva* and *Enteromorpha* are not distinct genera. *European Journal of Phycology* 38: 277-294.
- Hayden, H. S. & Waaland, J. R. 2004. A molecular systematic study of *Ulva* (Ulvaceae, Ulvales) from the northeast Pacific. *Phycologia* 43: 364-382.
- Heesch, S., Broom, J.E.S., Neill, K.F., Farr, T.J., Dalen, J.L. & Nelson, W.A. 2009. *Ulva*, *Umbraulva* and *Gemina*: genetic survey of New Zealand taxa reveals diversity and introduced species. *European Journal of Phycology* 44: 143-154.
- Hernández-Herrera, R. M., Santacruz-Ruvalcaba, F., Ruiz-López, M. A., Norrie, J., & Hernández-Carmona, G. 2014. Effect of liquid seaweed extracts on growth of tomato seedlings (*Solanum lycopersicum* L.). *Journal of Applied Phycology* 26: 619-628.
- Hernández, I., Peralta, G., Pérez-Lloréns, J. L., Vergara, J. J., & Niell, F. X. 1997. Biomass and dynamics of growth of *Ulva* species in Palmones river estuary. *Journal of Phycology* 33: 764-772.
- Hiraoka, M., Shimada, S., Uenosono, M. & Masuda, M. 2004. A new green-tide-forming alga, *Ulva ohnoi* Hiraoka et Shimada sp. nov. (Ulvales, Ulvophyceae) from Japan. *Phycological Research* 52: 17-29.

- Ho, Y. B. 1990. *Ulva lactuca* as bioindicator of metal contamination in intertidal waters in Hong Kong. *Hydrobiologia* 203: 73-81.
- Hofmann L.C., Nettleton J.C., Neefus C.D., Mathieson A.C. 2010. Cryptic diversity of *Ulva* (Ulvales, Chlorophyta) in the Great Bay Estuarine System (Atlantic USA): introduced and indigenous distromatic species. *European Journal of Phycology* 45: 230-239.
- Horimoto, R., Masakiyo, Y., Ichihara, K. & Shimada, S. 2011. *Enteromorpha*-like *Ulva* (Ulvophyceae, Chlorophyta) growing in the Todoroki River, Ishigaki Island, Japan, with species reference to *Ulva meridionalis* Horimoto et Shimada sp. nov. *Bulletin of the National Science Museum Series B (Botany)* 37: 155-167.
- Howe, M. A. 1928. Notes on some marine algae from Brazil and Barbados. *Journal of The Washington Academic Sciences* 18: 186-194.
- Hughey, J. R., Maggs, C. A., Mineur, F. Jarvis, C., Miller, K. A., Shabaka S. H. & Gabrielson, P. W. 2019. Genetic analysis of the Linnaean *Ulva lactuca* (Ulvales, Chlorophyta) holotype and related type specimens reveals name misapplications, unexpected origins, and new synonymies (letter). *Journal of Phycology* 55: 503–508.
- Hughey, J. R., Miller, K. A. & Gabrielson, P. W. 2018. Mitogenome analysis of a green tide forming *Ulva* from California, USA confirms its identity as *Ulva expansa* (Ulvaceae, Chlorophyta). *Mitochondrial DNA B Resources* 3: 1302–3.
- Hughey, J.R., Gabrielson, P.W., Maggs, C.A., Mineur, F. and Miller, K.A. 2021. Taxonomic revisions based on genetic analysis of type specimens of *Ulva conglobata*, *U. laetevirens*, *U. pertusa* and *U. spathulata* (Ulvales, Chlorophyta). *Phycological Research* 69: 148-153.
- Huisman, J.M., Abbott, I.A., Smith, C.M. 2007. *Hawaiian reef plants*. pp. [1]-264, numerous colour photographs. Honolulu: A publication of the University of Hawai'i Sea Grant College Program.
- Ichihara, K., Suzuki, R., Yamazaki, T., Ota, S., Mogi, Y., Kagami, Y., Kuwano, K. & Kawano, S. 2015. *Ulva partita* sp. nov., a Novel *Enteromorpha*-Like *Ulva* Species from Japanese Coastal Areas. *Cytologia (Tokyo)* 80: 261-270.
- Joly, A.B. 1957. Contribuição ao conhecimento da flora ficológica marinha da Baía de Santos e arredores. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo: Série Botânica* 14: 1-196.

- Joly, A. B. 1965. *Flora marinha do litoral norte do Estado de São Paulo e regiões circunvizinhas. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, 294, Botânica 21: 1-393, 3 mapas, 59 ests., São Paulo.*
- Jürgens, G.H.B. 1822. *Algae aquaticae quas, et in littora maris dynastium Javeranum et Frisiam orientalem alluentis rejectas, et in harum terrarum aquis habitantes, collegit et exsiccavit Georg Bernhard Jürgens, Jeveranus. Vol. Decades 11-16. Hanover: Mettcker, Jever & Hahn.*
- Kanagawa, A. I. 1983. *Ulvaes (Chlorophyta) marinhas do Estado de São Paulo, Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 195p.*
- Kanagawa, A. I. 1984. *Clorofíceas marinhas bentônicas do Estado da Paraíba–Brasil. Universidade de São Paulo, São Paulo. Tese de Doutorado.*
- Kang, E. J., Kim, J.-H., Kim, K., Choi, H.-G. & Kim, K. K. 2014. Re-evaluation of green tide-forming species in the Yellow Sea. *Algae 29: 267–77.*
- Kawai, H., Hanyuda, T., Mine, I., Takaichi, S., Terada, R., & Kitayama, T. 2021. Morphology and molecular phylogeny of *Umbraulva* spp.(Ulvaes, Ulvophyceae), and proposal of *Ryuguphycus* gen. nov. and *R. kuaweuweu* comb. nov. *European Journal of Phycology 56: 1-11.*
- Kazi, M. A., Kavale, M. G. & Singh, V. V. 2016. Morphological and molecular characterization of *Ulva chaugulii* sp. nov., *U. lactuca* and *U. ohnoi* (Ulvophyceae, Chlorophyta) from India. *Phycologia 55: 45–54.*
- Keightley, T. 1846. *Notes on the Bucolics and Georgics of Virgili with excursus, terms of husbandry, and a flora virgiliana.* Whittaker.
- Kirkendale, L., Saunders, G. W. and Winberg, P. 2013. A molecular survey of *Ulva* (Chlorophyta) in temperate Australia. *Journal of Phycology 49: 69–81.*
- Kjellman, F.R. 1897. Marina chlorophyceer från Japan. *Bihang til Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Afd. III 23: 1-44.*
- Koeman, R.P.T. & van den Hoek, C. 1981. The taxonomy of *Ulva* (Chlorophyceae) in the Netherlands. *British Phycological Journal 16: 9-53.*
- Kraft, L. G. K., Kraft, G. T. & Waller, R. F. 2010. Investigations into southern Australian *Ulva* (Ulvophyceae, Chlorophyta) taxonomy and molecular phylogeny indicate both cosmopolitanism and endemic cryptic species. *Journal of Phycology 46: 1257–77.*

- Krupnik, N., PAZ, G., Douek, J., Lewinsohn, E., Israel, A., Carmel, N. & Maggs, C. A. 2018. Native, invasive and cryptogenic *Ulva* species from the Israeli Mediterranean Sea: risk and potential. *Mediterranean Marine Science* 19:132-146.
- Kützing, F.T. 1843. *Phycologia generalis* oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange. Mit 80 farbig gedruckten Tafeln, gezeichnet und gravirt vom Verfasser. pp. [part 1]: [i]-xxxii, [1]-142, [part 2:] 143-458, 1, err.], pls 1-80. Leipzig: F.A. Brockhaus.
- Kützing, F. T. 1849. *Species Algarum: Auctore Friderico Traug. Kützing*. FA Brockhaus.
- Kylin, H. 1947. Über die Fortpflanzungsverhältnisse in der Ordnung Ulvales. *Kungliga Fysiografiska Sällskapet i Lund Förhandlingar* 17: 174-182.
- Lamouroux, J.V.F. 1813. *Essai sur les genres de la famille des Thalassiophytes non articulées* présenté a l'Institut, dand la séance du 3 Févier 1812. pp. [1]-84, plus pls 7-13. Paris: chez G. Dufour et Cie, libraires, rue des Mathurins-Satin-Jaques, No. 7. De 'Imprimerie de A. Belin.
- Lawton, R. J., Mata, L., de Nys, R., & Paul, N. A. 2013. Algal bioremediation of waste waters from land-based aquaculture using *Ulva*: selecting target species and strains. *PLoS One* 8:10, e77344.
- Lee, R. E. 2008. *Phycology*. Cambridge University Press, 547p.
- Lee, H.W., Kang, J.C. & Kim, M.S. 2019. Taxonomy of *Ulva* causing blooms from Jeju Island, Korea with new species, *U. pseudo-ohnoi* sp. nov. (Ulvales, Chlorophyta). *Algae* 34: 253-266.
- Leliaert, F., Zhang, X., Ye, N., Malta, E.J., Engelen, A.H., Mineur, F., Verbruggen, H. & De Clerck, O. 2009. Research note: identity of the Qingdao algal bloom. *Phycological Research* 57: 147-151.
- Leliaert, F., Smith, D. R., Moreau, H., Herron, M. D., Verbruggen, H., Delwiche, C. F., & De Clerck, O. 2012. Phylogeny and molecular evolution of the green algae. *Critical Reviews in Plant Sciences* 31: 1-46.
- Leliaert, F., Tronholm, A., Lemieux, C., Turmel, M., DePriest, M. S., Bhattacharya, D. & Lopez-Bautista, J. M. 2016. Chloroplast phylogenomic analyses reveal the deepest-branching lineage of the Chlorophyta, Palmophyllophyceae class. nov. *Scientific reports*, 6:1-13.
- Link, H.F. 1820. Epistola ad virum celeberrimum Nees ab Esenbeck...de algis aquaticis, in genera disponendis. In: *Horae physicae berolinenses*. (Nees von Esenbeck, C.G.D. Eds), pp. 1-8. Bonnae [Bonn]: Sumtibus Adolphi Marcus.

- Linnaeus, C. 1753. *Species plantarum*, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas. Vol. 2 pp. [i], 561-1200, [1-30, index], [i, err.]. Holmiae [Stockholm]: Impensis Laurentii Salvii.
- Linnaeus, C. 1755. *Flora suecica*. *Stockholm: Laurentius Salvius*.
- Littler, D. S., & Littler, M. M. 2000. *Caribbean reef plants. An identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico*. Washington: Offshore Graphics. 542p.
- Liu, F., Pang, S. J., Xu, N., Shan, T. F., Sun, S., Hu, X., & Yang, J. Q. 2010. *Ulva* diversity in the Yellow Sea during the large-scale green algal blooms in 2008–2009. *Phycological Research* 58:270-279.
- Loughnane, C.J., McIvor, L.M., Rindi, F., Stengel, D.B. & Guiry, M.D. 2008. Morphology, *rbcL* phylogeny and distribution of distromatic *Ulva* (Ulvophyceae, Chlorophyta) in Ireland and southern Britain. *Phycologia* 47: 416-429.
- Luetzelburg, P. V. 1922-23. *Estudo Botânico do Nordeste*. Rio de Janeiro, Ministério da Aviação e Obras Públicas. 3 v.
- Malta, E.J., Draisma, S.G.A. & Kamermans, P. 1999. Free-floating *Ulva* in the southwest Netherlands: species or morphotypes? A morphological, molecular and ecological comparison. *European Journal of Phycology* 34: 443–454.
- Mao, Y., Kim, J.K., Wilson, R. & Yarish, C. 2014. The appearance of *Ulva laetevirens* (Ulvophyceae, Chlorophyta) in the northeast coast of the United States of America. *Journal of Ocean University of China* 13: 865–70.
- Mareš, J., Leskinen, E., Sitkowska, M., Skácelová, O. & Blomster, J. 2011. True identity of the European freshwater *Ulva* (Chlorophyta, Ulvophyceae) revealed by a combined molecular and morphological approach. *Journal of Phycology* 47: 1177–92.
- Martens, G. 1866. *Die preussische Expedition nach Ost-Asien. Botanischer Theil. Die Tange*. Berlin. 152p., 8 pr.
- Martens, G. 1870. *Conspectus Algarum Brasiliae Haectenus detectarum*. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.*, 2 (18-20): 297-314.
- Martens, G. 1871. *Algae brasiliensis circa Rio de Janeiro a cl. A. Glaziou Horti publici directore, botânico indefesso, annis 1869 et 1870 collectae*. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.* 3 (8-10): 144-148.

- Martius, C.F.P. von 1828. *Icones plantarum cryptogamicarum quas in itinere annis MDCCCXVII-MDCCCXX per Brasiliam jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis augustissimi instituto collegit et descripsit* [auctor]. München: Impensis auctoris.
- Martius, C.F.P. von 1833. *Flora brasiliensis, seu, enumeratio plantarum in Brasilia: tam sua sponte quam accedente cultura provenientium, quas in itinere auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis annis 1817-1820 peracto collegit, partim descripsit; alias a Maximiliano Seren. Principe Widensi, sellovio aliisque adventas addidit, communibus amicorum propriisque studiis secundum methodum naturalem dispositas et illustratas*. Vol. I. Pars prior. Algae, lichenes, hepaticae exposuerunt Martius. Eschweilfr [sic]. Nees ab Esenbeck. pp. [i]-iv, [1]-390. Stuttgartiae & Tubingae [Stuttgart & Tübingen]: sumptibus J.G. Cottae.
- Masakiyo, Y. & Shimada, S. 2014. Species diversity of the genus *Ulva* (Ulvophyceae, Chlorophyta) in Japanese waters, with special reference to *Ulva tepida* Masakiyo et S. Shimada sp. nov. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science. Series B, Botany*40: 1-13.
- Matsumoto, T., Shinozaki, F., Chikuni, T., Yabuki, A., Takishita, K., Kawachi, M. & Inagaki, Y. 2011. Green-colored plastids in the dinoflagellate genus *Lepidodinium* are of core chlorophyte origin. *Protist* 162: 268-276.
- Matsumoto, K. & Shimada, S. 2015. Systematics of green algae resembling *Ulva conglobata*, with a description of *Ulva adhaerens* sp. nov. (Ulvales, Ulvophyceae). *European Journal of Phycology* 50: 100-111.
- Mattox, K.R. & Stewart, K.D. 198). Classification of the green algae: a concept based on comparative cytology. In: *Systematics of the Green Algae Special Volume No. 27. Proceedings of an International Symposium held at The Polytechnic of North London 29-31 March 1983*. (Irvine, D.E.G. & John, D.M. Eds), pp. 29-72. London: Published for the Systematics Association by Academic Press.
- Melton III, J. T., Leliaert, F., Tronholm, A., & Lopez-Bautista, J. M. 2015. The complete chloroplast and mitochondrial genomes of the green macroalga *Ulva* sp. UNA00071828 (Ulvophyceae, Chlorophyta). *PLoS One* 10: 4, e0121020.
- Melton, J.T. III & Lopez-Bautista, J. M. 2016a. De novo assembly of the mitochondrial genome of *Ulva fasciata* Delile (Ulvophyceae, Chlorophyta), a distromatic blade-forming green macroalga. *Mitochondrial DNA A DNA Mapp. Seq. Anal.* 6: 3817–9.

- Melton, J.T.III, García-Soto, G.C. & J.M.López-Bautista 2016b. A new record of the bloom-forming green algal species *Ulva ohnoi* (Ulvales, Chlorophyta) in the Caribbean Sea. *Algas. Boletín Informativo de la Sociedad Española de Ficología* 51: 62-64.
- Melton III, J. T., & Lopez-Bautista, J. M. 2020. Diversity of the green macroalgal genus *Ulva* (Ulvophyceae, Chlorophyta) from the east and gulf coast of the United States based on molecular data. *Journal of Phycology* 57: 551-568.
- Messyasz, B., & Rybak, A. 2008. Macroalga *Ulva intestinalis* L. occurrence in freshwater of Poland: a new locality in Wielkopolska. *Teka Komisji Ochrony i Kształtowania Środowiska* 5: 126-135.
- Miladi, R., Manghisi, A., Minicante, S. A., Genovese, G., Abdelkafi, S., & Morabito, M. 2018. A DNA barcoding survey of *Ulva* (Chlorophyta) in Tunisia and Italy reveals the presence of the overlooked alien *U. ohnoi*. *Cryptogamie, Algologie* 39:85-107.
- Miller M.A., Pfeiffer W. & Schwartz T. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In: Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE), New Orleans, LA, pp. 1–8.
- Mineur F., Johnson M.P., Maggs C.A. & Stegenga H. 2007. Hull fouling on commercial ships as a vector of macroalgal introduction. *Marine biology* 151: 1299-1307.
- Mitchell, G.J.P. & Shindo, N. 1977. Notas sobre as algas marinhas bentônicas de Santa Cruz, Espírito Santo – I. Chlorophyta. *Leandra* 7: 49-58, fig. 1-38.
- Mitchell, G.J.P., Széchy, M.T.M. & Mitsuya, L.A. 1979. Sinopse das clorofíceas marinhas bentônicas do litoral do Rio de Janeiro. *Leandra* 8: 91-123. Rio de Janeiro.
- Mitchell, G.J.P., Nassar, C.A.G., Maurat, M.C.S. & Falcão, C. 1990. Tipos de vegetação marinha da baía do Espírito Santo, sob influência da poluição – Espírito Santo (Brasil). *Anais do II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste do Brasil* 1: 202-214.
- Moebius, M. 1890. Algae Brasilienses a cl. Dr. Glaziou collectae. *Notarisia*, 5: 1065-1090.
- Montagne, J. F. C. 1839. Cryptogamae brasiliensis seu plantae cellulares quas in itinere per Brazilian a céleb. Auguste de Saint-Hilaire collectas recenscit observationi-busque nonnullis ilustravit. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, 12: 42-44.
- Montagne, J. F. C. 1846. Exploration scientifique de l'Algerie, 1: 151-153.
- Morretes, B. L. D. 1994. Felix Rawitscher. *Estudos Avançados* 8:205-208.

- Moura, C.W.N. 2015. *Ulva* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.ibri.gov.br/jabot/floradobrasil/FB9934> Acesso em: 11 fev. 2021.
- Nakanishi, K., Nishijima, M., Nomoto, A. M., Yamazaki, A., & Saga, N. 1999. Requisite morphologic interaction for attachment between *Ulva pertusa* (Chlorophyta) and symbiotic bacteria. *Marine biotechnology* 1: 107-111.
- Nassar, C. A. 1994. An assessment to the benthic marine algae at Trindade Island, Espírito Santo, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 54: 623-629.
- Nassar, C.A.G., Souza, R.R. & Yoneshigue-Valentin, Y. 2001. Inventário florístico das algas marinhas bentônicas do arquipélago das Três Ilhas (Espírito Santo-Brasil): estudo preliminar. *Leandra* 16: 1-10.
- Nees, C.G. 1820. *Horae physicae Berolinenses collectae ex symbolis virorum doctorum H. Linkii...; edicuravit Christianus Godof. Nees ab Esenbeck..* pp. [i-xii], 1-123, [4], 27 pls. Bonnae [Bonn]: Sumtibus Adolphi Marcus.
- Nguyen L.-T., Schmidt H.A., von Haeseler A. & Minh B.Q. 2015. IQTREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 32: 268–274.
- Nishiyama, T., Sakayama, H., De Vries, J., Buschmann, H., Saint-Marcoux, D., Ullrich, K. & Rensing, S. A. 2018. The *Chara* genome: secondary complexity and implications for plant terrestrialization. *Cell* 174: 448-464.
- Nunes, J.M. de C. 1998. Catálogo de algas marinhas bentônicas do estado da Bahia, Brasil. *Acta Botanica Malacitana* 23: 5-21.
- Ogawa, T., Ohki, K. & Kamiya, M. 2013. Differences of spatial distribution and seasonal succession among *Ulva* species (Ulvophyceae) across salinity gradients. *Phycologia* 52: 637-651.
- Ohno, M. 1988. Seasonal changes of the growth of green algae, *Ulva* sp. in Tosa Bay, southern Japan. *Marine Fouling* 7: 13–17.
- O’Kelly, C.J., Kurihara, A., Shipley, T.C. & Sherwood, A.R. 2010. Molecular assessment of *Ulva* spp. (Ulvophyceae, Chlorophyta) in the Hawaiian islands. *Journal of Phycology* 46: 728-735.

- O'Kelly, C. J., Wysor, B., & Bellows, W. K. 2004. Gene sequence diversity and the phylogenetic position of algae assigned to the genera *Phaeophila* and *Ochlochaete* (Ulvophyceae, Chlorophyta) 1. *Journal of Phycology* 40: 789-799.
- Oliveira, L.P.H. de 1947. Distribuição geográfica da fauna e flora da Baía de Guanabara. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 45: 709-734, 5 figs, 1 pl.
- Oliveira Filho, E. C. 1977. *Algas marinhas bentônicas do Brasil*. Tese (Livre Docência em Ciências), Universidade de São Paulo, São Paulo. 407 p.
- Oliveira Filho, E. C. & Berchez, F. A. S. 1978. Marine benthic algae of Santos Bay - changes in the flora between 1957-1978. *Boletim de Botânica* 49-59.
- Oliveira Filho, E. D., & Ugadim, Y. 1974. Novas referências de algas marinhas bentônicas para a flora brasileira. *Boletim de Botânica* 2: 71-91.
- Oliveira Filho, E. C., & Ugadim, Y. 1976. A survey of the marine algae of Atol das Rocas (Brazil). *Phycologia* 15: 41-44.
- Papenfuss, G.F. 1955. *Classification of the algae*. Pp. 115-224. In: R.C. Miller; E.L. Kessel & G.F. Papenfuss (eds.). *A century of progress in the natural sciences, 1853-1953*. San Francisco, California Academy of Sciences.
- Papenfuss, G.F. 1960. On the genera of the Ulvales and the status of the order. *Journal of the Linnean Society of London, Botany* 56: 303-318, 21 figs, 6 pls.
- Papenfuss, G.F. 1968. Notes on South African marine algae. V. *Journal of South African Botany* 34: 267-287.
- Patel, P., Callow, M. E., Joint, I., & Callow, J. A. 2003. Specificity in the settlement-modifying response of bacterial biofilms towards zoospores of the marine alga *Enteromorpha*. *Environmental Microbiology* 5: 338-349.
- Pedrini, A.G. 1980. *Algas marinhas bentônicas da baía de Sepetiba e arredores (Rio de Janeiro)*. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Pedrini, A. D. G., Gonçalves, J. E. A., Fonseca, M. C. S., Zaú, A. S., & Lacorte, C. C. 1989. A survey of the marine algae of Trindade Island, Brazil. *Botanica Marina* 32:97-99.
- Pereira, S. M. B. *Clorofíceas marinhas da Ilha de Itamaracá e arredores (Estado de Pernambuco - Brasil)*. 1974. 184p. Dissertação (Mestrado em Botânica). -Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. Recife.

- Phillips, J.A., Lawton, R.J., Denys, R., Paul, N.A. & Carl, C. 2016. *Ulva savora* sp. nov., an abundant tubular species of *Ulva* (Ulvales) from the tropical Pacific Ocean. *Phycologia* 55: 55-64.
- Piccone, A. 1886. *Alghe del viaggio di circumnavigazione dela "Vettor Pisani"*. Genova, 87p., 2pr.
- Pirian, K., Piri, K., Sohrabipour, J., Jahromi, S. T. & Blomster, J. 2016. Molecular and morphological characterisation of *Ulva chaugulii*, *U. paschima* and *U. ohnoi* (Ulvothyxales) from the Persian Gulf, Iran. *Botanica Marina* 59: 147-158.
- Postels, A. & Ruprecht, F. 1840. *Illustrationes algarum in itinere circum orbem jussu imperatoris Nicolai I. Atque auspiciis navarchi Friderici Lütke annis 1826, 1827, 1828 et 1829 celoce Seniavin exsecuto in Oceano pacifico, inprimis septemtrionale ad littora rossica asiatico-americana collectarum*. pp. [i-vi ], [i]- iv, 1-28 [1-2, index], [Latin:] [-iv], [1]-22, [1-2, index], 40 pls. Petropoli [St. Petersburg]: Typis Eduardi Pratz.
- Provasoli, L. 1958. Effect of plant hormones on *Ulva*. *The Biological Bulletin* 114: 375-384.
- Provasoli, L., & Pintner, I. J. 1980. Bacteria induced polymorphism in an axenic laboratory strain of *Ulva lactuca* (Chlorophyceae) 1. *Journal of Phycology* 16: 196-201.
- Raddi, G. 1823. Crittogame brasiliane raccolte e descritte. *Atti della Società italiana delle Scienze Naturali, e del Museo civile di Storia Naturale* 19: 27-57.
- Rautenberger, R., Fernandez, P.A., Strittmatter, M., Heesch, S., Cornwall, C.E., Hurd, C.L. & Roleda, M.Y. 2015. Saturating light and not increased carbon dioxide under ocean acidification drives photosynthesis and growth in *Ulva rigida* (Chlorophyta). *Ecology and Evolution* 5: 874-888.
- Raven, P. H., Evert, R. F. & Eichhorn, S. E. 2014. *Biologia Vegetal*. 8ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 856 p.
- Rawitscher, F. K. 1944. Algumas noções sobre a vegetação do litoral brasileiro. *Boletim da Associação dos Geógrafos Brasileiros* 5: 13-28.
- Reis, R. P. & Yoneshigue-Valentin, Y. 1996. Distribuição das macroalgas na Lagoa de Araruama, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 19: 77-85.
- Reviere, B. 2006. *Biologia e filogenia das algas*. ARTMED, Porto Alegre, 280p. Rio Grande do Sul.
- Ribeiro, G. A. M. 2012. Propriedades funcionais do ulvano e seus derivados. Tese de Doutorado. Universidade Católica Portuguesa. Lisboa.

- Rinkel, B. E., Hayes, P., Gueidan, C., & Brodie, J. 2012. A molecular phylogeny of acrochaete and other endophytic green algae (Ulvales, Chlorophyta). *Journal of Phycology* 48: 1020-1027.
- Ronquist F., Teslenko M., Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A. & Huelsenbeck J.P. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539–542.
- Rosenvinge, L.K. 1893. Grønlands Havalger. *Meddelelser om Grønland* 3: 763-981, 57 figs, 2 pls.
- Roth, A.W. 1797. *Catalecta botanica* quibus plantae novae et minus cognitae describuntur atque illustrantur. Fasc. 1. pp. [i]-viii, [1]-244 [1-2, index, pls], 8 pls. Lipsiae [Leipzig]: in Bibliopolo I.G. Mülleriano.
- Roussel, H.F.A. 1806. *Flore du Calvados et terrains adjacents*, composée suivant la méthode de Jussieu, comparée avec de celle de Tournefort et de Linné. Ile Edition, dans laquelle les cryptogames sont distribuées par séries, où l'on a réuni quelques genres nouveaux. pp. [1]6-340, [2]. A Caen: De l'imprimerie de F. Poisson, rue Froide-Rue.
- Rybak, A.S. 2015. Revision of herbarium specimens of freshwater *Enteromorpha*-like *Ulva* (Ulvaceae, Chlorophyta) collected from Central Europe during the years 1849–1959. *Phytotaxa* 218: 1–29.
- Rybak A., Czerwoniec A., Gabka M. & Messyasz B. 2014. *Ulva flexuosa* (Ulvaceae, Chlorophyta) inhabiting inland aquatic ecosystems: molecular, morphological and ecological discrimination of subspecies. *European Journal of Phycology* 49: 471–485.
- Saint-Hilaire, A. F. C. P. 1833. *Voyage Dans le District des Diamants et sur le Littoral du Brésil*, vol. 1. Librairie-Gide, Paris.
- Santos, D. P. 1983. *Clorofíceas marinhas bentônicas do Estado de Santa Catarina*. Dissertação de mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 166p.
- Saunders, G.W. & Kucera, H. 2010. An evaluation of *rbcL*, *tufA*, UPA, LSU and ITS as DNA barcode markers for the marine green macroalgae. *Cryptogamie, Algology* 31: 487–528.
- Schmidt, O. C. 1924. Meeresalgen der sammlung von Luetzelburg aus Brasilien. *Hedwigia* 65: 85-100.
- Shimada, S., Hiraoka, M., Nabata, S., Ima, M. & Masuda, M. 2003. Molecular phylogenetic analyses of the Japanese *Ulva* and *Enteromorpha* (Ulvales, Ulvophyceae), with special reference to the free-floating *Ulva*. *Phycological Research* 51: 99-108.

- Silva, P.C. 1952. A review of nomenclatural conservation in the algae from the point of view of the type method. *University of California Publications in Botany* 25: 241-323.
- Silva, M., Vieira, L., Almeida, A. P. & Kijjoa, A. 2013. The Marine Macroalgae of the Genus *Ulva*: Chemistry, Biological Activities and Potential Applications. *Oceanography* 1: 2.
- Singh, R. P., Mantri, V. A., Reddy, C. R. K., & Jha, B. 2011. Isolation of seaweed-associated bacteria and their morphogenesis-inducing capability in axenic cultures of the green alga *Ulva fasciata*. *Aquatic Biology* 12: 13-21.
- Spalding, H. L., Conklin, K. Y., Smith, C. M., O'Kelly, C. J. & Sherwood, A. R. 2016. New Ulvaceae (Ulvophyceae, Chlorophyta) from mesophotic ecosystems across the Hawaiian Archipelago. *Journal of Phycology* 52: 40–53.
- Sode, S., Bruhn, A., Balsby, T. J., Larsen, M. M., Gotfredsen, A., & Rasmussen, M. B. 2013. Bioremediation of reject water from anaerobically digested waste water sludge with macroalgae (*Ulva lactuca*, Chlorophyta). *Bioresource technology*, 146: 426-435.
- Stegenga, H., Bolton, J.J. & Anderson, R.J. 1997. *Seaweeds of the South African west coast*. pp. [2] + 1-655. Cape Town: Bolus Herbarium, University of Cape Town.
- Steinhagen, S., Weinberger, F. & Karez, R. 2019a. Molecular analysis of *Ulva compressa* (Chlorophyta, Ulvales) reveals its morphological plasticity, distribution and potential invasiveness on German North Sea and Baltic Sea coasts. *European Journal of Phycology* 54: 102-114.
- Steinhagen, S., Barco, A., Wichard, T., & Weinberger, F. 2019b. Conspecificity of the model organism *Ulva mutabilis* and *Ulva compressa* (Ulvophyceae, Chlorophyta). *Journal of Phycology* 55: 25-36.
- Suzuki, S., Yamaguchi, H., Hiraoka, M. & Kawachi, M. 2018. Mitochondrial and chloroplast genome sequences of *Ulva ohnoi*, a green-tide-forming macroalga in the Southern coastal regions of Japan. *Mitochondrial DNA B Resources* 3: 765-7.
- Swofford D. 2002. PAUP 4.0 b10: phylogenetic analysis using parsimony. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Széchy, M.T.M., Filho, G.M.A., Cassano, V., De Paula, J.C., Barreto, M.B.B., Reis, R.P., Marins-Rosa, B.V. & Moreira, F.M. 2005. Levantamento florístico das macroalgas da baía de Sepetiba e adjacências, RJ: ponto de partida para o programa GloBallast no Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19: 587-59.

- Tamura, K., G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski and S. Kumar. 2013. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* 30: 2725–2729.
- Tan, I.H., Blomster, J., Hansen, G., Leskinen, E., Maggs, C.A., Mann, A., Sluiman, H.J. & Stanhope, M. J. 1999. Molecular phylogenetic evidence for a reversible morphogenetic switch controlling the gross morphology of two common genera of green seaweeds, *Ulva* and *Enteromorpha*. *Molecular Biology and Evolution* 16: 1011-1018.
- Tanner, C.E. 1980. *Chloropelta* gen. nov., an ulvaceous green alga with a different type of development. *Journal of Phycology* 16: 128-137.
- Taouil, A. & Yoneshigue-Valentin, Y. 2002. Alterações na composição florística das algas da Praia de Boa Viagem (Niterói, RJ). *Revista Brasileira de Botânica* 25: 405-412.
- Taylor, W. R. 1928. *The marine algae of Florida with special reference to the Dry Tortugas* (No. 589.3. T247). Carnegie Institution of Washington.
- Taylor, W. R. 1930a. Algae collected on the Hassler, Albatross and Schmitt expeditions: I. Marine Algae from Brazil. *American Journal of Botany* 17: 627-634.
- Taylor, W. R. 1930b. Note on marine algae from São Paulo, Brazil. *American Journal of Botany* 17: 635.
- Taylor, W. R. 1931. A synopsis of the marine algae from Brazil. *Revue Algology* 5: 279-313.
- Taylor, W. R. 1960. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. Univ. Mich. Press. *Ann Arbor, 19631*.
- Teixeira, V.L., Pereira, R.C., Júnior, A.N.M., Leitão Filho, C.A.R. 1987. Seasonal variations in infralittoral seaweed communities under a pollution gradient in Baía de Guanabara, Rio de Janeiro (Brazil). *Ciência e Cultura* 39: 423–428.
- Thivy, F. & Sharma, H.C. 1966. *Ulva beytensis* spec. nov., from Gujarat, India. *Current Science* 35: 150-151.
- Thuret, G. 1850. Recherches sur les zoospores des algues et les anthéridies des cryptogames. *Annales des Sciences Naturelles, séries 3, Botanique* 14: 214-260, pls 16-31.
- Trivedi, N., Gupta, V., Reddy, C. R. K., & Jha, B. 2013. Enzymatic hydrolysis and production of bioethanol from common macrophytic green alga *Ulva fasciata* Delile. *Bioresource Technology*, 150: 106-112.

- Ugadim, Y. 1973. Algas marinhas bentônicas do litoral sul do Estado de São Paulo e do litoral do Estado do Paraná. i Divisão Chlorophyta. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 11-77.
- Wan, A.H.L., Wilkes, R.J., Heesch, S., Bermejo, R., Johnson, M.P. & Morrison, L. 2017. Assessment and characterisation of Ireland's green tides (*Ulva* species). *PLoS ONE* 12:1: e0169049.
- Wichard, T., Charrier, B., Mineur, F., Bothwell, J. H., Clerck, O. D., & Coates, J. C. 2015. The green seaweed *Ulva*: a model system to study morphogenesis. *Frontiers in Plant Science* 6: 72.
- Wichard, T., & Oertel, W. 2010. Gametogenesis and gamete release of *Ulva mutabilis* and *Ulva lactuca* (Chlorophyta): regulatory effects and chemical characterization of the "swarming inhibitor" 1. *Journal of Phycology* 46: 248-259.
- Wolf, M. A., Sciuto, K., Andreoli, C., & Moro, I. 2012. *Ulva* (Chlorophyta, Ulvales) biodiversity in the North Adriatic Sea (Mediterranean, Italy): cryptic species and new introductions. *Journal of Phycology* 48: 1510-1521.
- Xie, W.F., Wu, C.H., Zhao, J., Lin, X.Y. & Jiang, P. 2020. New records of *Ulva* spp. (Ulvophyceae, Chlorophyta) in China, with special reference to an unusual morphology of *U. meridionalis* forming green tides. *European Journal of Phycology* 55: 412-425.
- Yoneshigue-Braga, Y. 1970. *Flora marinha bentônica da Baía de Guanabara e cercanias*. Instituto de Pesquisas da Marinha, Ministério da Marinha.
- Yoneshigue, Y. 1985. *Taxonomie et ecologie des algues marines dans la région de Cabo Frio (Rio de Janeiro, Brésil)*. Thèse Docteur D' Etat-Sciences, Université d' Aix-Marseille II, Marseille, 466 p.
- Yoshida, G., Uchimura, M., & Hiraoka, M. 2015. Persistent occurrence of floating *Ulva* green tide in Hiroshima Bay, Japan: seasonal succession and growth patterns of *Ulva pertusa* and *Ulva* spp. (Chlorophyta, Ulvales). *Hydrobiologia* 758: 223-233.
- Zaixso, A. L. B. 1996. Macroalgas de interés económico: cultivo, manejo, industrialización. In: Ferrario, M. & SAR, E. (Eds.) *Utilización de las algas marinas. La Plata (Argentina)*. Universidad Nacional de la Plata, p.15-55.
- Zeller, G. 1876. *Algae Brasilienses*. IN WARMING, F., ed. *Symbolae ad floran brasiliae centralis*.

## 9. Anexos

**Tabela 2.** Lista dos locais de coleta com seus respectivos dados e amostras sequenciadas.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcl
RJ01	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Copacabana	Rio de Janeiro, RJ	12/01/2019	V. Cassano	22°59'09''S 43°11'02''W	-	-
RJ02	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Copacabana	Rio de Janeiro, RJ	12/01/2019	V. Cassano	22°59'09''S 43°11'02''W	-	-
RJ03	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Copacabana	Rio de Janeiro, RJ	12/01/2019	V. Cassano	22°59'09''S 43°11'02''W	-	-
RJ04	<i>Ulva aragoënsis</i>	Praia de Copacabana	Rio de Janeiro, RJ	12/01/2019	V. Cassano	22°59'09''S 43°11'02''W	x	-
RJ05	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Copacabana	Rio de Janeiro, RJ	12/01/2019	V. Cassano	22°59'09''S 43°11'02''W	x	-
RJ06	<i>Ulva aragoënsis</i>	Praia de Copacabana	Rio de Janeiro, RJ	12/01/2019	V. Cassano	22°59'09''S 43°11'02''W	x	-
RJ07	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Copacabana	Rio de Janeiro, RJ	12/01/2019	V. Cassano	22°59'09''S 43°11'02''W	x	-
RJ08	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Copacabana	Rio de Janeiro, RJ	12/01/2019	V. Cassano	22°59'09''S 43°11'02''W	-	-
RJ09	<i>Ulva tepida</i>	Praia do Arpoador	Rio de Janeiro, RJ	12/01/2019	V. Cassano	22°59'22''S 43°11'32''W	x	-
RJ10	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Arpoador	Rio de Janeiro, RJ	12/01/2019	V. Cassano	22°59'22''S 43°11'32''W	-	-
RJ11	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do Arpoador	Rio de Janeiro, RJ	12/01/2019	V. Cassano	22°59'22''S 43°11'32''W	x	-
RJ12	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do Arpoador	Rio de Janeiro, RJ	12/01/2019	V. Cassano	22°59'22''S 43°11'32''W	-	-
RJ13	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Arpoador	Rio de Janeiro, RJ	12/01/2019	V. Cassano	22°59'22''S 43°11'32''W	-	-
RJ14	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°54'32''S 43°07'51''W	-	-
RJ15	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°54'32''S 43°07'51''W	-	-

Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcL
RJ16	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°54'32''S 43°07'51''W	-	-
RJ17	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°54'32''S 43°07'51''W	-	-
RJ18	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°54'32''S 43°07'51''W	-	-
RJ19	<i>Ulva ohnoi</i>	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°54'32''S 43°07'51''W	x	x
RJ20	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°54'32''S 43°07'51''W	x	x
RJ21	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°54'32''S 43°07'51''W	x	-
RJ22	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°54'32''S 43°07'51''W	x	-
RJ23	<i>Ulva tanneri</i>	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°54'32''S 43°07'51''W	x	x
RJ24	<i>Ulva torta</i>	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31''S 43°02'17''W	x	x
RJ25	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31''S 43°02'17''W	-	-
RJ26	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31''S 43°02'17''W	-	-
RJ27	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31''S 43°02'17''W	-	-
RJ28	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31''S 43°02'17''W	-	-
RJ29	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31''S 43°02'17''W	-	-
RJ30	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31''S 43°02'17''W	-	-

Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbCL
RJ31	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31''S 43°02'17''W	-	-
RJ32	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31''S 43°02'17''W	x	-
RJ33	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31''S 43°02'17''W	x	-
RJ34	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31''S 43°02'17''W	x	-
RJ35	<i>Ulva tepida</i>	Praia de Itaipu	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'25''S 43°02'46''W	x	-
RJ36	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itaipu	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'25''S 43°02'46''W	-	-
RJ37	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itaipu	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'25''S 43°02'46''W	-	-
RJ38	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itaipu	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'25''S 43°02'46''W	-	-
RJ39	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itaipu	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'25''S 43°02'46''W	-	-
RJ40	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itaipu	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'25''S 43°02'46''W	-	-
RJ41	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Itaipu	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'25''S 43°02'46''W	x	-
RJ42	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Itaipu	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'25''S 43°02'46''W	x	-
RJ43	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Itaipu	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'25''S 43°02'46''W	x	-
RJ44	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Itaipu	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'25''S 43°02'46''W	x	-
RJ45	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Itaipu	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'25''S 43°02'46''W	x	-
RJ46	<i>Ulva tepida</i>	Praia de Itaipu	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'25''S 43°02'46''W	x	-

Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcL
RJ47	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Itaipu	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'25"S 43°02'46"W	x	-
RJ48	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31"S 43°02'17"W	-	-
RJ49	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31"S 43°02'17"W	-	-
RJ50	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31"S 43°02'17"W	-	-
RJ51	<i>Ulva tanneri</i>	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31"S 43°02'17"W	x	-
RJ52	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31"S 43°02'17"W	-	-
RJ53	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	19/01/2019	V. Cassano & J.C.De-Paula	22°58'31"S 43°02'17"W	-	-
ES54	<i>Ulva</i> sp. 2	Praia dos Castelhanos	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°49'58"S 40°37'14"W	x	-
ES55	<i>Ulva</i> sp.	Praia dos Castelhanos	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°49'58"S 40°37'14"W	-	-
ES56	<i>Ulva</i> sp.	Praia dos Castelhanos	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°49'58"S 40°37'14"W	-	-
ES57	<i>Ulva</i> sp.	Praia dos Castelhanos	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°49'58"S 40°37'14"W	-	-
ES58	<i>Ulva</i> sp.	Praia dos Castelhanos	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°49'58"S 40°37'14"W	-	-
ES59	<i>Ulva</i> sp.	Praia dos Castelhanos	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°49'58"S 40°37'14"W	-	-
ES60	<i>Ulva ohnoi</i>	Praia dos Castelhanos	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°49'58"S 40°37'14"W	x	-
ES61	<i>Ulva</i> sp.	Praia dos Castelhanos	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°49'58"S 40°37'14"W	-	-
ES62	<i>Ulva ohnoi</i>	Praia dos Castelhanos	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°49'58"S 40°37'14"W	x	x
ES63	<i>Ulva</i> sp.	Praia dos Castelhanos	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°49'58"S 40°37'14"W	-	-

## Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbCL
ES64	<i>Ulva</i> sp.	Praia dos Castelhanos	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°49'58''S 40°37'14''W	-	-
ES65	<i>Ulva ohnoi</i>	Praia dos Castelhanos	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°49'58''S 40°37'14''W	x	x
ES66	<i>Ulva</i> sp.	Praia dos Castelhanos	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°49'58''S 40°37'14''W	-	-
ES67	<i>Ulva</i> sp.	Praia dos Castelhanos	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°49'58''S 40°37'14''W	-	-
ES68	<i>Ulva</i> sp.	Praia dos Castelhanos	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°49'58''S 40°37'14''W	-	-
ES69	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Parati	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°48'19''S 40°36'07''W	-	-
ES70	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Parati	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°48'19''S 40°36'07''W	-	-
ES71	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Parati	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°48'19''S 40°36'07''W	-	-
ES72	<i>Ulva tepida</i>	Praia de Parati	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°48'19''S 40°36'07''W	x	-
ES73	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Parati	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°48'19''S 40°36'07''W	-	-
ES74	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Parati	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°48'19''S 40°36'07''W	-	-
ES75	<i>Ulva ohnoi</i>	Praia de Parati	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°48'19''S 40°36'07''W	-	-
ES76	<i>Ulva</i> sp.	Praia de Parati	Anchieta, ES	20/03/2019	V. Cassano	20°48'19''S 40°36'07''W	-	-
ES77	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do Kalifa	Fundão, ES	21/03/2019	V. Cassano	20°01'30''S 40°09'29''W	x	x
ES78	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Kalifa	Fundão, ES	21/03/2019	V. Cassano	20°01'30''S 40°09'29''W	-	-
ES79	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Kalifa	Fundão, ES	21/03/2019	V. Cassano	20°01'30''S 40°09'29''W	-	-
ES80	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Kalifa	Fundão, ES	21/03/2019	V. Cassano	20°01'30''S 40°09'29''W	-	-

## Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcL
ES81	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Kalifa	Fundão, ES	21/03/2019	V. Cassano	20°01'30''S 40°09'29''W	-	-
ES82	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Kalifa	Fundão, ES	21/03/2019	V. Cassano	20°01'30''S 40°09'29''W	-	-
ES83	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Kalifa	Fundão, ES	21/03/2019	V. Cassano	20°01'30''S 40°09'29''W	-	-
ES84	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Kalifa	Fundão, ES	21/03/2019	V. Cassano	20°01'30''S 40°09'29''W	-	-
ES85	<i>Ulva ohnoi</i>	Praia do Kalifa	Fundão, ES	21/03/2019	V. Cassano	20°01'30''S 40°09'29''W	x	-
ES86	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Kalifa	Fundão, ES	21/03/2019	V. Cassano	20°01'30''S 40°09'29''W	-	-
ES87	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Kalifa	Fundão, ES	21/03/2019	V. Cassano	20°01'30''S 40°09'29''W	-	-
ES88	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Kalifa	Fundão, ES	21/03/2019	V. Cassano	20°01'30''S 40°09'29''W	-	-
ES89	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Kalifa	Fundão, ES	21/03/2019	V. Cassano	20°01'30''S 40°09'29''W	-	-
ES90	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Kalifa	Fundão, ES	21/03/2019	V. Cassano	20°01'30''S 40°09'29''W	-	-
ES91	<i>Ulva compressa</i>	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	x	x
ES92	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES93	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES94	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES95	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-

Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcl
ES96	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES97	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES98	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES99	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES100	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES101	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES102	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES103	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES104	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES105	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES106	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES107	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES108	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-

## Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbCL
ES109	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES110	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES111	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES112	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES113	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Enseada das Garças	Fundão, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°01'52''S 40°09'31''W	-	-
ES114	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Laripe	Serra, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°11'10''S 40°11'27''W	-	-
ES115	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Laripe	Serra, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°11'10''S 40°11'27''W	-	-
ES116	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Laripe	Serra, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°11'10''S 40°11'27''W	-	-
ES117	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Laripe	Serra, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°11'10''S 40°11'27''W	-	-
ES118	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Laripe	Serra, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°11'10''S 40°11'27''W	-	-
ES119	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Laripe	Serra, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°11'10''S 40°11'27''W	-	-
ES120	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Laripe	Serra, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°11'10''S 40°11'27''W	-	-
ES121	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Laripe	Serra, ES	22/03/2019	V. Cassano	20°11'10''S 40°11'27''W	-	-
SP122	<i>Ulva ohnoi</i>	Praia das Cigarras	São Sebastião, SP	06/04/2019	V. Cassano	23°43'44''S 45°23'58''W	x	x
SP123	<i>Ulva tepida</i>	Praia das Cigarras	São Sebastião, SP	06/04/2019	V. Cassano	23°43'44''S 45°23'58''W	x	-

## Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcl
SP124	<i>Ulva</i> sp.	Praia das Cigarras	São Sebastião, SP	06/04/2019	V. Cassano	23°43'44''S 45°23'58''W	-	-
SP125	<i>Ulva</i> sp.	Praia das Cigarras	São Sebastião, SP	06/04/2019	V. Cassano	23°43'44''S 45°23'58''W	-	-
SP126	<i>Ulva</i> sp.	Praia das Cigarras	São Sebastião, SP	06/04/2019	V. Cassano	23°43'44''S 45°23'58''W	-	-
SP127	<i>Ulva</i> sp.	Praia das Cigarras	São Sebastião, SP	06/04/2019	V. Cassano	23°43'44''S 45°23'58''W	-	-
SP128	<i>Ulva</i> sp.	Praia das Cigarras	São Sebastião, SP	06/04/2019	V. Cassano	23°43'44''S 45°23'58''W	-	-
SP129	<i>Ulva</i> sp.	Praia das Cigarras	São Sebastião, SP	06/04/2019	V. Cassano	23°43'44''S 45°23'58''W	-	-
SP130	<i>Ulva</i> sp.	Praia das Cigarras	São Sebastião, SP	06/04/2019	V. Cassano	23°43'44''S 45°23'58''W	-	-
SP131	<i>Ulva</i> sp.	Praia das Cigarras	São Sebastião, SP	06/04/2019	V. Cassano	23°43'44''S 45°23'58''W	-	-
SP132	<i>Ulva</i> sp.	Praia das Cigarras	São Sebastião, SP	06/04/2019	V. Cassano	23°43'44''S 45°23'58''W	-	-
SP133	<i>Ulva</i> sp.	Praia das Cigarras	São Sebastião, SP	06/04/2019	V. Cassano	23°43'44''S 45°23'58''W	-	-
SP134	<i>Ulva</i> sp.	Praia das Cigarras	São Sebastião, SP	06/04/2019	V. Cassano	23°43'44''S 45°23'58''W	-	-
SP135	<i>Ulva lactuca</i>	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04- 05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	x	-
SP136	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04- 05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-
SP137	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04- 05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-

## Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcl
SP138	<i>Ulva ohnoi</i>	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	x	-
SP139	<i>Ulva tepida</i>	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	x	x
SP140	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-
SP141	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-
SP142	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-
SP143	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-
SP144	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-
SP145	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-
SP146	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-

## Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcL
SP147	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-
SP148	<i>Ulva tepida</i>	Rio Escuro	Ubatuba, SP	04/06/2019	M. T. Fujii	23°30'40''S 45°24'18''W	x	x
SP149	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-
SP150	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-
SP151	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-
SP152	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-
SP153	<i>Ulva ohnoi</i>	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	x	-
SP154	<i>Ulva chaugulii</i>	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	x	x
SP155	<i>Ulva lactuca</i>	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	x	-

## Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcl
SP156	<i>Ulva lactuca</i>	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	x	-
SP157	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-
SP158	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-
SP159	<i>Ulva</i> sp.	Praia Vermelha do Sul	Ubatuba, SP	04-05/06/2019	M. T. Fujii, F. Nauer, I. L. G. Cavalcanti, H. R. Fragoso & V.A.R.Carneiro	23°30'40''S 45°24'18''W	-	-
SP160	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do Engenho	Ilha Anchieta, SP	18/08/2019	B. Sandy	23°26'02''S 45°04'15''W	x	-
SP161	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Engenho	Ilha Anchieta, SP	18/08/2019	B. Sandy	23°26'02''S 45°04'15''W	-	-
SP162	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Engenho	Ilha Anchieta, SP	18/08/2019	B. Sandy	23°26'02''S 45°04'15''W	-	-
SP163	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Engenho	Ilha Anchieta, SP	18/08/2019	B. Sandy	23°26'02''S 45°04'15''W	-	-
SP164	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Engenho	Ilha Anchieta, SP	18/08/2019	B. Sandy	23°26'02''S 45°04'15''W	-	-
SP165	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do Engenho	Ilha Anchieta, SP	18/08/2019	B. Sandy	23°26'02''S 45°04'15''W	-	x
SP166	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Engenho	Ilha Anchieta, SP	18/08/2019	B. Sandy	23°26'02''S 45°04'15''W	-	-
SP167	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Engenho	Ilha Anchieta, SP	18/08/2019	B. Sandy	23°26'02''S 45°04'15''W	-	-
SP168	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Engenho	Ilha Anchieta, SP	18/08/2019	B. Sandy	23°26'02''S 45°04'15''W	-	-

## Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcL
SP169	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Engenho	Ilha Anchieta, SP	18/08/2019	B. Sandy	23°26'02"S 45°04'15"W	-	-
SP170	<i>Ulva</i> sp.	Praia Preta	São Sebastião, SP	30/10/2019	S. Neto	23°46'18"S 45°42'40"W	-	-
SP171	<i>Ulva</i> sp.	Praia Preta	São Sebastião, SP	30/10/2019	S. Neto	23°46'18"S 45°42'40"W	-	-
SP172	<i>Ulva</i> sp.	Praia Preta	São Sebastião, SP	30/10/2019	S. Neto	23°46'18"S 45°42'40"W	-	-
SP173	<i>Ulva</i> sp.	Praia Preta	São Sebastião, SP	30/10/2019	S. Neto	23°46'18"S 45°42'40"W	-	-
SP174	<i>Ulva</i> sp.	Praia Grande	São Sebastião, SP	31/10/2019	S. Neto	23°49'10"S 45°42'40"W	-	-
SP175	<i>Ulva</i> sp.	Praia Grande	São Sebastião, SP	31/10/2019	S. Neto	23°49'10"S 45°42'40"W	-	-
SP176	<i>Ulva</i> sp.	Praia Grande	São Sebastião, SP	31/10/2019	S. Neto	23°49'10"S 45°42'40"W	-	-
SP177	<i>Ulva</i> sp.	Praia Grande	São Sebastião, SP	31/10/2019	S. Neto	23°49'10"S 45°42'40"W	-	-
SP178	<i>Ulva tepida</i>	Praia Preta	São Sebastião, SP	30/10/2019	S. Neto	23°46'18"S 45°42'40"W	x	-
SP179	<i>Ulva</i> sp.	Praia Preta	São Sebastião, SP	30/10/2019	S. Neto	23°46'18"S 45°42'40"W	-	-
SP180	<i>Ulva</i> sp.	Praia Grande	São Sebastião, SP	31/10/2019	S. Neto	23°49'10"S 45°42'40"W	-	-
SP181	<i>Ulva</i> sp.	Praia Grande	São Sebastião, SP	31/10/2019	S. Neto	23°49'10"S 45°42'40"W	-	-
RJ182	<i>Ulva</i> sp.	Praia Rasa	Armação de Búzios, RJ	18/03/2018	V. Cassano	22°44'04"S 41°57'29"W	-	-
RJ183	<i>Ulva</i> sp.	Praia Rasa	Armação de Búzios, RJ	18/03/2018	V. Cassano	22°44'04"S 41°57'29"W	-	-
SP184	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Peres	Ubatuba, SP	18/01/2019	M. T. Fujii	23°52'95"S 45°18'06"W	-	-
SP185	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Oeste	Ubatuba, SP	18/01/2019	M. T. Fujii	23°52'58"S 45°18'86"W	-	-

## Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcl
SP186	<i>Ulva</i> sp.	Praia da Lagoinha	Ubatuba, SP	16/01/2019	M. T. Fujii	23°51'98"S 45°19'81"W	-	-
SP187	<i>Ulva</i> sp.	Praia Domingas Dias	Ubatuba, SP	03/09/2019	L. Soares	23°49'78"S 45°14'47"W	-	-
SP188	<i>Ulva lactuca</i>	Praia Domingas Dias	Ubatuba, SP	03/09/2019	L. Soares	23°49'78"S 45°14'47"W	-	x
SP189	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do Lamberto	Ubatuba, SP	18/07/2019	L. Soares	23°50'08"S 45°11'88"W	-	x
SP190	<i>Ulva tepida</i>	Praia do José Menino, Emissário Submarino de Santos	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'20"S 46°21'01"W	x	-
SP191	<i>Ulva tepida</i>	Praia do José Menino, Emissário Submarino de Santos	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'20"S 46°21'01"W	x	-
SP192	<i>Ulva aragoënsis</i>	Praia do José Menino, Emissário Submarino de Santos	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'20"S 46°21'01"W	x	x
SP193	<i>Ulva tepida</i>	Praia do José Menino, Emissário Submarino de Santos	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'20"S 46°21'01"W	x	-
SP194	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do José Menino, Emissário Submarino de Santos	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'20"S 46°21'01"W	x	-
SP195	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do José Menino, Emissário Submarino de Santos	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'20"S 46°21'01"W	x	x

## Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcl
SP196	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do José Menino, Emissário Submarino de Santos	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'20''S 46°21'01''W	x	-
SP197	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do José Menino, Emissário Submarino de Santos	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'20''S 46°21'01''W	x	-
SP198	<i>Ulva</i> sp.	Praia do José Menino, Emissário Submarino de Santos	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'20''S 46°21'01''W	-	-
SP199	<i>Ulva</i> sp.	Praia do José Menino, Emissário Submarino de Santos	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'20''S 46°21'01''W	-	-
SP200	<i>Ulva tepida</i>	Praia do José Menino, Emissário Submarino de Santos	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'20''S 46°21'01''W	x	x
SP201	<i>Ulva chaugulii</i>	Praia do José Menino, Emissário Submarino de Santos	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'20''S 46°21'01''W	-	-
SP202	<i>Ulva</i> cf. <i>ohnoi</i>	Ilha de Urubuqueçaba	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'22''S 46°21'11''W	-	-
SP203	<i>Ulva ohnoi</i>	Ilha de Urubuqueçaba	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'22''S 46°21'11''W	x	-
SP204	<i>Ulva tepida</i>	Ilha de Urubuqueçaba	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'22''S 46°21'11''W	x	-
SP205	<i>Ulva tepida</i>	Ilha de Urubuqueçaba	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'22''S 46°21'11''W	x	-

Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcL
SP206	<i>Ulva tepida</i>	Praia do José Menino, Canal 1	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'09''S 46°20'44''W	x	-
SP207	<i>Ulva sp.1</i>	Praia do José Menino, Canal 1	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'09''S 46°20'44''W	x	-
SP208	<i>Ulva sp.1</i>	Praia do José Menino, Canal 1	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'09''S 46°20'44''W	x	-
SP209	<i>Ulva sp.</i>	Praia do José Menino, Canal 1	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'09''S 46°20'44''W	-	-
SP210	<i>Ulva sp.1</i>	Praia do Boqueirão, Canal 3	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'18''S 46°19'46''W	x	-
SP211	<i>Ulva tepida</i>	Praia do Boqueirão, Canal 3	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'18''S 46°19'46''W	x	X
SP212	<i>Ulva ohnoi</i>	Praia do Embaré, Canal 5	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'43''S 46°18'58''W	x	-
SP213	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do Embaré, Canal 5	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'43''S 46°18'58''W	x	-
SP214	<i>Ulva aragoënsis</i>	Praia do Embaré, Canal 5	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'43''S 46°18'58''W	x	-
SP215	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do Embaré, Canal 5	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'43''S 46°18'58''W	x	-
SP216	<i>Ulva aragoënsis</i>	Praia do Embaré, Barco Naufragado	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'35''S 46°19'09''W	x	x
SP217	<i>Ulva aragoënsis</i>	Praia do Embaré, Barco Naufragado	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'35''S 46°19'09''W	x	-
SP218	<i>Ulva tepida</i>	Praia do Embaré, Barco Naufragado	Santos, SP	26/09/2019	V. A. R. Carneiro & R. Oliveira	23°58'35''S 46°19'09''W	x	-

## Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcl
SP219	<i>Ulva</i> sp.	Ilha do Mar Casado	Guarujá, SP	27/09/2019	V. A. R. Carneiro, R. Oliveira & M. H. O. Pinto	23°58'18''S 46°11'13''W	-	-
SP220	<i>Ulva</i> sp.	Ilha do Mar Casado	Guarujá, SP	27/09/2019	V. A. R. Carneiro, R. Oliveira & M. H. O. Pinto	23°58'18''S 46°11'13''W	-	-
SP221	<i>Ulva</i> sp.	Ilha do Mar Casado	Guarujá, SP	27/09/2019	V. A. R. Carneiro, R. Oliveira & M. H. O. Pinto	23°58'18''S 46°11'13''W	-	-
SP222	<i>Ulva tepida</i>	Ilha do Mar Casado	Guarujá, SP	27/09/2019	V. A. R. Carneiro, R. Oliveira & M. H. O. Pinto	23°58'18''S 46°11'13''W	x	-
SP223	<i>Ulva chaugulii</i>	Ilha do Mar Casado	Guarujá, SP	27/09/2019	V. A. R. Carneiro, R. Oliveira & M. H. O. Pinto	23°58'18''S 46°11'13''W	-	x
SP224	<i>Ulva lactuca</i>	Ilha do Mar Casado	Guarujá, SP	27/09/2019	V. A. R. Carneiro, R. Oliveira & M. H. O. Pinto	23°58'18''S 46°11'13''W	x	-
SP225	<i>Ulva ohnoi</i>	Ilha do Mar Casado	Guarujá, SP	27/09/2019	V. A. R. Carneiro, R. Oliveira & M. H. O. Pinto	23°58'18''S 46°11'13''W	x	-
SP226	<i>Ulva lactuca</i>	Ilha do Mar Casado	Guarujá, SP	27/09/2019	V. A. R. Carneiro, R. Oliveira & M. H. O. Pinto	23°58'18''S 46°11'13''W	x	-
SP227	<i>Ulva ohnoi</i>	Ilha do Mar Casado	Guarujá, SP	27/09/2019	V. A. R. Carneiro, R. Oliveira & M. H. O. Pinto	23°58'18''S 46°11'13''W	x	-
SP228	<i>Ulva</i> sp.	Ilha do Mar Casado	Guarujá, SP	27/09/2019	V. A. R. Carneiro, R. Oliveira & M. H. O. Pinto	23°58'18''S 46°11'13''W	-	-

## Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbCL
SP229	<i>Ulva tepida</i>	Praia do Mar Casado	Guarujá, SP	27/09/2019	V. A. R. Carneiro, R. Oliveira & M. H. O. Pinto	23°58'18''S 46°11'13''W	x	-
SP230	<i>Ulva tepida</i>	Praia do Mar Casado	Guarujá, SP	27/09/2019	V. A. R. Carneiro, R. Oliveira & M. H. O. Pinto	23°58'18''S 46°11'13''W	x	-
SP231	<i>Ulva chaugulii</i>	Praia do Mar Casado	Guarujá, SP	27/09/2019	V. A. R. Carneiro, R. Oliveira & M. H. O. Pinto	23°58'18''S 46°11'13''W	x	x
SP232	<i>Ulva chaugulii</i>	Praia do Mar Casado	Guarujá, SP	27/09/2019	V. A. R. Carneiro, R. Oliveira & M. H. O. Pinto	23°58'18''S 46°11'13''W	x	x
SP233	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Mar Casado	Guarujá, SP	27/09/2019	V. A. R. Carneiro, R. Oliveira & M. H. O. Pinto	23°58'18''S 46°11'13''W	-	-
RJ234	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do Sossego	Niterói, RJ	11/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'28''S 43°04'12''W	x	-
RJ235	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do Sossego	Niterói, RJ	11/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'28''S 43°04'12''W	x	-
RJ236	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do Sossego	Niterói, RJ	11/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'28''S 43°04'12''W	x	-
RJ237	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Sossego	Niterói, RJ	11/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'28''S 43°04'12''W	-	-
RJ238	<i>Ulva</i> sp.	Praia do Sossego	Niterói, RJ	11/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'28''S 43°04'12''W	-	-

## Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcl
RJ239	<i>Ulva sp.</i>	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°54'32''S 43°07'51''W	-	-
RJ240	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°54'32''S 43°07'51''W	x	x
RJ241	<i>Ulva ohnoi</i>	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°54'32''S 43°07'51''W	x	-
RJ242	<i>Ulva tepida</i>	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°54'32''S 43°07'51''W	x	-
RJ243	<i>Ulva tanneri</i>	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°54'32''S 43°07'51''W	-	x
RJ244	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°54'32''S 43°07'51''W	x	-
RJ245	<i>Ulva tanneri</i>	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°54'32''S 43°07'51''W	-	x
RJ246	<i>Ulva tepida</i>	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°54'32''S 43°07'51''W	x	-
RJ247	<i>Ulva ohnoi</i>	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°54'32''S 43°07'51''W	x	-
RJ248	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°54'32''S 43°07'51''W	x	-
RJ249	<i>Ulva ohnoi</i>	Praia de Boa Viagem	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°54'32''S 43°07'51''W	x	-

## Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcl
RJ250	<i>Ulva sp.</i>	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°58'31''S 43°02'17''W	-	-
RJ251	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°58'31''S 43°02'17''W	x	x
RJ252	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°58'31''S 43°02'17''W	x	-
RJ253	<i>Ulva sp.</i>	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°58'31''S 43°02'17''W	-	-
RJ254	<i>Ulva lactuca</i>	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°58'31''S 43°02'17''W	x	-
RJ255	<i>Ulva ohnoi</i>	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°58'31''S 43°02'17''W	x	x
RJ256	<i>Ulva torta</i>	Praia de Itacoatiara	Niterói, RJ	10/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°58'31''S 43°02'17''W	x	-
RJ257	<i>Ulva lactuca</i>	Praia Rasa	Armação dos Búzios, RJ	09/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	x	-
RJ258	<i>Ulva sp.</i>	Praia Rasa	Armação dos Búzios, RJ	09/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	-	-
RJ259	<i>Ulva ohnoi</i>	Praia Rasa	Armação dos Búzios, RJ	09/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	x	-
RJ260	<i>Ulva lactuca</i>	Praia Rasa	Armação dos Búzios, RJ	09/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	x	x

## Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcl
RJ261	<i>Ulva lactuca</i>	Praia Rasa	Armação dos Búzios, RJ	09/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	x	-
RJ262	<i>Ulva lactuca</i>	Praia Rasa	Armação dos Búzios, RJ	09/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	x	-
RJ263	<i>Ulva lactuca</i>	Praia Rasa	Armação dos Búzios, RJ	09/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	x	-
RJ264	<i>Ulva lactuca</i>	Praia Rasa	Armação dos Búzios, RJ	09/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	x	x-
RJ265	<i>Ulva sp.</i>	Praia Rasa	Armação dos Búzios, RJ	09/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	-	-
RJ266	<i>Ulva ohnoi</i>	Praia Rasa	Armação dos Búzios, RJ	09/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	x	-
RJ267	<i>Ulva sp.</i>	Praia Rasa	Armação dos Búzios, RJ	09/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	-	-
RJ268	<i>Ulva sp.</i>	Praia Rasa	Armação dos Búzios, RJ	09/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	-	-
RJ269	<i>Ulva lactuca</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ270	<i>Ulva tepida</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ271	<i>Ulva lactuca</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-

Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcl
RJ272	<i>Ulva lactuca</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ273	<i>Ulva tepida</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ274	<i>Ulva tepida</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ275	<i>Ulva lactuca</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ276	<i>Ulva</i> sp.	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	-	-
RJ277	<i>Ulva lactuca</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ278	<i>Ulva tepida</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ279	<i>Ulva lactuca</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ280	<i>Ulva lactuca</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ281	<i>Ulva lactuca</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ282	<i>Ulva lactuca</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-

Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbCL
RJ283	<i>Ulva lactuca</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ284	<i>Ulva</i> sp.	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	-	-
RJ285	<i>Ulva lactuca</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ286	<i>Ulva lactuca</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ287	<i>Ulva tepida</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ288	<i>Ulva</i> cf. <i>tepida</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	-	-
RJ289	<i>Ulva</i> cf. <i>tepida</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	-	-
RJ290	<i>Ulva lactuca</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ291	<i>Ulva lactuca</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	-
RJ292	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do Pontal	Rio de Janeiro, RJ	12/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	x	-
RJ293	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do Pontal	Rio de Janeiro, RJ	12/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	x	-
RJ294	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do Pontal	Rio de Janeiro, RJ	12/10/2019	V.A.R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	x	-

## Continuação da Tabela 2.

Código da amostra	Espécie	Local da coleta	Cidade	Data da coleta	Coletor (es)	Coordenadas geográficas	tufA	rbcL
RJ295	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do Pontal	Rio de Janeiro, RJ	12/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	x	-
RJ296	<i>Ulva lactuca</i>	Praia do Pontal	Rio de Janeiro, RJ	12/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°44'04''S 41°57'29''W	x	-
RJ7C	<i>Ulva lactuca</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	x
RJ7D	<i>Ulva tepida</i>	Prainha	Arraial do Cabo, RJ	08/10/2019	V. A. R. Carneiro & N. T. Martins	22°57'22''S 42°01'35''W	x	x

**Tabela 4.** Listagem das sequências de *tufA* obtidas do GenBank usadas nas análises moleculares. - LT: Localidade tipo.

<b>Táxon</b>	<b>Local da coleta</b>	<b>Código do Genbank</b>	<b>Referência</b>
<i>Umbraulva japonica</i>	Japão, Hyogo, Yura	LC507141	Kawai <i>et al.</i> 2021
<i>Umb. kuaweuweu</i>	EUA, Havaí	KT932970	Spalding <i>et al.</i> 2016
<i>Umb. dangeardii</i>	Itália, Messina, Torre Faro	MF172091	Miladi <i>et al.</i> 2018
<i>Ulva aragoënsis</i> (como <i>U. mediterranea</i> )	Israel	MG976875	Krupnik <i>et al.</i> 2018
<i>U. aragoënsis</i>	EUA, Texas, South Padre Island	MT859811	Melton & López Bautista 2020
<i>U. aragoënsis</i>	EUA, Texas, South Padre Island	MT859793	Melton & López Bautista 2020
<i>U. arasaki</i>	Coreia do Sul, Ilha de Jeju	MK992104	Kang <i>et al.</i> 2019
<i>U. arasaki</i>	Japão - LT	AB561079	Matsumoto <i>et al.</i> 2011
<i>U. australis</i>	Austrália - LT	KF195528	Lawton <i>et al.</i> 2013
<i>U. australis</i>	Itália, Mar Adriático	HE600190	Wolf <i>et al.</i> 2012
<i>U. beytensis</i>	Índia	KC661441	Gupta <i>et al.</i> (não publicado)
<i>U. californica</i>	EUA, Baía Falsa, Ilha de San Juan	AY454401	O'Kelly <i>et al.</i> 2004
<i>U. californica</i>	Canadá, Colúmbia Britânica, Whiffen Spit, Sooke	HQ610283	Saunders & Kucera 2010
<i>U. californica</i>	Itália, Mar Adriático	HE600173	Wolf <i>et al.</i> 2012
<i>U. chaugulii</i>	Israel	MG976863	Krupnik <i>et al.</i> 2018
<i>U. chaugulii</i>	Israel	MG976862	Krupnik <i>et al.</i> 2018
<i>U. australis</i>	Austrália	KF195528	Lawton <i>et al.</i> 2013
<i>U. australis</i>	Itália, Mar Adriático	HE600190	Wolf <i>et al.</i> 2012
<i>U. beytensis</i>	Índia - LT	KC661441	Gupta <i>et al.</i> (não publicado)
<i>U. californica</i>	EUA, Baía Falsa, Ilha de San Juan	AY454401	O'Kelly <i>et al.</i> 2004
<i>U. californica</i>	Canadá, Colúmbia Britânica, Whiffen Spit, Sooke	HQ610283	Saunders & Kucera 2010
<i>U. californica</i>	Itália, Mar Adriático	HE600173	Wolf <i>et al.</i> 2012

Continuação da Tabela 4.

<b>Táxon</b>	<b>Local da coleta</b>	<b>Código do Genbank</b>	<b>Referência</b>
<i>U. compressa</i>	Alemanha, Schleswig-Holstein	MG575241	Steinhagen <i>et al.</i> 2019a
<i>U. compressa</i>	Canadá, New Brunswick, Lepreau	HQ610295	Saunders & Kucera 2010
<i>U. compressa</i>	Canadá, Colúmbia Britânica, Bamfield, Wizard I	HQ610290	Saunders & Kucera 2010
<i>U. compressa</i>	Austrália	KF195530	Lawton <i>et al.</i> 2013
<i>U. compressa</i>	Coreia do Sul, Ilha de Jeju	MK992119	Kang <i>et al.</i> 2019
<i>U. compressa</i>	Itália, Mar Adriático	HE600185	Wolf <i>et al.</i> 2012
<i>U. compressa</i>	Israel	MG976855	Krupnik <i>et al.</i> 2018
<i>U. expansa</i>	EUA, Califórnia, Stillwater Cove, Pebble Beach - LT	KM255061	Saunders 2014
<i>U. fenestrata</i>	EUA, Califórnia, Pigeon Point Lighthouse	KM255044	Saunders 2014
<i>U. fenestrata</i>	Alemanha, Heligoland	MH538577	Steinhagen <i>et al.</i> 2019a
<i>U. fenestrata</i>	Rússia, Sibéria, Península de Kamchatka - LT	MK456404	Hughey <i>et al.</i> 2019
<i>U. "flexuosa"</i>	Tunísia, Zarat	MF614789	Miladi <i>et al.</i> 2018
<i>U. "flexuosa"</i>	Itália, Mar Adriático - LT	HE600177	Wolf <i>et al.</i> 2012
<i>U. "flexuosa"</i>	Austrália, Western Australia, Blackwall Reach, Swan River	JN029307	Kirkendale <i>et al.</i> 2013
<i>U. "flexuosa"</i>	Coreia do Sul, Ilha de Jeju	MK992249	Kang <i>et al.</i> 2019
<i>U. "flexuosa"</i>	China	KX579943	Cai <i>et al.</i> 2017
<i>U. "flexuosa"</i>	Alemanha, Heligoland	MH475453	Steinhagen <i>et al.</i> 2019a
<i>U. "flexuosa"</i>	EUA, Washington, San Juan Island, Friday Harbor Laboratories	HQ610296	Saunders & Kucera 2010
<i>U. "flexuosa" subsp. "pilifera"</i>	Itália, Messina, Lago Ganzirri	KM212021	Bertuccio <i>et al.</i> 2014
<i>U. flexuosa subsp. paradoxa</i>	EUA, Carolina do Norte, Nags Head (TM637)	MT859880	Melton & López Bautista 2020

## Continuação da Tabela 4.

Táxon	Local da coleta	Código do Genbank	Referência
<i>U. flexuosa</i> subsp. <i>paradoxa</i>	EUA, Texas, San Martin Lake (TM296)	MT859878	Melton & López Bautista 2020
<i>U. flexuosa</i> subsp. <i>flexuosa</i>	EUA, Carolina do Sul, Murrell's Inlet (TM536)	MT859877	Melton & López Bautista 2020
<i>U. gigantea</i>	Canadá, New Brunswick, Lepreau, Bay of Fundy	HQ610297	Saunders & Kucera 2010
<i>U. gigantea</i>	Alemanha, Schleswig-Holstein, Friedrich-Wilhelm-Luebke-Koog, Rhymsschlot	MH475475	Steinhagen <i>et al.</i> 2019a
<i>U. howensis</i>	Austrália, New South Wales, Far Rocks, Signal Point, Lord Howe - <b>LT</b>	JN029312	Kirkendale <i>et al.</i> 2013
<i>U. iliohaha</i>	EUA, Haváí - <b>Holótipo</b>	KT932976	Spalding <i>et al.</i> 2016
<i>U. intestinalis</i>	Reino Unido, West Sutherland, Talmine - <b>LT</b>	EF595303	Rinkel <i>et al.</i> 2012
<i>U. intestinalis</i>	Islândia, County Down	EF595304	Rinkel <i>et al.</i> 2012
<i>U. intestinalis</i>	Canadá, New Brunswick, Letete, Bay of Fundy	HQ610324	Saunders & Kucera 2010
<i>U. intestinalis</i>	EUA, Maine, Starboard	HQ610317	Saunders & Kucera 2010
<i>U. intestinalis</i>	Alemanha, Heligoland	MH538541	Steinhagen <i>et al.</i> 2019a
<i>U. intestinalis</i>	Austrália, New South Wales, Coledale	JN029319	Kirkendale <i>et al.</i> 2013
<i>U. lactuca</i> (como <i>U. fasciata</i> )	Israel	MG976861	Krupnik <i>et al.</i> 2018
<i>U. lactuca</i>	Itália, Lago Ganzirri, Messina	KM212026	Bertuccio <i>et al.</i> 2014
<i>U. lactuca</i>	Austrália, New South Wales, Algae Hole North, Lord Howe	JN029306	Kirkendale <i>et al.</i> 2013
<i>U. lactuca</i> (como <i>U. fasciata</i> )	Itália, Lago Ganzirri, Messina	MF544102	Miladi <i>et al.</i> 2018
<i>U. lactuca</i> (lectótipo de <i>U. lobata</i> )	Chile	MH730972	Hughey <i>et al.</i> (2019)
<i>U. "lactuca"</i>	Índia	KC661443	Gupta <i>et al.</i> (não publicado)

## Continuação da Tabela 4.

<b>Táxon</b>	<b>Local da coleta</b>	<b>Código do Genbank</b>	<b>Referência</b>
<i>U. "lactuca"</i>	Manitoba, Wreck of the Ithaca, east of Churchill	HQ610359	Saunders & Kucera 2010
<i>U. "laetevirens"</i>	Austrália, Tasmânia, Stanley Breakwater	JN029325	Kirkendale <i>et al.</i> 2013
<i>U. "laetevirens"</i>	Austrália, Nova Gales do Sul, North Brighton	JN029322	Kirkendale <i>et al.</i> 2013
<i>U. "laetevirens"</i>	EUA, Connecticut, Stamford, Holly Pond	JQ048943	Mao <i>et al.</i> 2014
<i>U. "laetevirens"</i>	Canadá, New Brunswick, Kouchibouguac lagoon	HQ610428	Saunders & Kucera 2010
<i>U. linza</i>	Alemanha, Schleswig-Holstein, Fehmarn, Staberhuk	MF979641	Steinhagen <i>et al.</i> 2019a
<i>U. linza</i>	Reino Unido, East Cornwall, Greenaway - LT	EF595300	Rinkel <i>et al.</i> 2012
<i>U. linza</i>	Canadá, British Columbia, Otter Point, próximo a Sooke, Vancouver Island	HQ610368	Saunders & Kucera 2010
<i>U. "linza"</i>	Índia	KC661450	Gupta <i>et al.</i> (não publicado)
<i>U. "linza"</i>	Índia	KC661446	Gupta <i>et al.</i> (não publicado)
<i>U. linza</i>	Alemanha, Schleswig-Holstein, Fehmarn, Staberhuk	MF979641	Stenhagen <i>et al.</i> 2019b
<i>U. lobata</i>	Canadá, Colúmbia Britânica, Island 76	HQ610375	Saunders & Kucera 2010
<i>U. lobata</i>	Canadá, Colúmbia Britânica, Bamfield, Dixon I.	HQ610376	Saunders & Kucera 2010
<i>U. "mutabilis"</i>	Portugal, Faro - LT	MG575233	Steinhagen <i>et al.</i> 2019b
<i>U. ohiolulu</i>	EUA, Havaí	KT932977	Spalding <i>et al.</i> 2016
<i>U. ohnoi</i>	Tunísia, Gabes	MF614793	Miladi <i>et al.</i> 2018
<i>U. ohnoi</i>	Italy, Lake Ganzirri, Messina	MF544113	Miladi <i>et al.</i> 2018
<i>U. ohnoi</i>	Australia, Western Australia, Cozy Corner	JN029335	Kirkendale <i>et al.</i> 2013

## Continuação da Tabela 4.

<b>Táxon</b>	<b>Local da coleta</b>	<b>Código do Genbank</b>	<b>Referência</b>
<i>U. ohnoi</i>	Venezuela	KX358063	Melton <i>et al.</i> 2016b
<i>U. ohnoi</i>	Israel	MG976860	Krupnik <i>et al.</i> 2018
<i>U. ohnoi</i>	EUA, Baía da Flórida	KU561325	Melton <i>et al.</i> 2016
<i>U. ohnoi</i>	Japão - <b>LT</b>	AP018696	Suzuki <i>et al.</i> 2018
<i>U. ovata</i>	Índia	KC661429	Gupta <i>et al.</i> (não publicado)
<i>U. "paradoxa" (como U. erecta)</i>	Índia	KC661427	Gupta <i>et al.</i> (não publicado)
<i>U. pilifera (como U. flexuosa subsp. pilifera)</i>	Itália, Lago Ganzirri, Messina	KM212021	Bertuccio <i>et al.</i> 2014
<i>U. "procera"</i>	Canadá, New Brunswick, Lepreau, Bay of Fundy	HQ610393	Saunders & Kucera 2010
<i>U. "prolifera"</i>	Índia	KC661433	Gupta <i>et al.</i> (não publicado)
<i>U. prolifera</i>	Islândia	EF595334	Rinkel <i>et al.</i> 2012
<i>U. prolifera</i>	Alemanha, Schleswig-Holstein, Grothusenkoog	MH538632	Steinhagen <i>et al.</i> 2019a
<i>U. prolifera</i>	Alemanha, Schleswig-Holstein, Wackerballig	MH538602	Steinhagen <i>et al.</i> 2019a
<i>U. pseudohnoi</i>	Coreia do Sul - <b>Holótipo</b>	MT625015	Lee <i>et al.</i> 2019
<i>U. pseudohnoi</i>	Coreia do Sul	MT625025	Lee <i>et al.</i> 2019
<i>U. pseudohnoi</i>	Coreia do Sul	MT625047	Lee <i>et al.</i> 2019
<i>U. pseudorotundata</i>	Irlanda	MT160725	Fort <i>et al.</i> 2020
<i>U. "reticulata"</i>	Índia, Ettikulam	MG963806	Não publicado
<i>U. "rigida"</i>	Índia	KC661447	Não publicado
<i>U. "rigida"</i>	Alemanha	MH538695	Steinhagen <i>et al.</i> 2019a
<i>U. "rigida"</i>	Itália, Mar Adriático	HE600182	Wolf <i>et al.</i> 2012

## Continuação da Tabela 4.

<b>Táxon</b>	<b>Local da coleta</b>	<b>Código do Genbank</b>	<b>Referência</b>
<i>U. "rigida"</i>	Itália, Mar Adriático	HE600178	Wolf <i>et al.</i> 2012
<i>U. "rigida"</i>	EUA, Delaware, South Bethany, Bayshore Dr. Canal	MT859888	Melton & López Bautista 2020
<i>U. "rigida"</i>	EUA, Maryland, Ocean City Inlet	MT859884	Melton & López Bautista 2020
<i>U. shanxiensis</i>	Índia, Mandapum	MH105040	Não publicado
<i>U. sp.</i>	Austrália	KF195535	Não publicado
<i>U. sp.</i>	EUA, Alabama, Dauphin Island Sea Lab	KP720616	Melton <i>et al.</i> 2015
<i>U. sp.</i>	EUA, Washington, San Juan Island Friday Harbor Laboratories	AY454400	O'Kelly <i>et al.</i> 2004
<i>U. splitiana</i>	China, Yantai, Shandong	MN338389	Xie <i>et al.</i> 2020
<i>U. stenophylla</i>	Canadá, Colúmbia Britânica, Pachena Beach, Bamfield	HQ610435	Saunders & Kucera 2010
<i>U. stenophylla</i>	EUA, Washington	KX281912	Gadberry <i>et al.</i> 2020
<i>U. taeniata</i>	Índia	KC661451	Não publicado
<i>U. tanneri</i>	EUA, Califórnia - LT	KM255002	Saunders 2020
<i>U. tepida</i> (como <i>U. intestinalis</i> )	Índia	KC661439	Gupta <i>et al.</i> (não publicado)
<i>U. tepida</i>	Austrália	KF195548	Lawton <i>et al.</i> 2013
<i>U. tepida</i>	Austrália	KF195556	Lawton <i>et al.</i> 2013
<i>U. tepida</i>	Israel	MG976872	Krupnik <i>et al.</i> 2018
<i>U. tepida</i>	Israel	MG976864	Krupnik <i>et al.</i> 2018
<i>U. tepida</i>	EUA, Flórida, St. George Island	MT859782	Melton & López Bautista 2020
<i>U. tepida</i>	EUA, Flórida, Gifford Road	MT859773	Melton & López Bautista 2020
<i>U. torta</i>	Austrália, South Australia, Port Lincoln	JN029340	Kirkendale <i>et al.</i> 2013
<i>U. torta</i> (como <i>U. clathratioides</i> )	Austrália, Tasmânia, Snug Park	JN029343	Kirkendale <i>et al.</i> 2013
<i>U. torta</i>	Alemanha, Schleswig-Holstein, Heiligenhafen - LT	MH475496	Steinhagen <i>et al.</i> 2019a
<i>U. torta</i>	Alemanha, , Schleswig-Holstein, Nordstrand - LT	MH538694	Steinhagen <i>et al.</i> 2019a

**Tabela 5.** Listagem das sequências de *rbcl* obtidas do GenBank usadas nas análises moleculares. - LT: Localidade tipo.

<b>Táxon</b>	<b>Local da coleta</b>	<b>Código do Genbank</b>	<b>Referência</b>
<i>Gemina letterstedtioidea</i>	Nova Zelândia	EF110068	Heesch <i>et al.</i> 2009
<i>Umbraulva dangeardii</i>	Japão, Ehime, Mimaizaki	LC507135	Kawai <i>et al.</i> 2020
<i>Umbraulva japonica</i>	Irlanda	EU484411	Loughnane <i>et al.</i> 2008
<i>Ryuguphycus kuaweuweu</i> (como <i>Umbraulva kuaweuweu</i> )	EUA, Havaí	KT932987	Spalding <i>et al.</i> 2016
<i>Ulva aragoënsis</i> (como <i>U. mediterranea</i> )	Israel	MG704815	Krupnik <i>et al.</i> 2018
<i>U. aragoënsis</i>	EUA, Flórida, Bradenton	MT882741	Melton & López Bautista 2020
<i>U. aragoënsis</i>	EUA, Virgínia, Chicnoteague Island	MT882737	Melton & López Bautista 2020
<i>U. arasaki</i>	Japan, Miyagi, Shizugawa	AB097621	Shimada <i>et al.</i> 2003
<i>U. armoricana</i>	França - LT	AB097630	Shimada <i>et al.</i> 2003
<i>U. armoricana</i>	Japão, Kanagawa, Yokohama	AB097632	Shimada <i>et al.</i> 2003
<i>U. australis</i>	Austrália, Vitória, Queenscliff	EU933957	Kraft <i>et al.</i> 2010
<i>U. australis</i>	França	MT160564	Fort <i>et al.</i> 2020
<i>U. australis</i> (como <i>U. pertusa</i> )	Japan, Aichi, Mikawa	AB097628	Shimada <i>et al.</i> 2003
<i>U. australis</i>	Austrália, Vitória, Port Phillip – isótipo de <i>U. spathulata</i>	MT815849	Hughey <i>et al.</i> 2020
<i>U. australis</i>	Austrália, Vitória, Port Phillip – lectótipo de <i>U. laetevirens</i>	MT815846	Hughey <i>et al.</i> 2020
<i>U. australis</i>	Japão, Yenoshima - lectótipo de <i>U. pertusa</i>	MT815855	Hughey <i>et al.</i> 2020
<i>U. australis</i>	Austrália, South Australia, Port Adelaide – lectótipo	LC331300	Hanyuda & Kawai 2018
<i>U. beytensis</i>	Índia - LT	HM142168	Gupta <i>et al.</i> (não publicado)

Continuação da Tabela 5.

<b>Táxon</b>	<b>Local da coleta</b>	<b>Código do Genbank</b>	<b>Referência</b>
<i>U. californica</i>	USA, Califórnia, La Jolla, Casa Cove - <b>LT</b>	AY255866	Hayden <i>et al.</i> 2003
<i>U. chlatrata</i>	North Atlantic, Baltic Sea	AY255862	Hayden <i>et al.</i> 2003
<i>U. chlatratioides</i> (como <i>U. sp.</i> )	Austrália, Victoria - <b>LT</b>	EU933940	Kraft <i>et al.</i> 2010
<i>U. chlatratioides</i> (como <i>U. sp.</i> )	EUA, California, Monterey Co., Elkhorn Slough	JX262426	Hughey <i>et al.</i> 2019
<i>U. chaugulii</i>	Índia, Vayangani - <b>LT</b>	KP710829	Kavale & Kazi 2016
<i>U. chaugulii</i>	Índia, Vayangani - <b>LT</b>	KP710830	Kavale & Kazi 2016
<i>U. chaugulii</i>	Israel	MG704804	Krupnik <i>et al.</i> 2018
<i>U. "compressa"</i>	Índia	KC661379	Gupta <i>et al.</i> (não publicado)
<i>U. compressa</i>	Japão, Nagasaki, Teguma	AB097615	Shimada <i>et al.</i> 2003
<i>U. compressa</i>	Coreia do Sul	KP233751	Kang <i>et al.</i> 2014
<i>U. compressa</i>	Irlanda, Co. Galway Cashel Bay	EU484397	Loughnane <i>et al.</i> 2008
<i>U. cf. compressa</i>	USA: Sylvia Drive, Warwick	KC582355	Guildone <i>et al.</i> 2013
<i>U. compressa</i>	Israel	MG704814	Krupnik <i>et al.</i> 2018
<i>U. compressa</i>	China	KX595275	He <i>et al.</i> (não publicado)
<i>U. compressa</i> (como <i>U. mutabilis</i> )	Portugal	KJ417451	Alsufyani <i>et al.</i> 2014
<i>U. conglobata</i> (como <i>U. conglobata</i> f. <i>densa</i> )	Japão, Yokohama, Goto ou Amukusa – holótipo f. <i>densa</i>	MT815853	Hughey <i>et al.</i> 2020
<i>U. conglobata</i> (como <i>U. conglobata</i> f. <i>conglobata</i> )	Japão, Yokohama, Goto ou Amukusa – lectótipo	MT815850	Hughey <i>et al.</i> 2020
<i>U. conglobata</i> (como <i>U. sp.</i> )	Japão, Kanagawa, Sajima, Tenjin-jima	AB894326	Matsumoto & Shimada 2015
<i>U. expansa</i>	EUA – holótipo	MH731009	Hughey <i>et al.</i> 2018

Continuação da Tabela 5.

<b>Táxon</b>	<b>Local da coleta</b>	<b>Código do Genbank</b>	<b>Referência</b>
<i>U. fenestrata</i>	Suécia, Bahusiae extra Gothoburgum – lectótipo de <i>U. stipitata</i>	MK456394	Hughey <i>et al.</i> 2019
<i>U. flexuosa</i>	Japão, Wakayama, Tajiri	AB097619	Shimada <i>et al.</i> 2003
<i>U. flexuosa</i>	China, Yellow Sea near Rudong sea area, Jianguo	KP233759	Kang <i>et al.</i> 2014
<i>U. flexuosa</i>	Nova Zelândia, South Island, Marlborough Sounds, Picton	EF110051	Heesch <i>et al.</i> 2009
<i>U. flexuosa</i>	China	KC411892	Du <i>et al.</i> 2014
<i>U. flexuosa</i>	China	KX579943	Cai <i>et al.</i> 2017
<i>U. flexuosa</i>	Coreia do Sul	KP233758	Kang <i>et al.</i> 2014
<i>U. flexuosa</i> subsp. <i>pilifera</i>	Alemanha - holótipo	HM447571	Mareš <i>et al.</i> 2011
<i>U. flexuosa</i> subsp. <i>pilifera</i>	República Tcheca, Staré Hradý	HM447578	Mareš <i>et al.</i> 2011
<i>U. flexuosa</i> subsp. <i>paradoxa</i>	Finlândia (Mar Báltico), Krogarviken, Tvärminne	HM447575	Mareš <i>et al.</i> 2011
<i>U. flexuosa</i> subsp. <i>paradoxa</i>	EUA, Texas, San Martin Lake (TM296)	MT882775	Melton & Lopez-Bautista 2020
<i>U. flexuosa</i> subsp. <i>paradoxa</i>	EUA, Carolina do Norte, Nags Head (TM637)	MT882777	Melton & Lopez-Bautista 2020
<i>U. flexuosa</i> subsp. <i>flexuosa</i>	Japão, Fukui, Wakasa, Lake Kugushi	AB830523	Ogawa <i>et al.</i> 2013
<i>U. flexuosa</i> subsp. <i>flexuosa</i>	EUA, Carolina do Sul, Murrell's Inlet (TM536)	MT882776	Melton & Lopez-Bautista 2020
<i>U. flexuosa</i> subsp. <i>flexuosa</i>	Suécia, Skagerrak, Orust	HM447574	Mareš <i>et al.</i> 2011
<i>U. flexuosa</i> var. <i>linziformis</i> (como <i>U. flexuosa</i> subsp. <i>linziformis</i> , nom. inval.)	Japão, Fukui, Wakasa, Lake Kugushi	AB830522	Ogawa <i>et al.</i> 2013
<i>U. gigantea</i>	França	MT160566	Fort <i>et al.</i> 2020
<i>U. howensis</i>	Austrália: New South Wales, Far Rocks, Signal Point, Lord Howe - LT	JN082216	Kinkerdale <i>et al.</i> 2013

Continuação da Tabela 5.

<b>Táxon</b>	<b>Local da coleta</b>	<b>Código do Genbank</b>	<b>Referência</b>
<i>U. iliohaha</i>	USA, Havaí - holótipo	KT932995	Spalding <i>et al.</i> 2016
<i>U. intestinalis</i>	Ilhas Britânicas	AY255860	Hayden <i>et al.</i> 2003
<i>U. intestinalis</i>	Reino Unido, South Wales, Llantwit Major - LT	MF038885	Ghaderiardakani <i>et al.</i> 2017
<i>U. intestinalis</i>	Suécia, Karlskrona	AB097617	Shimada <i>et al.</i> 2003
<i>U. intestinalis</i>	Japan, Hokkaido, Shimamaki	AB097616	Shimada <i>et al.</i> 2003
<i>U. intestinalis</i>	Portugal, Algarve, Tavira, Rio Gilao, Ria Formosa	FM210343	Leliaert <i>et al.</i> 2009
<i>U. "intestinalis"</i>	Austrália, South Australia, Picaninny Ponds	EU933936	Kraft <i>et al.</i> 2010
<i>U. "lactuca"</i>	Japão	AB097623	Shimada <i>et al.</i> 2003
<i>U. "lactuca"</i>	Reino Unido, Lulworth Cove, Dorset	EU484413	Loughnane <i>et al.</i> 2008
<i>U. "lactuca"</i>	Japão, Hokkaido, Nemuro	AB097622	Shimada <i>et al.</i> 2003
<i>U. lactuca</i>	Peru	MK456403	Hughey <i>et al.</i> 2019
<i>U. lactuca</i>	Chile - lectótipo de <i>U. lobata</i>	MH730972	Hughey <i>et al.</i> 2019
<i>U. lactuca</i>	Egito, Alexandria i epitipo de <i>U. fasciata</i>	MK45397	Hughey <i>et al.</i> 2019
<i>U. lactuca</i>	Indo-Pacífico - holótipo	MK456395	Hughey <i>et al.</i> 2019
<i>U. "laetevirens"</i> (como <i>U. sp.</i> )	Canadá, New Brunswick, Kouchibouguac lagoon	HQ603664	Saunders & Kucera 2010
<i>U. "laetevirens"</i>	Irlanda	MT160587	Fort <i>et al.</i> 2020
<i>U. "laetevirens"</i>	Austrália, South Australia, Port Adelaide	EU933961	Kraft <i>et al.</i> 2010
<i>U. "laetevirens"</i>	Austrália, Vitória, Williamstown	EU933943	Kraft <i>et al.</i> 2010
<i>U. "laetevirens"</i>	China, Qingdao Jiaozhou Bay	KC411885	Du <i>et al.</i> 2014
<i>U. "laetevirens"</i>	EUA, Connecticut, Stamford, Holly Pond	JQ048945	Mao <i>et al.</i> 2014

Continuação da Tabela 5.

<b>Táxon</b>	<b>Local da coleta</b>	<b>Código do Genbank</b>	<b>Referência</b>
<i>U. limnetica</i>	Japão, Fukui, Wakasa, Lake Suigetsu - LT	AB830525	Ogawa <i>et al.</i> 2013
<i>U. linza</i>	Coreia do Sul	KP233763	Kang <i>et al.</i> 2014
<i>U. linza</i>	Japão, Tokushima, Yoshino river	AB097620	Shimada <i>et al.</i> 2003
<i>U. linza</i>	China, Shandong province, Qindao, Qindao beach	FM210341	Leliaert <i>et al.</i> 2009
<i>U. linza</i>	Israel	MG704800	Krupnik <i>et al.</i> 2018
<i>U. linza</i>	Nova Zelândia, Chantham Islands, Owenga, Te One Creek	EF110386	Heesch <i>et al.</i> 2009
<i>U. linza</i>	Portugal, Algarve, Armona beach	FM210344	Leliaert <i>et al.</i> 2009
<i>U. lobata</i>	Canadá, Colúmbia Britânica, Island 76	AY422550	Hayden & Waaland 2004
<i>U. ohiolulu</i>	EUA, Havaí - LT	KT932996	Spalding <i>et al.</i> 2016
<i>U. ohnoi</i>	Japão, Kochi, Tosa – holótipo	AB116040	Hiraoka <i>et al.</i> 2004
<i>U. ohnoi</i>	Japan, Fukuoka	AB116039	Hiraoka <i>et al.</i> 2004
<i>U. ohnoi</i>	Australia, Western Australia, Cozy Corner	KU561283	Melton <i>et al.</i> 2016
<i>U. ohnoi</i>	Índia, Circuit House, Veraval, Gujarat	KP279702	Kazi & Kavali 2016
<i>U. ohnoi</i>	México, Baja California	MH853475	Chávez-Sánchez <i>et al.</i> 2019
<i>U. partita</i>	Japão, Kochi - LT	LC021415	Ichihara <i>et al.</i> 2015
<i>U. procera</i>	-	AY255863	Hayden <i>et al.</i> 2003
<i>U. prolifera</i>	China, Qingdao, Shandong	HM046608	Liu <i>et al.</i> 2010
<i>U. prolifera</i>	China, Yellow Sea	HM584764	Duan <i>et al.</i> 2012
<i>U. prolifera</i>	Japão, Okinawa, Ilha Ishigaki, Rio Todoroki	AB598810	Horimoto <i>et al.</i> 2011
<i>U. prolifera</i>	Portugal, Algarve, Tavira, Rio Gilao, Ria Formosa	FM210342	Leliaert <i>et al.</i> 2009

Continuação da Tabela 5.

<b>Táxon</b>	<b>Local da coleta</b>	<b>Código do Genbank</b>	<b>Referência</b>
<i>U. prolifera</i>	Nova Zelândia, South Island, Otago, Karitane	EF110220	Heesch <i>et al.</i> 2009
<i>U. prolifera</i>	Reino Unido, Menai Strait, Bangor	KP233771	Kang <i>et al.</i> 2014
<i>U. prolifera</i>	EUA	AF499670	Hayden & Waaland 2004
<i>U. prolifera</i>	China	JQ963236	Wang & Liu (não publicado)
<i>U. prolifera</i>	China	JQ963231	Wang & Liu (não publicado)
<i>U. prolifera</i>	China	JQ963233	Wang & Liu (não publicado)
<i>U. prolifera</i>	China	JQ963228	Wang & Liu (não publicado)
<i>U. pseudocurvata</i>	Escócia, Ythan estuary, Aberdeenshire	AY255869	Hayden <i>et al.</i> 2003
<i>U. pseudohnoi</i>	Coreia do Sul - holótipo	MT624844	Lee <i>et al.</i> 2019
<i>U. pseudohnoi</i>	Coreia do Sul	MT624871	Lee <i>et al.</i> 2019
<i>U. pseudohnoi</i>	Coreia do Sul	MT624866	Lee <i>et al.</i> 2019
<i>U. pseudohnoi</i>	Coreia do Sul - isótipo	MT624845	Lee <i>et al.</i> 2019
<i>U. pseudorotundata</i>	Portugal	MT160560	Fort <i>et al.</i> 2020
<i>U. pseudorotundata</i> (como <i>U. rotundata</i> )	Irlanda, Co. Clare, Ballyvaughan	EU484406	Loughnane <i>et al.</i> 2008
<i>U. reticulata</i>	Filipinas	AB097635	Shimada <i>et al.</i> 2003
<i>U. rigida</i>	Irlanda. Kilmore Co., Wexford Quay	EU484417	Loughnane <i>et al.</i> 2008
<i>U. rigida</i>	França	MT160633	Fort <i>et al.</i> 2020
<i>U. rigida</i>	Portugal	MT160628	Fort <i>et al.</i> 2020
<i>U. rigida</i>	Nova Zelândia, Otago, Otago Harbour	LK022428	Rautenberger <i>et al.</i> 2015

Continuação da Tabela 5.

<b>Táxon</b>	<b>Local da coleta</b>	<b>Código do Genbank</b>	<b>Referência</b>
<i>U. scandinavica</i>	Países Baixos (Holanda), Mar de Wadden	AB097629	Shimada <i>et al.</i> 2003
<i>U. scandinavica</i>	Inglaterra, Portsmouth, Langstone Harbor	AY255870	Hayden <i>et al.</i> 2003
<i>U. sp.</i>	Austrália, Vitória, Lago Tyres	EU933958	Kraft <i>et al.</i> 2010
<i>U. sp.</i>	EUA, California, Humboldt Co., Humboldt Bay, Coast Guard Cove	AY422561	Hayden & Waaland 2004
<i>U. sp.</i>	EUA, Alabama, Dauphin Island	MT882771	Melton & López Bautista 2020
<i>U. sp.</i>	EUA, Alabama, Dauphin Island	MT882772	Melton & López- Bautista 2020
<i>U. sp.</i>	EUA, Texas, Aransas Pass	MT882786	Melton & López Bautista 2020
<i>U. sp.</i>	EUA, Alabama, Dauphin Island Sea Lab	KP720616	Melton <i>et al.</i> 2015
<i>U. sp.</i>	Japão, Okinawa, Ishigaki Island, Todoroki River	AB598814	Horimoto <i>et al.</i> 2011
<i>U. sp.</i>	Austrália, Western Australia, Brunei Bay	EU933963	Kraft <i>et al.</i> 2010
<i>U. sp.</i>	Nova Zelândia, North Island, Bay of Islands, Russell	EF110466	Heesch <i>et al.</i> 2009
<i>U. spinulosa</i>	Japão, Kochi, Fubenhama - <b>LT</b>	AB097636	Shimada <i>et al.</i> 2003
<i>U. stenophylla</i>	EUA, Washington, Seattle - <b>LT</b>	AY255874	Hayden <i>et al.</i> 2003
<i>U. stenophylloides</i> (como <i>U.</i> <i>sp.</i> )	Austrália, Vitória, Point Lonsdale - <b>LT</b>	EU933949	Kraft <i>et al.</i> 2010
<i>U. stipitata</i> var. <i>linzoides</i> (como <i>U. sp.</i> )	Austrália, South Auatralia, Port Macdonnell	EU933938	Kraft <i>et al.</i> 2010
<i>U. taeniata</i>	-	AY422567	Hayden & Waaland 2004
<i>U. tanneri</i> (como <i>Chloropelta caespitosa</i> Tanner)	Japão, Hyogo Prefecture, Kobe	AY255858	Hayden <i>et al.</i> 2003

Continuação da Tabela 5.

<b>Táxon</b>	<b>Local da coleta</b>	<b>Código do Genbank</b>	<b>Referência</b>
<i>U. tanneri</i>	Austrália, Brisbane	EU933944	Kraft <i>et al.</i> 2010
<i>U. tepida</i>	EUA, Flórida, St. George Island	MT882756	Melton & López-Bautista 2020
<i>U. tepida</i>	EUA, Flórida, Venice	MT882765	Melton & López-Bautista 2020
<i>U. tepida</i>	EUA, Alabama, Perdido Pass	MT882766	Melton & López-Bautista 2020
<i>U. tepida</i> (como <i>U. paschima</i> )	Irã	KU377325	Pirian <i>et al.</i> 2016
<i>U. tepida</i>	EUA, Flórida, St. Petersburg	MT882768	Melton & López-Bautista 2020
<i>U. tepida</i>	EUA, Flórida, Bahia Honda	MT882770	Melton & López-Bautista 2020
<i>U. tepida</i>	Israel	MG704834	Krupnik <i>et al.</i> 2018
<i>U. tepida</i>	Israel	MG704799	Krupnik <i>et al.</i> 2018
<i>U. tepida</i>	México, Baja California	MH853474	Chávez-Sánchez <i>et al.</i> 2019
<i>U. torta</i>	Japão, Fukui, Mihana, Hiruga	AB830519	Ogawa <i>et al.</i> 2013
<i>U. torta</i>	EUA, Texas, Goose Island	MT882745	Melton & López-Bautista <i>et al.</i> 2020