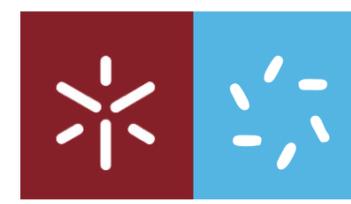




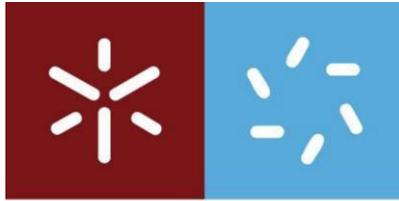
**Universidade do Minho**  
Escola de Ciências

Ana Catarina Macedo Alves

**Macroalgas formadoras de habitat: Espaço neutro para macrofauna marinha?**







**Universidade do Minho**  
Escola de Ciências

**Ana Catarina Macedo Alves**

**Macroalgas formadoras de habitat: Espaço  
neutro para macrofauna marinha?**

Dissertação de Mestrado  
Mestrado em Ecologia

Trabalho efetuado sob a orientação de

**Professor Doutor Pedro Alexandre Faria Fernandes  
Teixeira Gomes**

Julho de 2017

## DECLARAÇÃO

**Nome:** Ana Catarina Macedo Alves

**Endereço eletrónico:** catarinaalves\_03@hotmail.com      **Telefone:** 918585677

**Cartão do Cidadão:** 14322818

**Título da dissertação:** Macroalgas formadoras de habitat: Espaço neutro para macrofauna marinha?

**Orientador:**

Professor Doutor Pedro Alexandre Faria Fernandes Teixeira Gomes

**Ano de conclusão:** 2017

**Mestrado em Ecologia**

É AUTORIZADA A REPRODUÇÃO INTEGRAL DESTA TESE/TRABALHO APENAS PARA EFEITOS DE INVESTIGAÇÃO, MEDIANTE DECLARAÇÃO ESCRITA DO INTERESSADO, QUE A TAL SE COMPROMETE

Universidade do Minho, \_\_\_\_/\_\_\_\_/\_\_\_\_

Assinatura:

## AGRADECIMENTOS

Ao Professor Doutor Pedro Gomes, pela amizade, orientação e apoio nas difíceis saídas de campo, assim como por todo o conhecimento transmitido ao longo destes anos.

Ao Professor Doutor Eduardo Pereira, pela amizade e apoio, e pelo auxílio precioso na criação dos substratos.

Aos meus colegas de laboratório e amigos, André, por toda a ajuda, disponibilidade e grande amizade, pela companhia e boa disposição para enfrentar longos dias de trabalho e as difíceis saídas de campo, Hugo e Marisa, pela companhia, conselhos e boa disposição.

Aos meus amigos de sempre, pelas palavras de apoio e preocupação, por simplesmente fazerem parte da minha vida.

À minha família, aos meus Pais, ao meu irmão, às minhas avós e madrinha, por acreditarem em mim e naquilo que faço e por sempre me apoiarem a alcançar os meus objetivos. Obrigado por me ensinarem a lutar e nunca desistir independentemente das adversidades.

A todos o meu sincero obrigado!



## RESUMO

**Palavras-Chave:** SUBSTRATOS ARTIFICIAIS; MACROALGAS; DIVERSIDADE FUNCIONAL;

As propriedades físicas dos habitats da zona intertidal têm um papel importante no desenvolvimento das comunidades biológicas. A capacidade de uma dada estrutura favorecer mais ou menos a colonização biológica está diretamente relacionada com propriedades como a estrutura física do próprio habitat, a disponibilidade de microhabitats, a deposição de sedimento e a sua estabilização, os efeitos das marés e da ondulação, etc..

Em ambientes marinhos, as macroalgas atuam como substratos estruturais biológicos, onde a estrutura física parece representar um dos principais fatores capazes de mediar a variabilidade das comunidades macrobentônicas. Nas áreas vegetadas, a abundância de macroinvertebrados aumenta consideravelmente com o aumento de macroalgas, pois estas proporcionam um conjunto de condições vantajosas para a colonização. De modo a separar o efeito da estrutura de habitat da atratividade biológica das macroalgas para a colonização de macroinvertebrados, foram colocados 4 conjuntos de algas artificiais em ambiente entre marés, durante um período de 6 meses (maio a novembro).

Avaliando os padrões temporais de colonização dos substratos, verificou-se um aumento consistente da abundância e riqueza específica até aos 3 meses de colonização, tendo as comunidades de macroinvertebrados atingindo um nível de estabilidade (riqueza específica, diversidade e equitabilidade) assinalável a partir desse tempo. A diversidade taxonômica demonstrou assim uma tendência positiva, indicando boa resiliência dos substratos. Isto traduziu-se num aumento gradual da diversidade e da distribuição do espaço funcional ao longo dos tempos de colonização (T1 a T4), representando uma melhoria contínua da estrutura da comunidade macrobentônica. Foi ainda possível verificar uma conexão entre grupos funcionais bem sucedidos ('epifítico-epibentico', 'construtores de casulos', 'fixos', 'escavadores-escavadoresmoradores', 'alimentação por depósito e suspensão'), pois apresentam dependência por uma estrutura tridimensional complexa, realçando a importância desta para o sucesso destes organismos.

A utilização de um conjunto de métricas relacionadas com a diversidade taxonômica e funcional e de novas metodologias de amostragem, permitiu obter um maior nível de informação, tendo sido possível confirmar a dependência de vários grupos de organismos em relação à estrutura do habitat e atestar a viabilidade dos substratos artificiais como metodologia de amostragem.



**ABSTRACT**

**KEYWORDS:** ARTIFICIAL SUBSTRATE; MACROALGAE; FUNCTIONAL DIVERSITY

The physical properties of habitats in the intertidal zone play an important role on the development of biological communities by offering support for their survival. The physical structure of the habitat itself, the number of microhabitats, the sediment deposition and stabilization, the wave damping effects, all contribute for the more or less adequacy of a given structure for biological colonization.

In marine environments, macroalgae acts as biological structural substrates, where the physical structure represents one of the most important factors capable of mediating the variability of macrobenthic communities. The abundance of macroinvertebrates becomes considerably higher in vegetated areas, as they create a unique set of beneficial conditions for colonization. In order to disentangle the effect of the habitat structure from the biological attractiveness of the algae for macroinvertebrates settlement, four patches of artificial algae were created and added to a natural intertidal algae habitat for an in situ manipulation experiment for 6 months (May to November).

Evaluating the temporal patterns of substrate colonization, it was observed a consistent increase of the abundance and richness until 3 months of colonization, with the macroinvertebrates communities reaching a considerable level of stability (specific richness, diversity and equitability) up from that time. The taxonomic diversity showed a positive tendency, indicating a good resilience of the substrates. This translated into a gradual increase of the functional diversity and the distribution of the functional space through the colonization times (T1 to T4), representing a continuous improvement of the macroinvertebrates community structure. It was also possible to notice a connection between the successful functional groups ('epiphytic-epibenthic', 'tube builder', 'attached', 'borrowers-borrowers-dwellers', 'suspension and deposit feeders') where these presented a dependency for a complex tridimensional structure, highlighting its importance for the success of these organisms.

The use of a different set of metrics related to taxonomic and functional diversity and the new sampling methodologies, allowed to obtain a higher level of information, making it possible to confirm the dependency of several groups of organisms with the structure of the habitat and to attest the viability of the artificial substrates as a sampling methodology.



# ÍNDICE

Agradecimentos.....	iii
Resumo.....	v
Abstract .....	vii
Índice.....	ix
Lista de Figuras .....	xi
Lista de Tabelas.....	xiii
<b>1. Introdução .....</b>	<b>3</b>
1.1 Importância das Zonas Costeiras .....	3
1.2 Caracterização da costa Portuguesa .....	4
1.3 Zona Intertidal.....	5
1.4 Estrutura de Habitat .....	8
1.5 Formadores de habitat: Macroalgas .....	9
1.6 Diversidade estrutural das macroalgas.....	10
1.7 Influência da sazonalidade e complexidade das macroalgas sobre a macrofauna marinha .....	11
1.8 Diversidade Taxonómica (TD) e Diversidade e Traços funcionais (FD).....	12
1.9 Objetivos Gerais.....	14
<b>2. Materiais e Métodos.....</b>	<b>19</b>
2.1 Substrato Artificial.....	19
2.2 Local de Amostragem .....	19
2.3 Procedimento de Amostragem .....	21
2.4 Traços Biológicos.....	22
2.5 Tratamento de Dados e Estatística .....	23
<b>3. Resultados.....</b>	<b>29</b>
3.1 Diversidade Taxonómica (TD) .....	29
3.2 Diversidade e Traços Funcionais (FD) .....	38
<b>4. Discussão.....</b>	<b>47</b>
4.1 Diversidade taxonómica das comunidades macrobenónicas dos substratos artificiais ao longo dos tempos de colonização .....	47
4.2 Diversidade funcional das comunidades macrobentónicas dos substratos artificiais ao longo dos tempos de colonização .....	50

4.3 Espécies e traços biológicos distintivos .....	51
4.4 Conclusões .....	53
<b>5. Conclusões finais e perspectivas futuras .....</b>	<b>57</b>
<b>6. Bibliografia .....</b>	<b>61</b>
<b>Anexo 1 .....</b>	<b>73</b>

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1</b> – Zonação vertical de uma área típica entre marés.....	6
<b>Figura 2</b> – Construção do substrato Artificial. a) Ilustração de copa ramosa natural; b) Substrato artificial.....	19
<b>Figura 3</b> – Localização do local de Amostragem (Ponto vermelho indica local exato).....	20
<b>Figura 4</b> - Valores de abundância (Abund) e Riqueza de espécies (Sobs) para cada tempo de colonização. (T1 – 1 mês de colonização; T2 – 3 meses e 1 semana de colonização; T3 – 4 Meses e 2 semanas de colonização; T4 – 5 Meses e 3 semanas de colonização).....	29
<b>Figura 5</b> – Valores percentuais de cada Filo para a Abundância (esquerda) e Riqueza de Espécies (direita) ao longo dos diferentes tempos de colonização.....	30
<b>Figura 6</b> - Índices de diversidade (IS) (esquerda) e equitabilidade (ISeq) (direita) para os diferentes tempos de colonização. (T1 – 1 mês de colonização; T2 – 3 meses e 1 semana de colonização; T3 – 4 Meses e 2 semanas de colonização; T4 – 5 Meses e 3 semanas de colonização).....	30
<b>Figura 7</b> – Curvas de cumulação de espécies de cada tempo de colonização. (T1 - Primeiro tempo de colonização (Azul); T2 - Segundo tempo de colonização (Vermelho); T3 - Terceiro tempo de colonização (Verde); T4 – Quarto tempo de colonização (Amarelo).....	32
<b>Figura 8</b> - Análise NMDS realizado numa matriz de distância entre as 26 amostras utilizando o índice de Bray-Curtis como medida de similaridade. (T1- Primeiro tempo de colonização ‘T1.1 a T1.6’; T2- Segundo tempo de colonização ‘T2.1 a T2.8’; T3- Terceiro tempo de colonização ‘T3.1 a T3.6’; e T4 – Quarto tempo de colonização ‘T4.1 a T4.6’).....	33
<b>Figura 9</b> - Diagrama da relação rank-abundância dos tempos de colonização (T1, T2, T3 e T4), obtido a partir da análise da distribuição da abundância de espécie, com ajuste dos dados recolhidos ao modelo de distribuição Zipf-Mandelbrot.....	37
<b>Figura 10</b> - Valores percentuais de espécies em função do método de alimentação (T1 – Primeiro Tempo de colonização; T2 – Segundo tempo de colonização; T3 – Terceiro tempo de colonização; e T4 – Quarto tempo de colonização).....	38
<b>Figura 11</b> - Valores percentuais de espécies em função do comportamento (T1 – Primeiro Tempo de colonização; T2 – Segundo tempo de colonização; T3 – Terceiro tempo de colonização; e T4 – Quarto tempo de colonização).....	39
<b>Figura 12</b> - Valores percentuais de espécies em função do habitat (T1 – Primeiro Tempo de colonização; T2 – Segundo tempo de colonização; T3 – Terceiro tempo de colonização; e T4 – Quarto tempo de colonização).....	40

<b>Figura 13</b> - Valores percentuais de espécies em função da posição ambiental (T1 – Primeiro Tempo de colonização; T2 – Segundo tempo de colonização; T3 – Terceiro tempo de colonização; e T4 – Quarto tempo de colonização).....	41
<b>Figura 14</b> – Dendrograma das espécies observadas baseado nos traços funcionais pela distância de ward.D, onde são definidos 8 grupos funcionais.....	43

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1-</b> Cronologia da amostragem dos substratos entre os meses de Maio e Novembro de 2016. ....	22
<b>Tabela 2</b> - Traços biológicos da Macrofauna amostrada, baseada na literatura e base de dados acima mencionados. ....	23
<b>Tabela 3</b> - Número de espécies exclusivas e partilhadas entre tempos de colonização. ....	31
<b>Tabela 4-</b> Resultados da análise SIMPER sobre a matriz Tempo de colonização x espécies. Contr – contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total. Abun.- abundância média do tempo de colonização; Cum%– percentagem da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total.....	34
<b>Tabela 5</b> - Resultados da análise SIMPER sobre a matriz Tempo de colonização x espécies. Contr – contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total. Abund- abundância média do tempo de colonização; Cum%– percentagem da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total.....	34
<b>Tabela 6</b> - Resultados da análise SIMPER sobre a matriz Tempo de colonização x espécies. Contr – contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total. Abund- abundância média do tempo de colonização; Cum%– percentagem da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total.....	35
<b>Tabela 7</b> - Resultados da análise SIMPER sobre a matriz Tempo de colonização x espécies. Contr – contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total. Abund- abundância média do tempo de colonização; Cum%– percentagem da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total.....	35
<b>Tabela 8</b> - Resultados da análise SIMPER sobre a matriz Tempo de colonização x espécies. Contr – contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total. Abund- abundância média do tempo de colonização; Cum%– percentagem da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total.....	36
<b>Tabela 9</b> - Resultados da análise SIMPER sobre a matriz Tempo de colonização x espécies. Contr – contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total. Abund- abundância média do tempo de colonização; Cum%– percentagem da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total.....	36
<b>Tabela 10</b> – Descrição de 12 das espécies responsáveis pela dissimilaridade entre os tempos de colonização (parte da matriz elaborada, sobre os dados funcionais das espécies, ao longo do estudo). ....	42

<b>Tabela 11</b> - Valores de riqueza (Sobs) e abundância (Abund) de espécies para cada tempo de amostragem .....	73
<b>Tabela 12</b> - Índices de diversidade (IS) e equitabilidade (ISeq) para os diferentes tempos de amostragem. ....	73
<b>Tabela 13</b> - Valores de Abundância e Riqueza de Espécies para cada Filo ao longo dos diferentes tempos de colonização.....	73
<b>Tabela 14</b> – Presença-Ausência de espécies ao longo do tempo de colonização. (Por ordem de frequência de presenças) .....	74

## INTRODUÇÃO

---



# 1. INTRODUÇÃO

Os Ecossistemas são sistemas abertos interativos, compostos por comunidades de organismos, gradientes e redes interligadas, existindo contínuo fluxo de matéria e energia. (Willis 1997; Godbold et al. 2011). Compreender os padrões e a origem da variação espaço-temporal de comunidades naturais torna-se assim um dos principais objetivos da ecologia moderna (Chemello & Milazzo 2002; Hauser et al. 2006; Bertocci et al. 2012).

A estrutura de uma comunidade biológica (composição específica, riqueza, abundância relativa, etc.) é moldada por diversos fatores que podem ser bióticos (predação, competição, recrutamento, simbiose, etc.), ou podem ser abióticos (intensidade da luz, disponibilidade de alimento, características hidrodinâmicas, temperatura, salinidade, estrutura de habitat, etc), (Dunson & Travis 1991; McCoy & Bell 1991; Downes et al. 1998; Chemello & Milazzo 2002). Toda esta variabilidade natural se traduz no aumento da complexidade envolvente, sendo um desafio quantificar a relativa importância e influência de cada fator na comunidade ecológica (Taniguchi 2003; Chemello & Milazzo 2002).

## 1.1 Importância das Zonas Costeiras

O oceano é uma componente crucial para a atividade da terra, contribuindo para o seu funcionamento através da sua produtividade, biomassa e diversidade (Volckaert et al. 2008; Prieto et al. 2013). Mais de 95% do volume da sua biosfera é ocupado por organismos marinhos, fornecendo recursos e serviços estimados em 60% do seu valor económico, sendo 2/3 derivados de ecossistemas costeiros (Volckaert et al. 2008).

O ecossistema costeiro, interface entre o domínio marinho e o domínio terrestre, é uma região com uma extraordinária produtividade biológica, abrigando inúmeros habitats diferenciados (zonas estuarinas, dunas, costa rochosa, costa arenosa, florestas de kelp, poças entre marés, etc.). Entre o limite da plataforma continental (até 200 metros de profundidade) e o limite dos terrenos emersos desde a última transgressão marinha, este ecossistema constitui uma das regiões mais importantes a nível ecológico e socioeconómico, sendo por isso crucial a compreensão do funcionamento e estrutura destes sistemas (Clark 1995; Burke et al. 2001; Volckaert et al. 2008; Gustavson 2010).

Devido à concentração da atividade humana nestas áreas, o funcionamento e estrutura deste ecossistema tem vindo a sofrer cada vez mais ameaças (Burke et al. 2001.; Bouma et al. 2014). Com maior impacto nos ecossistemas costeiros apresentam-se as alterações climáticas,

o crescimento populacional, o crescimento económico e o desenvolvimento costeiro. Estes potenciam o aumento de alterações físicas e químicas assim como a mudança da distribuição e a extensão dos habitats, a alteração da distribuição e abundância de espécies, o aumento da poluição e contaminação e a redução de serviços do ecossistema (Gustavson 2010; Airoidi et al. 2008b; Airoidi et al. 2009). As mudanças biofísicas mais preocupantes são: energia local (marés, e ondulação); dinâmica de nutrientes; disponibilidade e requisito de oxigénio; turbidez da água (ou disponibilidade de luz); fragmentação de habitat; e poluição e contaminação (Gustavson 2010; Airoidi et al. 2008b; Airoidi et al. 2008a).

De maneira a transmitir a necessidade de uma maior atenção para estes ecossistemas, devemos entender que a degradação e perda destes habitats afetam todos os componentes da diversidade de espécies e das funções e serviços do ecossistema. Bulleri et al (2002), mostraram haver um declínio da fauna e flora bentónica associada a algas do género *Cystoseira*, assim como Benedetti-Cecchi et al. (2001) demonstraram a diminuição da abundância de invertebrados e aumento de algas formadoras de tapetes densos (*turf-forming algae*) aquando o desaparecimento do género *Cystoseira*. A mais pequena alteração numa comunidade pode desencadear um desequilíbrio total de um habitat, com possíveis repercussões irreversíveis nos diferentes níveis do ecossistema.

Este tipo de investigação sustenta a urgência para medidas adicionais na gestão e conservação das orlas costeiras, revendo-se uma importância acrescida na análise e compreensão do funcionamento e estrutura destes sistemas, de modo a proteger a longevidade e qualidade deste recurso.

## 1.2 Caracterização da costa Portuguesa

Portugal Continental situa-se na zona sudoeste da Península Ibérica, entre as latitudes 37° e 42° N, do sudoeste Europeu. O perímetro costeiro de Portugal Continental apresenta duas orientações principais com cerca de 943 km de linha costeira (Rosa-Santos et al. 2009; Pereira 2010). A costa portuguesa apresenta grande diversidade morfológica e é caracterizada por um misto de praias rochosas e areais, expostas, semi-expostas e abrigadas (Lewis 1964; Sousa-Pinto 1998).

Do ponto de vista biogeográfico Portugal apresenta grande relevância ecológica pois recebe influências climáticas do Oceano Atlântico assim como do Mar Mediterrâneo criando um sistema complexo de condições únicas. Esta dinâmica cria um gradiente de temperatura vertical norte-sul capaz de limitar a distribuição de inúmeras espécies (Araújo et al. 2009;

Cecílio 2012; Martins et al. 2013). Deste modo dá-se a criação de uma subdivisão biogeográfica no Atlântico oriental em duas zonas: a província do Atlântico boreal e a província subtropical ou Lusitânica.

A província Lusitânica estende-se desde a costa ocidental da Península Ibérica até à costa da Bretanha apresentando uma vasta variedade de habitats. Sendo uma área que apresenta diferenças significativas a nível de espécies e a nível climático a província Lusitânica foi ainda dividida em 2 outros grupos: subprovíncia subtropical, que vai desde o estreito de Gibraltar até ao cabo Finisterra; subprovíncia de transição subtropical/boreal que compreende a área entre o cabo Finisterra e a Bretanha (Afonso et al. 2000; Pereira 2004; Lima 2013).

A compreensão e caracterização das comunidades macrobentónicas desta região (subprovíncia subtropical) torna-se bastante pertinente, não só pelo sistema complexo de condições únicas, mas também pela possibilidade de identificar áreas, sistemas ou espécies com necessidade de proteção e conservação.

### **1.3 Zona Intertidal**

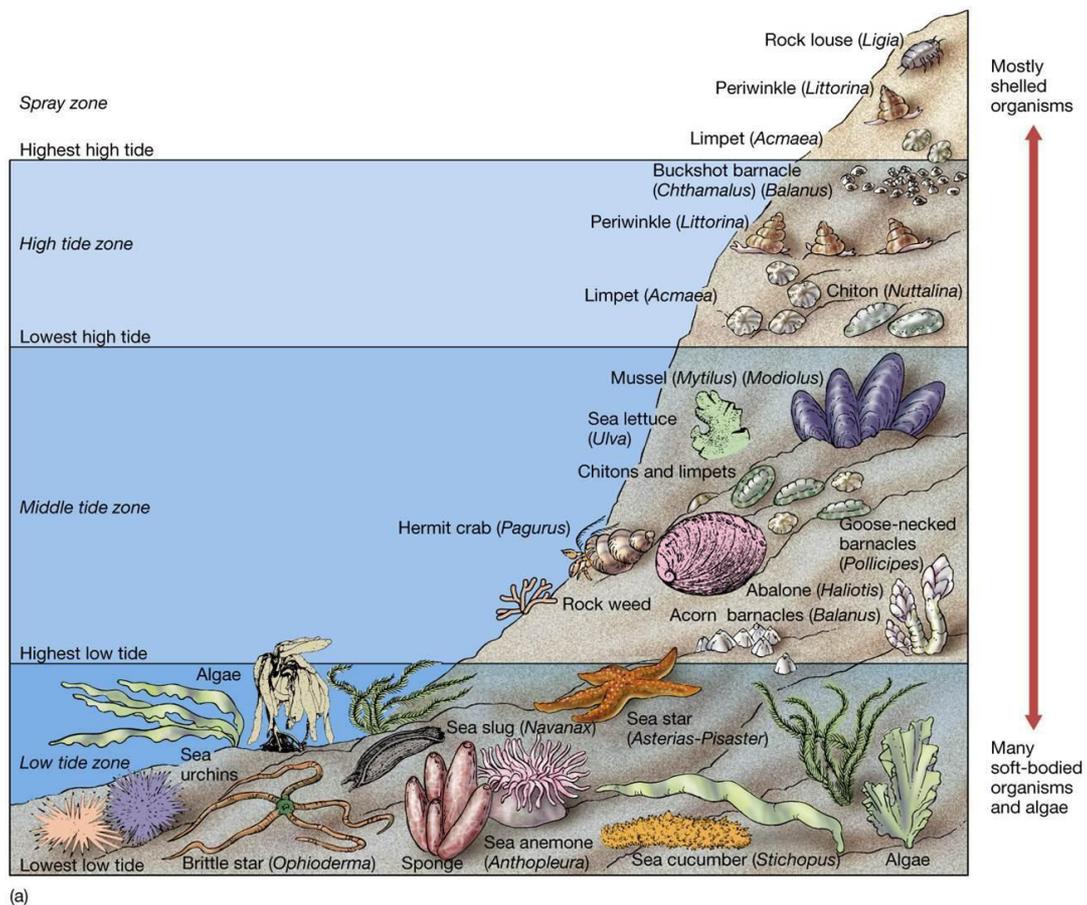
A zona entre marés, considerada zona de transição de ambiente marinho para ambiente terrestre, constitui um biótopo de elevada relevância, acolhendo uma diversidade única de habitats, animais e plantas (Connell 1972; Boaventura 2000; Knox 2001).

Por diversas razões, é considerada uma área ideal para o estudo de questões ecológicas, pois oferece uma grande variedade de ambientes em apenas alguns metros de distância (devido às grandes variações físicas, biológicas e químicas) e ainda revela vantagens de acesso, facilitando procedimentos de campo.

Em zonas entre marés, três fatores principais determinam o tipo de comunidades: amplitude das marés (gradiente de emersão/dessecação), exposição e intensidade da ação das ondas (gradiente horizontal); e o tipo de substrato (rochas, areias finas e grossas, seixos, lamas, etc.) (Knox 2001).

A distribuição vertical dos organismos vê-se relacionada principalmente com o gradiente de emersão/dessecação, assim como a outros fatores biológicos (predação e recrutamento), físicos (marés, exposição à ondulação, temperatura, orientação e tipo de substrato e heterogeneidade topográfica) e químicos (salinidade e nutrientes) (Connell 1972; Raffaelli & Hawkins 1999; Boaventura 2000; Salomão & Coutinho 2007; Juanes et al. 2008). A interface entre água e ar, obriga a uma ordenação das espécies ao longo de um gradiente de acordo com as suas capacidades de lidar com fatores físicos e químicos e de acordo com as suas respostas

aos fatores biológicos (Raffaelli & Hawkins 1999). A presença de determinados organismos como aglomerados de algas, mexilhões, poliquetas tubulares, etc., leva também a alteração do ambiente, sendo na maioria dos casos alterações positivas pois criam condições benéficas para a comunidade (ex.: prevenindo dessecação e oferecendo refúgio). No entanto pode haver outros efeitos, por exemplo, a sombra produzida pelas algas pode reduzir a disponibilidade de luz para pequenos organismos, mas a sua capacidade de fixar sedimentos oferece condições ideais a espécies escavadoras (Raffaelli & Hawkins 1999; Knox 2001). Assim, as características biológicas desenvolvidas em detrimento deste gradiente vertical adicionam a sua própria variação. A complexidade da estrutura de habitat, a produtividade biológica, diversidade de espécies e a intensidade de interações biológicas aumentam todas em direção à zona mais baixa do intertidal (diminui o stress) (Raffaelli & Hawkins 1999).



(a)

Copyright © 2005 Pearson Prentice Hall, Inc.

**Figura 1** – Zonação vertical de uma área típica entre marés.

A distribuição horizontal, relacionada com a exposição à ação das ondas, dá origem a três zonas distintas: **supralitoral**, zona acima do nível mínimo de maré alta, com limite superior no final da zona de influência dos salpicos de água; **médiolitoral**, entre o nível mínimo de maré alta e o nível máximo de maré baixa, onde se dão os diferentes períodos alternados de total

emersão ou imersão; e **infralitoral** que se estende desde o limite inferior do mediolitoral até ao desaparecimento das macroalgas (Raffaelli & Hawkins 1999; Knox 2001; Salomão & Coutinho 2007). Os intertidais rochosos apresentam condições exigentes, os organismos têm de ser capazes de suportar mudanças diárias severas nas condições ambientais ou desenvolver estratégias de realocamento. O tipo de organismos que coloniza estas áreas é normalmente determinado pela profundidade da água, pela exposição à ondulação e ao ar ou pela estabilidade do substrato (Connel 1972, Gustavson 2007). A **zona supralitoral**, que compreende os organismos capazes de resistir à dinâmica emersão/imersão, raramente se encontra submersa excetuando em situações de marés vivas ou de fortes agitações marítimas. Esta zona caracteriza-se pelas condições difíceis para a sobrevivência de organismos, sendo poucos os que são capazes de suportar condições como dessecação e acesso limitado a água (apenas salpicos de gotículas de água), levando a uma menor riqueza específica do local. É uma zona dominada por líquenes incrustantes, algas azuis microscópicas, pequenos gastrópodes e isópodes. A **zona médiolitoral**, compreendendo um conjunto de condições mais estáveis, é povoada por uma grande variedade de espécies animais e algas. A parte superior desta área é habitada por organismos sésseis filtradores como cracas (*Chthamalus sp.*), mexilhões (*Mytilus galloprovincialis*), podendo surgir também algas como *Corallina spp.*, *Mastocarpus stellatus*, entre outras. Ao longo de toda a área várias espécies de gastrópodes (*Gibbula sp.*, *Littorina sp.*) e bivalves (*Patella sp.*) podem ocorrer. A **zona infralitoral**, que apresenta um nível muito menor de stress imposto pelas condições abióticas, é caracterizada por um grande volume e diversidade de algas que só ocasionalmente se encontram expostas. Estes grandes aglomerados geram um maior número de nichos disponíveis, promovendo uma maior diversidade de espécies. Nesta zona surgem espécies de algas castanhas como a *Laminaria spp.* e *Saccorhiza polyschides*, algas vermelhas como *Corallina sp.* e *Mastocarpus sp.*, assim como equinodermes (*Paracentrotus lividus*), poliquetas (*Sabellaria alveolata*) e entre outros (Boaventura 2000; Knox, 2001; Cecílio 2012; Veiga et al. 2014).

Nas zonas intertidais rochosas é comum a existência de poças de maré, que possuem normalmente uma grande diversidade de organismos formando pequenos habitats complexos. Estas definem-se como microcosmos isolados e são consideradas um nicho intertidal com características sublitorais (Underwood & Skilleter 1996; Nybakken 1997; White et al. 2015). A composição e distribuição de organismos nas poças de maré estão diretamente dependentes de fatores como a localização (supra, medio ou infralitoral), a profundidade e as condições físico-químicas destes locais. Geralmente, durante marés baixas, os organismos não se encontram sujeitos a condições físicas adversas tão extremas como os organismos que vivem

em substrato envolvente, mas podem sofrer stress proveniente de evaporação ou diluição das águas. As poças podem, no entanto, servir de refúgio para espécies intertidais que pretendam evitar as condições extremas durante alturas de maior stress (Underwood & Skilleter 1996; Nybakken 1997; White et al. 2015).

As poças de maré são assim microhabitats extremamente produtivos, que suportam uma vasta variedade de organismos e apresentam variação em múltiplos fatores ambientais, sendo por isso sistemas ideais para o estudo da ecologia de comunidades (White et al. 2015).

## 1.4 Estrutura de Habitat

A estrutura física dos habitats tem uma forte influência sobre a composição e diversidade da comunidade (Downes et al. 2000). A nível local, habitats estruturalmente complexos são normalmente mais ricos em espécies, pois facultam maior número de nichos/microhabitats, levando à modificação de interações bióticas, à alteração da divisão de recursos e/ou mudança de amplitude de nicho (McCoy & Bell 1991; Holling 1992; Downes et al. 1998; Tews et al. 2004; McAbendroth et al. 2005; Souza et al. 2015).

O conceito de que a diversidade e abundância de organismos é regulada pela estrutura de habitat (consequentemente a sua complexidade) já à muito que é reconhecida (MacArthur & MacArthur 1961) havendo uma relação positiva entre estes (Hauser et al. 2006; Hansen et al. 2010; Hansen et al. 2011; Veiga et al. 2014).

A estrutura de habitat, um dos fatores determinantes para a distribuição de organismos em todas as escalas (McCoy & Bell 1991; Beck 1998; Beck 2000), compreende a quantidade e variedade de componentes estruturais numa área específica ou volume que podem influenciar espécies e as suas interações fornecendo suporte para estas (McCoy & Bell 1991; Beck 2000; Gosnell et al. 2012). Esta definição foi criada por McCoy & Bell et al. (1991) que descreveram a estrutura do habitat como sendo composta pela complexidade, heterogeneidade e escala. A **complexidade** engloba a variação de estrutura do habitat atribuída à abundância absoluta (por unidade de área ou por unidade de volume) de componentes estruturais individuais como rugosidades, cavidades, rochas, fendas, macroalgas, árvores, etc. (McCoy & Bell 1991; Beck 1998; Beck 2000); a **heterogeneidade** engloba a variação da abundância relativa (por unidade de área ou por unidade de volume) dos diferentes componentes estruturais; e a **escala** engloba a variação atribuída ao tamanho da área ou volume usado para medir a complexidade e a heterogeneidade (McCoy & Bell 1991; Beck 1998; Beck 2000). A estrutura do habitat é assim uma componente complexa de definir (envolve diferentes escalas, diferentes áreas de estudo e

diferentes técnicas experimentais), mas possibilita a compreensão dos mecanismos por de trás da relação habitat/organismo (McCoy & Bell 1991).

Vários estudos tem vindo a demonstrar a importância que a estrutura do habitat apresenta, sendo um fator crucial para o desenvolvimento de vários processos e padrões ecológicos (Benedetti-Cecchi et al. 2001; Bulleri et al. 2002; Byrne 2007; Mangialajo et al. 2008; Hughes 2010). A estrutura do habitat consegue assim desempenhar um papel essencial na regulação da estrutura das comunidades a si associadas, fornecendo recursos (abrigo, nutrientes e local de nidificação) e mediando interações (predação e competição) para um grande número de organismos em vários tipos de ecossistemas (McCoy 1990; Bell et al. 1991). No entanto tem-se em conta que a organização de uma comunidade não é conduzida por um único processo reconhecendo-se a importância da análise de múltiplos processos para a compreensão da estrutura de comunidade (Dunson & Travis 1991).

## **1.5 Formadores de habitat: Macroalgas**

Espécies formadoras de habitat são normalmente reconhecidas por favorecer as comunidades biológicas através de uma variedade de processos que melhoram a sobrevivência, a abundância e a diversidade das espécies locais (Dayton 1972; Bulleri et al. 2002; Bertocci et al. 2014). Estas espécies normalmente proporcionam uma estrutura tridimensional ao sistema, podendo melhorar a produção primária, diminuir o stresse e homogeneizar a variabilidade ambiental (Hughes 2010). Deste modo, estas espécies assumem um papel fundamental na produção e manutenção de padrões de distribuição e abundância de outros organismos (Bulleri et al. 2002; Bertocci et al. 2014).

As macroalgas, especialmente de copa ramosa, são consideradas importantes formadoras de habitat, tanto em zonas subtidais pouco profundas como em zonas intertidais de costas rochosas (Benedetti-Cecchi et al. 2001; Bulleri et al. 2002; Mangialajo et al. 2008). A grande diversidade de macroalgas é traduzida numa vasta variedade de morfologias e tamanhos, desde pequenas algas incrustantes alojadas em pequenas rochas, a enormes florestas de kelp com tamanhos até 50 metros (ex: na costa Este do Pacífico) ou até 4-5 metros na costa atlântica europeia (Pereira 2014; Pereira & Neto 2015).

A estrutura tridimensional fornecida desempenha um dos papéis mais importantes, atuando como um substrato estrutural biológico para uma grande variedade de espécies (Benedetti-cecchi & Cinelli 1992; Mangialajo et al. 2008; Hughes 2010). Estes aglomerados de macroalgas encontram-se geralmente imersos e fixos a um substrato estável e apresentam

suscetibilidade a alterações de fatores bióticos e abióticos do ecossistema marinho (Bertocci et al. 2014). As macroalgas por si só, afetam a comunidade envolvente através da alteração de alguns fatores como a disponibilidade de luz (Reed & Foster 1984), movimento de água (Duggins et al. 1990), dessecação (McCook & Chapman 1991), taxas de recrutamento larvar e densidade e eficiência de predadores (Benedetti-ecchi & Cinelli 1992; Bulleri et al. 2002; Moore et al. 2007). Estas providenciam ainda a outros organismos refúgio contra predadores e servem como alimento para alguns herbívoros (Schmidt & Scheibling 2007).

As principais algas formadoras de habitat das zonas temperadas e rochosas, pertencem às ordens Laminariales e Fucales (Benedetti-Cecchi et al. 2001; Steneck et al. 2002; Mangialajo et al. 2008; Bertocci et al. 2014), partilhando uma dinâmica de competição pelo domínio dos fundos rochosos. As Fucales dominam grande parte do Mediterrâneo, apresentando diversas espécies endémicas (Bulleri et al. 2002; Mangialajo et al. 2008), enquanto as Laminariales dominam grande parte do resto das zonas temperadas (Steneck et al. 2002). Ambas tem a capacidade de produzir grandes estruturas biogénicas com inúmeras associações biotas, mas em diferentes escalas e complexidades (Dayton 1985; Steneck et al. 2002; Mangialajo et al. 2008). Estas estruturas que formam habitats tridimensionais complexos e produtivos, são caracterizadas pela enorme biodiversidade que suportam, conduzindo à criação de condições para uma constante melhoria do habitat biológico (Steneck et al. 2002; Moore et al. 2007; Mangialajo et al. 2008; Hughes 2010).

Por estas razões estas macroalgas são consideradas como importantes engenheiros de ecossistemas (Jones et al. 1994) ou espécies chave (Paine 1969), desempenhando um papel fundamental na manutenção e sobrevivência de grande parte da macrofauna marinha costeira.

## **1.6 Diversidade estrutural das macroalgas**

Dado que este estudo pretende abordar a importância da estrutura do habitat produzido pelas macroalgas, é importante explorar a variedade de morfologias das ordens Laminariales e Fucales. Estas algas castanhas formadoras de copa apresentam estruturas básicas e escalas relativamente diferenciadas.

Uma alga é normalmente constituída por uma fronde (estipe e lâmina) e um órgão de fixação (rizoide), com forma de um pequeno disco ou de um tufo de finos elementos alongados (Pereira 2009).

A estrutura básica dos kelps (Laminariales) consiste num rizoide, uma estrutura tipo raiz que fixa a alga ao substrato, num longo e flexível estipe, estrutura tipo caule, e numa fronde ou

lâmina (Kelly 2005). Estas estruturas podem variar desde poucos centímetros até aos 10 metros de comprimento (Pereira 2009). A distribuição vertical ou zonação dos kelps no substrato subtidal rochoso resulta da resposta de cada espécie a inúmeros fatores como a penetração de luz, exposição às ondas, competição e tolerância à emersão (Kelly 2005).

As algas fucóides apresentam também uma estrutura do tipo rizoide, bem como um caule parenquimatoso (considerado o eixo principal) a partir do qual crescem os eixos secundários, sendo em alguns casos perenes (Ballesteros et al. 1998; Pereira 2009). O crescimento dos eixos é apical e as dimensões e configuração da fronde variam de espécie para espécie (Pereira 2009). Estas algas podem apresentar dimensões desde poucos centímetros a cerca de 70 centímetros de comprimento (Pereira 2009).

## **1.7 Influência da sazonalidade e complexidade das macroalgas sobre a macrofauna marinha**

Para a comunidade de macroalgas, um dos aspetos mais importantes para a evolução e organização da comunidade é a mudança temporal, podendo esta ocorrer de duas formas. Uma é a sucessão, definida como um padrão de colonização e extinção direcional e contínuo, sendo a outra as mudanças sazonais apresentadas no local (Noda et al. 2003). As mudanças sazonais nas comunidades de macroalgas são algo complexas de avaliar, pelo facto de que a maioria das algas intertidais são espécies perenes. Isto leva a que a dinâmica temporal seja uma mistura da sucessão e mudança sazonal (Noda et al. 2003; Jacobucci et al. 2009). Vários estudos demonstram que o crescimento e ocorrência das algas estão limitados a uma temporada, por fatores sazonais como a herbivoria (Cubit 1984), o stress ambiental (Underwood 1981) e as limitações à produção primária (Cubit 1984). Assim, toda esta dinâmica não só afeta as comunidades de algas, como também o estabelecimento da macrofauna associada a estas comunidades. Por exemplo, Leite & Turra (2003) foram capazes de demonstrar uma relação positiva entre a densidade de diversos grupos faunísticos e as algas *Sargassum*, pois estas levam a um aumento de complexidade estrutural e disponibilidade de alimento. O aumento de área de superfície disponível é provavelmente o fator com maior influência, mas é de salientar a possibilidade de haver picos de recrutamento e migração assim como as próprias dinâmicas dos organismos da macrofauna.

Os substratos biológicos, como as macroalgas, tem um papel essencial na organização de comunidades, pois aumentam a área disponível para a colonização e a variedade de recursos disponíveis e fornecem refúgio contra predadores e condições desfavoráveis (Downes et al.

2000; Leite et al. 2007; Veiga et al. 2014). Assim, a complexidade fornecida por estes substratos está geralmente relacionada com altos valores de diversidade e abundância de organismos, tendo sempre em conta a consistência entre escalas (Hauser et al. 2006; Hansen et al. 2010; Hansen et al. 2011; Veiga et al. 2014). A complexidade dos substratos de algas tem origem em fatores como diferenças na morfologia das algas (tamanho da fronde, número e tamanho dos caules, tamanho do rizóide, textura, etc.) que categorizam o nível de complexidade estrutural da alga e a colonização de algas epífitas e de organismos coloniais (Hacker & Steneck 1990; Chemello & Milazzo 2002; Leite et al. 2007; Cacabelos et al. 2010). A qualidade e quantidade de epífitas apresenta grande importância, pois leva a um aumento adicional dos espaços e nichos disponíveis, oferece novos recursos como alimento e participa na determinação de preferências de habitat para alguns invertebrados. Estes organismos adicionam assim um segundo nível de complexidade ao substrato (Chemello & Milazzo 2002; Cacabelos et al. 2010).

Alguns estudos sobre os efeitos da heterogeneidade das macroalgas na colonização foram publicados ao longo dos anos. Hacker & Steneck (1990) avaliaram o efeito da arquitetura do habitat na abundância de anfípodes em aglomerados de algas, onde demonstraram uma relação entre a complexidade do habitat e um aumento dos padrões de diversidade e abundância dos organismos associados. Beck (1998) avaliou a comunidade de moluscos em relação a diferentes complexidades estruturais, Hauser et al. (2006) avaliaram o efeito da complexidade do habitat sobre a abundância e diversidade de macroinvertebrados associados a uma espécie de alga. Cacabelos et al. (2010) avaliaram o efeito da complexidade do habitat de duas espécies de alga castanha com morfologias distintas sobre a macrofauna e Gestoso et al. (2012) comparam o efeito da morfologia de duas espécies de macroalgas (Gênero *Sargassum*) sobre as comunidades de gastrópodes e anfípodes. Em todas estas publicações há demonstração da relação positiva entre habitat estruturalmente complexo e a diversidade e abundância da macrofauna.

## **1.8 Diversidade Taxonómica (TD) e Diversidade e Traços funcionais (FD)**

Um dos importantes desafios da ecologia atual é perceber e prever a ligação entre a biodiversidade e as funções de ecossistema (McGill et al. 2006; Norling et al. 2007). A biodiversidade, definida como diversidade da vida na Terra em todas as suas escalas, desde genes a ecossistemas, assim como todos os seus processos ecológicos e evolutivos que a sustentam (Gaston 1996; Purvis & Hector 2000), é essencial para a sobrevivência, manutenção e evolução dos ecossistemas. Avaliar e quantificar este conceito torna-se essencial mas também

problemático, pois a biodiversidade não é um processo simples, nem se trata de um conceito linear, como um simples valor de riqueza num determinado local (Mouchet et al. 2010). Não há dúvida de que atualmente a biodiversidade se apresenta em grande risco, tornando-se um dos pontos fundamentais perceber as consequências da perda desta para o funcionamento dos ecossistemas. Tendo em conta todas as alterações que ocorrem atualmente a nível global, não é possível avaliar a forma como a biodiversidade se encontra distribuída, ou com que rapidez esta está a desaparecer, a não ser que se consiga traduzi-la em unidades (Purvis & Hector 2000).

Os métodos de medida clássicos da biodiversidade (TD) como a riqueza de espécies e os mais variados índices de diversidade, assentam em três grandes pressupostos: i) todas as espécies são iguais, ii) todos os indivíduos são iguais (independentemente do seu tamanho) e iii) as abundâncias das espécies são corretamente avaliadas com ferramentas adequadas em unidades similares (Magurran 2004; Mouchet et al. 2010). No entanto, as espécies não são todas iguais, não possuem as mesmas características ecológicas, nem tem o mesmo efeito no funcionamento do ecossistema (Diaz & Cabido 2001; Mouchet et al. 2010). Assim, tem sido observada uma transição para uma abordagem mais detalhada, onde se procura analisar aspetos como a diversidade funcional, relacionada com os traços biológicos das espécies e a diversidade filogenética, relacionada com a sua história evolutiva (Diaz & Cabido 2001; McGill et al. 2006; Mouchet et al. 2010).

A diversidade funcional (FD) pode ser definida como uma componente da biodiversidade que quantifica “o valor e a variedade dos traços funcionais das espécies que influenciam o funcionamento do ecossistema” (Tilman 2001). Rosenfeld (2002), por analogia com o conceito de nicho de Hutchinson define diversidade funcional como a distribuição de espécies num espaço funcional onde os eixos são características funcionais (Rosenfeld 2002). Em consequência destas definições pode-se entender que medir diversidade funcional é medir a diversidade dos traços funcionais, onde estes são componentes do fenótipo de um organismo que influencia o ecossistema (Petchey & Gaston 2006). Até hoje, observa-se um aumento de literatura que demonstra que a diversidade funcional melhora o desempenho do ecossistema (Tilman et al. 1997; Naeem & Wright 2003; Petchey et al. 2004; Hooper et al. 2005), embora este seja um conceito complexo, em que os métodos de quantificação que lhe estão associados se encontram, ainda, pouco desenvolvidos (Petchey & Gaston 2002; Mouchet et al. 2010; Schleuter et al. 2010). Duas abordagens têm ganho maior relevância: 1) a diversidade funcional é calculada através da definição de grupos funcionais baseados em características morfológicas e/ou comportamentais (Ex: dieta, métodos de alimentação, habitat de preferência, etc.); 2) a diversidade funcional é calculada com base num traço funcional específico e é medida para

cada espécie (Bremner et al. 2003; Petchey & Gaston 2006; Schleuter et al. 2010; Faulwetter et al. 2014). A primeira abordagem é mais adequada para estudos macro-ecológicos, uma vez que há uma maior disponibilidade de informação para a atribuição de grupos funcionais às espécies (Schleuter et al. 2010). No entanto, não existe ainda consenso sobre qual das abordagens melhor quantifica e avalia a diversidade funcional, pelo que a utilização em conjunto de vários métodos mostra ser a abordagem mais aconselhada (Villéger et al. 2008; Mouchet et al. 2010).

## 1.9 Objetivos Gerais

Esta dissertação centra-se em 3 objetivos principais,

- I. Separar o efeito de estrutura de habitat da atratividade biológica das macroalgas para a macrofauna marinha.
- II. Avaliar os padrões temporais de colonização do substrato artificial criado por parte da macrofauna marinha.
- III. Caracterizar os padrões de diversidade taxonómica e funcional da macrofauna e inferir sobre os mecanismos que determinam os padrões de diversidade taxonómica e funcional das comunidades.

Existem várias evidências que demonstram a importância da estrutura tridimensional fornecida pelas macroalgas para o suporte das mais variadas comunidades macrobentónicas (Benedetti-ecchi & Cinelli 1992; Mangialajo et al. 2008; Hughes 2010). As macroalgas atuam como substratos estruturais biológicos, onde se crê que a estrutura física represente um dos principais fatores capazes de mediar a variabilidade das comunidades macrobentónicas (Norderhaug et al. 2002; Chemello & Milazzo 2002; Kelaher 2003; Hauser et al. 2006; Veiga et al. 2014). Há por isso um interesse acrescido em sustentar esta hipótese, tentando eliminar outras possíveis influências. Neste trabalho, foi criado um substrato artificial, mimetizando a estrutura típica de uma macroalga de copa ramosa, na tentativa de eliminar a influência de possíveis fatores biológicos e químicos inerentes às macroalgas. Espera-se assim que as comunidades macrobentónicas se desenvolvam em função da estrutura tridimensional fornecida, de forma independente do possível efeito atrativo da própria alga.

Um dos principais focos desta dissertação será posto na caracterização e o reconhecimento das comunidades de macrofauna bentónica, pois acredita-se ser um processo essencial não só para a compreensão da relação espécies-diversidade como para a compreensão

do funcionamento dos processos ecológicos e dos ecossistemas costeiros. A avaliação da diversidade taxonômica e funcional crê-se fundamental para a obtenção de informação substancial do funcionamento do ecossistema, compreendendo diversas nuances de variabilidade (Bremner et al. 2006; Guillemot et al. 2011; Rufino et al. 2017).

A presente dissertação visa assim avaliar os padrões temporais de colonização dos substratos, permitindo acompanhar a evolução da colonização de uma comunidade macrobentônica e avaliar a diversidade taxonômica e funcional dessas mesmas comunidades. Desta maneira, espera-se que a colonização ocorra sem influências biológicas ou químicas e seja possível verificar a importância do elemento estrutural providenciado pelas macroalgas de copa ramosa para a estabilidade, resistência e resiliência das comunidades macrobentônicas.



## **MATERIAIS E MÉTODOS**

---



## 2. MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1 Substrato Artificial

Sendo o principal objetivo desta dissertação avaliar a importância e o efeito da estrutura de habitat na macrofauna bentônica, foi desenvolvido um substrato artificial capaz de imitar as características estruturais de determinadas algas, como a copa ramosa. Deste modo será possível assegurar uma unidade de amostragem quantificável e consistente, prevenir a degradação dessas mesmas unidades e eliminar o efeito biológico/químico das macroalgas.

O substrato apresenta uma copa ramificada com as dimensões de 30 cm de altura, 20 cm de diâmetro e uma área de superfície de 2247 cm<sup>2</sup>, sendo composta maioritariamente por plástico e arame. Foram criados 5 substratos com 6 copas cada um. Cada substrato possui uma base de betão onde foram fixadas as copas de modo a facilitar a ancoragem do substrato no local de amostragem e evitar arrastamento através de correntes e ondulação.



**Figura 2** – Construção do substrato Artificial. a) Ilustração de copa ramosa natural; b) Substrato artificial.

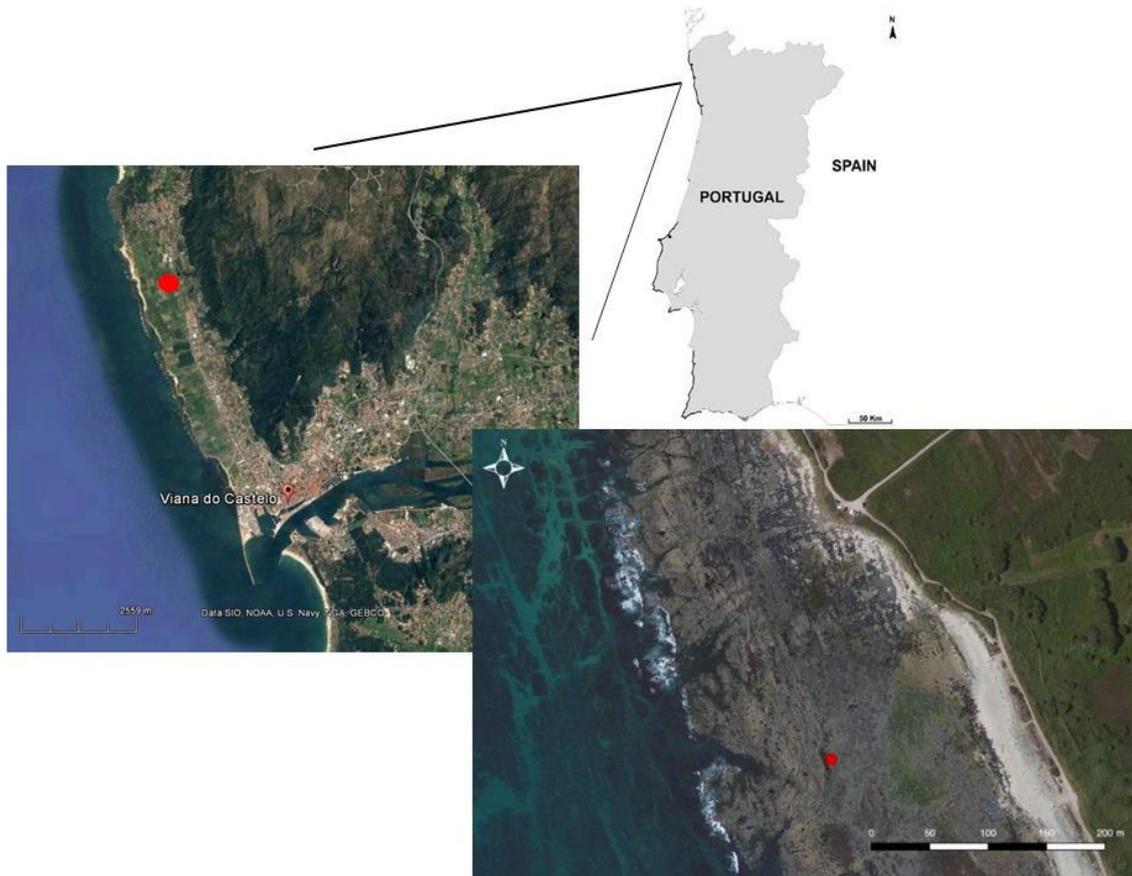
### 2.2 Local de Amostragem

O local de amostragem eleito situa-se numa praia rochosa do Norte de Portugal a cerca de 4 km de Viana do Castelo, em Areosa (41°42'54.55"N e 8°51'14.15"W) (fig.3), onde os substratos foram colocados numa poça de maré, ao abrigo de um esporão rochoso.

Este local apresenta um regime semidiurno de marés com períodos de cerca de 12.25h. Com regime mesotidal a maré baixa atinge em média 1.32 metros de profundidade e a maré alta cerca de 2.68 metros, com máxima variação de maré entre 0.59 m a 3.4 m (Instituto Hidrográfico, 2016). Essa poça manteve um mínimo de 40-50cm de água, mesmo nas marés

mais baixas e durante a maré alta a altura da coluna de água variou entre 2m e 3m. Esta zona costeira é ainda caracterizada pelo substrato rochoso xistoso, xistos quiastolíticos, com afloramentos quartzíticos (Bertocci et al. 2012).

Na costa norte portuguesa, o Verão e o Inverno caracterizam-se por grandes diferenças nas condições ambientais como a temperatura média do ar, precipitação média, intensidade e período de luz, temperatura das águas e condições hidrodinâmicas (Bertocci et al. 2012; Veiga et al. 2014).



**Figura 3** – Localização do local de Amostragem (Ponto vermelho indica local exato).

O regime de ondas é dominado por swells do NW (73%), com o swell do W contribuindo com cerca de 16%. A média de altura da ondulação varia consideravelmente conforme a Estação do ano, onde o período Primavera/Verão apresenta ondulações entre 1 e 3 metros, enquanto no período de Outono/Inverno, altura de ocorrência de grandes tempestades, a ondulação pode ultrapassar os 7 metros de altura. A maioria destas tempestades surge do W ou NWN, com 57% a 90% das tempestades a atingir ondulações de 5 a 6 metros, enquanto tempestades mais violentas (com periodicidade relativa de 3 em 3 anos) podem atingir 9 a 12

metros de altura. A costa portuguesa é em média atingida por 3 tempestades fortes por ano (Dias et al. 2002).

Esta área está sujeita a fortes eventos de afloramento (*upwelling*), trazendo águas frias, ricas em nutrientes, de profundidades entre os 500 e os 1000 m. A combinação de um forte gradiente de pressão atmosférica e ventos (W) ao longo da costa são a causa do desenvolvimento deste fenómeno, enquanto os ventos de sul favorecem o *downwelling*. Isto leva a uma grande variação de nutrientes disponíveis durante o Ano, com aumento na disponibilidade entre abril e setembro (*upwelling*) e com diminuição entre outubro e março (*downwelling*) (Tilstone et al. 1994; Dias et al. 2002).

A temperatura da superfície da água do mar no norte de Portugal varia desde os 12°C no Inverno para cerca de 18°C no Verão. Dependendo da intensidade dos fenómenos de *upwelling*, as temperaturas no Verão podem baixar em cerca de 2°C (Pereira 2004). Já a salinidade da água do mar pode variar entre 35 e 26 PSU<sup>1</sup>, dependendo da influência de águas doces.

Na zona intertidal rochosa, povoamentos biológicos são dominados por espécies como o mexilhão *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck) e as lapas *Chthamalus sp.*, enquanto as poças de maré apresentam uma vasta diversidade de macroalgas e macroinvertebrados. Entre as espécies mais comuns de algas estão *Chondrus crispus*, *Bifurcata bifurcata*, *Sargassum muticum* (espécie exótica de carácter invasivo), as coralinas incrustantes (*Lithophyllum incrustans* (Philippi)) e as articuladas (*Corallina spp.*), e a alga verde *Ulva spp.* (Pereira 2004; Veiga et al. 2014).

### 2.3 Procedimento de Amostragem

A fase inicial da experiência começou com a ancoragem dos substratos a 30 de maio de 2016 e estendeu-se ao longo de 6 meses com amostragens em tempos estratégicos de modo ser possível analisar a progressão da colonização dos substratos (Tabela 1). Em cada amostragem foram retiradas 6 réplicas, (com exceção de setembro onde foram retiradas 8 réplicas) sendo processadas separadamente e armazenadas em sacos de rede de 1mm de malha. Após a recolha, as amostras devidamente identificadas são colocadas no frio (arca portátil), para uma melhor preservação e transporte.

---

<sup>1</sup> PSU: Practical Salinity Units

Em laboratório, numa primeira triagem, cada planta é cuidadosamente retirada do saco, sendo sujeita a uma lavagem com água salgada para facilitar a extração da macrofauna. Este processo é ainda acompanhado pelo uso de um crivo de malha de 1mm, para evitar a perda de material biológico. Os organismos recolhidos foram armazenados em frascos de plástico devidamente rotulados. A fixação inicial foi efetuada com um banho de azoto líquido; após a fixação as amostras foram armazenadas a -4°C até ao momento da triagem final. Numa segunda triagem, com o auxílio de uma lupa binocular, toda a macrofauna recolhida é separada de resíduos ou algas epifíticas, sendo armazenada em etanol absoluto para a preservação do material biológico a longo prazo.

A identificação dos organismos, com recurso mais uma vez a lupa binocular, foi realizada com o auxílio de literatura e várias bases de dados on-line. A literatura utilizada foi principalmente de livros e guias dos seguintes autores: Campbell et al. (1994); Hayward & Ryland (1995); Saldanha & Sacarrão (1997); Fish & Fish (2011); Lincoln (1979) e Naylor (1972). As bases de dados mais utilizadas foram “Marine Species Identification Portal”, BOLD (“The Barcode of Life Data Systems”) e WORMS (“World Register of Marine Species”). A identificação foi conduzida até ao maior detalhe taxonómico possível.

**Tabela 1-** Cronologia da amostragem dos substratos entre os meses de maio e novembro de 2016.

	Ancoragem dos substratos	1º Amostragem (T1)	2º Amostragem (T2)	3º Amostragem (T3)	4º Amostragem (T4)
<b>Data</b>	30 Maio	30 Junho	5 Setembro	13 Outubro	24 Novembro
<b>Tempo de colonização</b>	0	1 mês	3 meses e 1 semana	4 meses e 2 semanas	5 meses e 3 semanas
<b>Tempo de colonização entre amostragens</b>	0	1 mês	2 meses e 1 semana	1 mês e 1 semana	1 mês e 1 semana

## 2.4 Traços Biológicos

Para o cálculo da diversidade funcional foram selecionadas 4 categorias de traços biológicos (life-history traits) com base nas características morfo-fisiológicas e comportamentais que potencialmente podem afetar a distribuição e ocorrência destas espécies (REF). Deste modo, foram avaliados os seguintes traços: i) Método de alimentação; ii) Comportamento; iii) Habitat e iv) Posição ambiental (Tabela 2.).

A informação recolhida sobre os traços biológicos das espécies encontradas proveio de diversas bases de dados como EOL (Encyclopedia of life), MarLIN (The Marine Life Information Network), NMITA (Neogene Marine Biota of Tropical America), WORMS “World Register of Marine Species”, de livros como “Lifestyles and Feeding Biology” de Thiel & Watling (2015) e de publicações como Appadoo & Myers (2003), Wilson & Parker (1996) e Ulrich et al. (1995).

**Tabela 2** - Traços biológicos da Macrofauna amostrada, baseada na literatura e base de dados acima mencionados.

<b>Traços Biológicos</b>	<b>Categorias</b>	
<b>Método de Alimentação</b>	Alimentação por Depósito	
	Alimentação por Suspensão	
	Omnívoro	
	Scanvanger	
	Raspador	
	Ectoparasita	
	Interface	
	Predador	
	Detritívoro	
	Herbívoro	
	Carnívoro	
	<b>Comportamento</b>	Nadador
		Movimento por deriva
Escavadores		
Rastejantes		
Fixação permanente Fixação temporária		
<b>Habitat</b>	Livres	
	Construtores de casúlos	
	Fixos	
	Escavadores-moradores	
<b>Posição no Ambiente</b>	Epibentico	
	Epifítico	
	Epifaunal	
	Epilítico	
	Hiperbentico	
	Infaunal	
	Epizoico Demersal	

## 2.5 Tratamento de Dados e Estatística

O tratamento dos dados foi efetuado no software R (R Core Team 2014) com recurso aos packages *vegan* (Oksanen et al. 2016), *Lattice* (Sarkar 2008), *FD* (Laliberté & Legendre 2010), *multcomp* (Torsten, Hothorn et al. 2008), *MASS* (Venables & Ripley 2002), *ggplot2*

(Wickham 2009), *reshape2* (Wickham 2007), *scales* (Wickham 2016) e *mvabund* (Wang et al. 2012).

No cálculo da diversidade taxonómica recorreu-se às métricas de biodiversidade clássicas como o número de espécies observadas (Sobs ou Riqueza de Espécies), o índice de dominância de Simpson (IS), e o índice de equitabilidade ( $IS_{eq}$ ) (Magurran 2004). A dominância avaliada com o índice de Simpson (IS) é dada pela probabilidade de 2 indivíduos retirados ao acaso serem de espécies diferentes (Magurran 2004). O índice de Simpson (IS) aumenta com a diversidade taxonómica da comunidade variando entre 1 e o número de espécies observadas (Sobs). Dividindo o IS pelo número de espécies total observadas em cada ramo (Sobs), obtemos o índice de equitabilidade ( $IS_{eq}$ ). Este índice varia entre 0 (mínimo de equitabilidade) e 1 (máximo de equitabilidade), onde os valores baixos indicam comunidades dominadas por algumas espécies, enquanto os valores mais elevados indicam uma boa distribuição do número de indivíduos por espécie.

De modo a comparar e testar diferenças estatisticamente significativas entre os diferentes tempos de colonização dos parâmetros Sobs, Abun, IS e  $IS_{eq}$  recorreu-se a modelos lineares generalizados (GLM - Generalized Linear Models). Estes modelos são extensões de modelos de regressões tradicionais que permitem que a média dependa das variáveis explicativas através de uma função e que a variável dependente pertença a um conjunto de distribuições chamada família exponencial (Ex.: Normal, Gaussian, Poisson, QuasiPoisson, Binominal) (Nelder & Wedderburn 1972). Para o parâmetro riqueza de espécies (Sobs) o modelo da família ‘Quasipoisson’ foi o que melhor se ajustou, enquanto para o parâmetro abundância de espécies foi o modelo binomial negativo. Para o índice de dominância de Simpson (IS) e o índice de equitabilidade ( $IS_{eq}$ ) o modelo que forneceu melhor ajuste foi o da família ‘Gaussian’.

De um modo geral, a distribuição das espécies numa determinada comunidade não é uniforme, possuindo poucas espécies muito abundantes e muitas espécies raras. Assim, a distribuição da abundância de espécies pode ajudar na compreensão de quais os processos que determinam a diversidade biológica de uma comunidade (Magurran 2004). Foi por isso, construído um diagrama “rank-abundância” de modo a ser possível analisar e comparar em detalhe as diferentes comunidades. Existem vários modelos de distribuição da abundância de espécies, variando a eficácia conforme os diferentes tipos de comunidades. O modelo de melhor ajuste aos dados é aquele que tem valores de menor desvio AIC (Akaike information criterion) e BIC (Bayesian information criterion), tendo sido ajustados neste trabalho diversos modelos, conforme a sua aptidão.

Para compreender a existência de possíveis diferenças ao nível da composição das espécies entre os tempos de colonização, foram efetuadas análises de dissimilaridade. Esta análise incluiu quatro passos fundamentais: i) cálculo de uma matriz de dissimilaridade entre os tempos de colonização com base no índice de Bray-Curtis (Magurran 2004); ii) análise de NMDS (non-metric multidimensional scaling) (Legendre & Legendre 2012), de modo a verificar a distribuição das amostras segundo o seu tempo de colonização; iii) testar a legitimidade dos resultados anteriores com o teste ANOSIM, verificando a existência ou não de diferenças significativas entre tempos em termos de composição de espécies (Clarke 1993); iv) cálculo do teste de SIMPER que decompõe o índice de Bray-Curtis na contribuição que cada espécie oferece para a dissimilaridade entre os diferentes tempos de colonização, permitindo identificar as espécies responsáveis por tais diferenças (Clarke 1993).

No cálculo da diversidade funcional foi utilizado o índice: FD (Petchey & Gaston 2002), FRic, FEve (Villéger et al. 2008). Para a utilização destes índices se tornar eficaz é essencial ter em conta que nenhum índice de diversidade funcional satisfaz todos os critérios necessários para uma utilização generalizada, sendo por isto necessário projetá-lo de acordo com as características (traços biológicos), as abundâncias e outros eventuais aspetos de diversidade. Petchey & Gaston (2002, 2006), propuseram a medida de diversidade funcional (FD) que se baseia no comprimento total dos ramos de um dendrograma, construído a partir da matriz espécies x traços de um determinado local ou amostra. Villéger et al. (2008) desenvolveram posteriormente três índices com o objetivo de melhor quantificar diferentes aspetos da diversidade funcional de uma comunidade. Esta proposta baseia-se na distribuição das espécies e respetivas abundâncias no espaço multidimensional definido pelos traços biológicos selecionados: Riqueza funcional (FRic – volume do espaço funcional ocupado pela comunidade); Equitabilidade funcional (FEve – regularidade da distribuição da abundância de espécies no espaço do traço funcional); e Divergência funcional (FDiv – representa como a abundância é distribuída ao longo de um eixo (traço funcional), medindo a aproximação das espécies ao limites do espaço funcional). Valores elevados de FD e FRic surgem associados a comunidades com elevada diversidade funcional, por sua vez o índice FEve (com valores entre 1 e 0) revela valor máximo aquando de uma distribuição regular das espécies e das respetivas abundâncias no espaço funcional.



## **RESULTADOS**

---



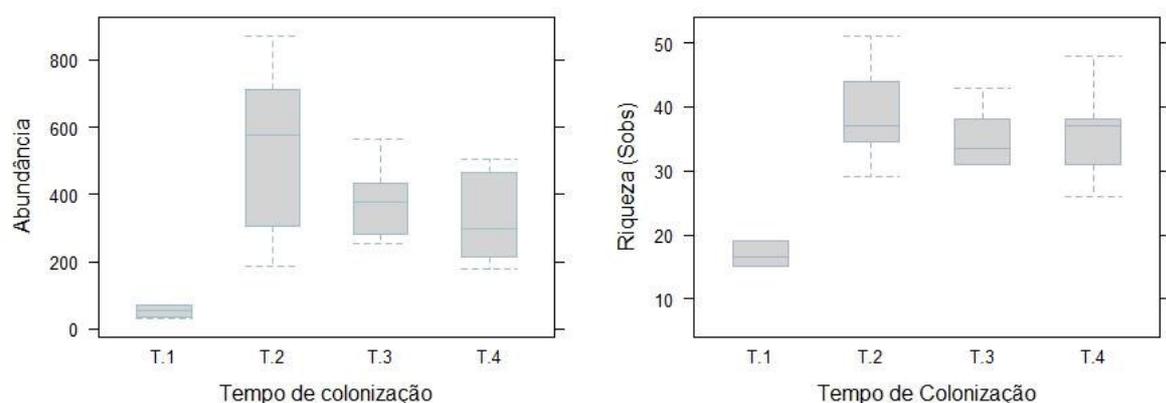
## 3. RESULTADOS

### 3.1 Diversidade Taxonómica (TD)

#### 3.1.1 Riqueza (Sobs), abundância (Abun), diversidade (IS), equitabilidade (ISeq)

Ao longo deste trabalho foram recolhidas 26 amostras num período de 5 meses e três semanas, de onde foram identificados 8800 indivíduos, de 147 espécies diferentes (Anexo 1). Dos diferentes tempos de colonização o valor máximo de espécies observado (100) e o valor máximo de indivíduos (4240) estão ambos associados ao segundo tempo de colonização (T2) amostrado em setembro (3 meses e uma semana). O valor mínimo de espécies observadas (43) e o valor mínimo de indivíduos (318) provém do primeiro tempo de colonização (T1) amostrado em junho (1 mês de colonização) (Anexo 1).

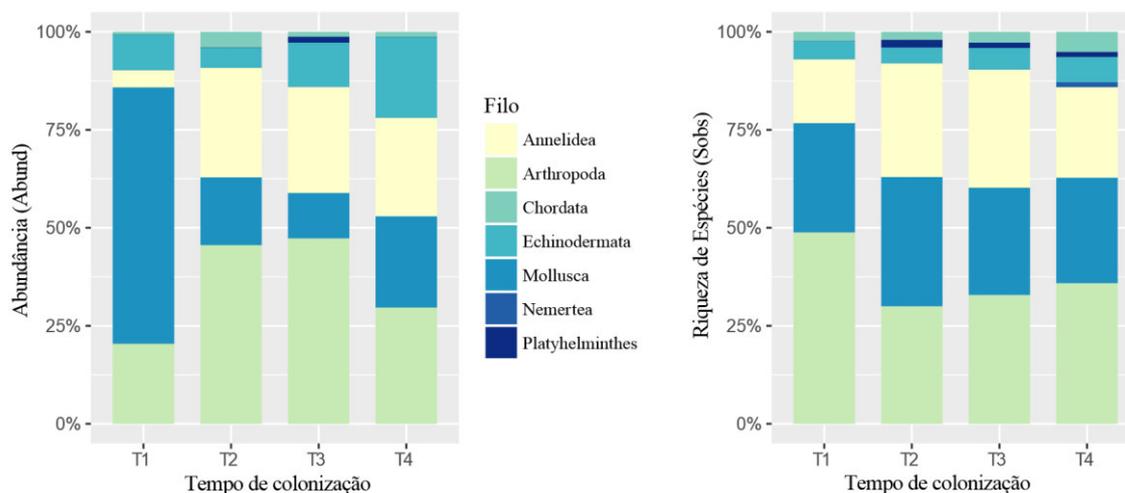
A riqueza média mais baixa observada ocorreu no primeiro tempo de colonização ( $Sobs_{T1}=15.5\pm 4.46$ ) e a mais elevada ocorreu no segundo tempo de colonização ( $Sobs_{T2}=38.9\pm 7.10$ ), tendo sido observadas diferenças estatisticamente significativas entre  $Sobs_{T1}$  e os restantes tempos (GLM:  $LTR_{quasipoisson}=79.0$ , G.L= 22;27.2,  $p<0.001$ ). A abundância média mais baixa observada deu-se no primeiro ( $Abun_{T1}=53\pm 16.16$ ) e a mais elevada em no segundo tempo ( $Abun_{T2}=530\pm 254.5$ ), tendo sido também comprovado estatisticamente haver diferenças significativas entre o tempo de colonização T1 e os restantes tempos de colonização (GLM:  $LTR_{neg.bin}=41.8$ , G.L= 22;26.3,  $p<0.001$ ).



**Figura 4** - Valores de abundância (Abund) e Riqueza de espécies (Sobs) para cada tempo de colonização. (T1 – 1 mês de colonização; T2 – 3 meses e 1 semana de colonização; T3 – 4 Meses e 2 semanas de colonização; T4 – 5 Meses e 3 semanas de colonização).

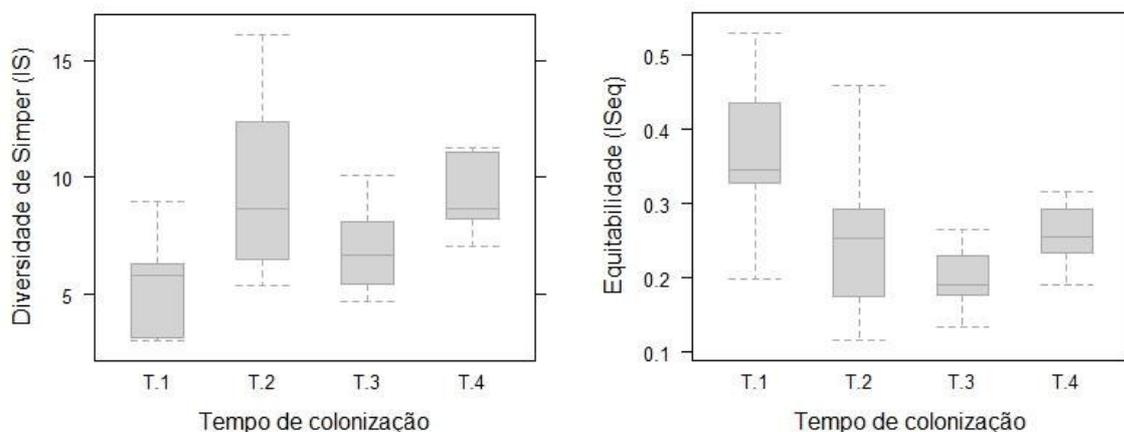
A macrofauna identificada distribui-se por 7 Filos (Annelida; Arthropoda; Chordata; Echinodermata; Mollusca; Nemertea e Platyhelminthes), sendo Annelida, Arthropoda e

Mollusca os dominantes, tanto a nível de riqueza de espécies como de abundância. No primeiro tempo de colonização (Figura 5) o filo Mollusca apresenta maior abundância de organismos (Abun= 208; 65.4%) no entanto os tempos seguintes de colonização são dominados pelo filo Arthropoda (T2: Abun= 1934; 45.6%; T3: Abun= 1085; 47.3%; e T4: Abun= 578; 29.7%).



**Figura 5** – Valores percentuais de cada Filo para a Abundância (esquerda) e Riqueza de Espécies (direita) ao longo dos diferentes tempos de colonização.

A nível de riqueza de espécies (Figura 5), no primeiro tempo de colonização (T1) são os Arthropoda que apresentam maior número de espécies (Sobs= 21; 48.8%) enquanto no segundo tempo de colonização (T2) são os Mollusca (Sobs= 33; 33%). No terceiro (T3) e no quarto (T4) tempo de colonização os Arthropoda voltam a ter maior riqueza de espécies (Sobs= 24; 32.9% e Sobs= 28; 35.9%), seguidos dos Annelida (Sobs= 22; 30.1% e Sobs= 21; 23.1%) e Mollusca (Sobs= 20; 27.4% e Sobs= 21; 26.9%).



**Figura 6** - Índices de diversidade (IS) (esquerda) e equitabilidade (ISeq) (direita) para os diferentes tempos de colonização. (T1 – 1 mês de colonização; T2 – 3 meses e 1 semana de colonização; T3 – 4 Meses e 2 semanas de colonização; T4 – 5 Meses e 3 semanas de colonização).

Quanto à diversidade de Simpson (IS) o primeiro tempo de colonização (T1) apresentou o menor valor ( $IS= 5.53 \pm 2.23$ ), enquanto o segundo tempo (T2) apresentou o maior ( $IS= 9.57 \pm 3.98$ ), (Figura 6). Entre os tempos de amostragem foram encontradas diferenças estatisticamente significativas apenas entre o primeiro tempo de colonização (T1) e o segundo tempo (T2) (GLM:  $LTR_{\text{gaussian}}=70.8$ , G.L= 22; 169,  $p=0.026$ ).

Ao nível da equitabilidade (ISeq), o terceiro tempo (T3) apresenta o valor mais baixo ( $IS= 0.198 \pm 0.05$ ), enquanto o primeiro tempo (T1) apresenta o valor mais elevado ( $IS= 0.36 \pm 0.11$ ), sendo comprovadas diferenças estatisticamente significativas entre estes (GLM:  $LTR_{\text{gaussian}}=1.1$ , G.L= 22;2.3,  $p=0.015$ ).

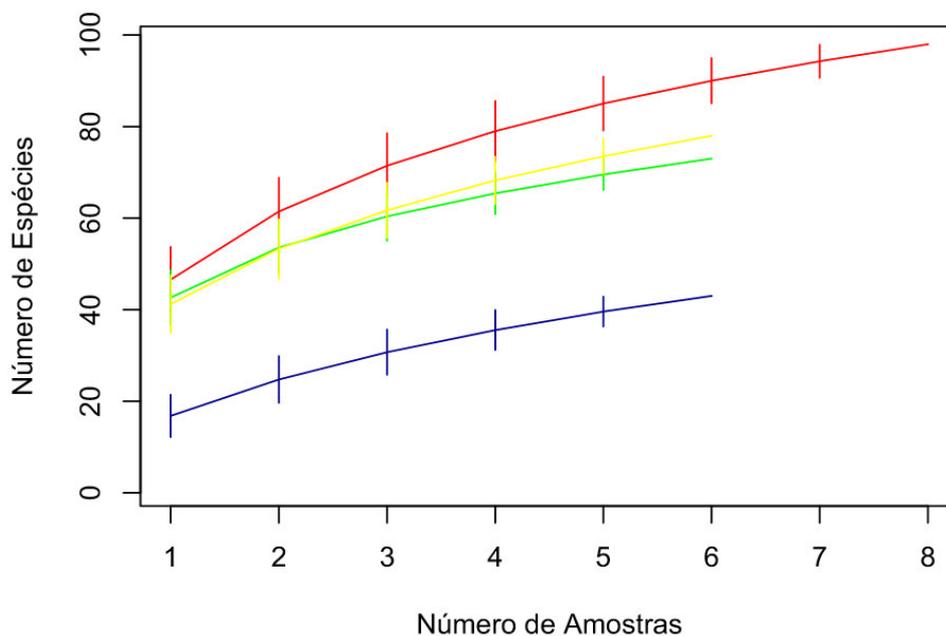
Analisando a distribuição das espécies por cada tempo de colonização verificou-se que o primeiro tempo T1 apresenta o menor número de espécies exclusivas ( $S_{\text{exc}}=9$ ), o segundo tempo (T2) apresenta o número mais elevado ( $S_{\text{exc}}=26$ ), o terceiro tempo (T3) apresenta 11 e o quarto tempo (T4) 18 espécies exclusivas. Verifica-se ainda que os tempos T2-T3, T2-T4 e T3-T4 compartilham um elevado número de espécies (51, 54 e 45 respectivamente) (Tabela 3.). Os tempos com menor número de espécies partilhadas são o primeiro e o último (T1-T4).

**Tabela 3** - Número de espécies exclusivas e partilhadas entre tempos de colonização. (T1 – 1 mês de colonização; T2 – 3 meses e 1 semana de colonização; T3 – 4 Meses e 2 semanas de colonização; T4 – 5 Meses e 3 semanas de colonização).

	<b>Exclusivas</b>	<b>T2</b>	<b>T3</b>	<b>T4</b>
<b>T1</b>	9	30	25	18
<b>T2</b>	26	-	51	54
<b>T3</b>	11	-	-	45
<b>T4</b>	18	-	-	-

### 3.1.2 Curvas de acumulação de espécies

Observando as curvas de acumulação de espécies para cada tempo de colonização pode verificar-se que estas tendem para uma assíntota, permitindo inferir que o esforço da amostragem deve variar entre as 6 e as 8 amostras (Fig.7). Os diferentes padrões das curvas de acumulação também revelam a existência de diferenças entre os diferentes tempos de colonização em relação ao número de espécies observadas.

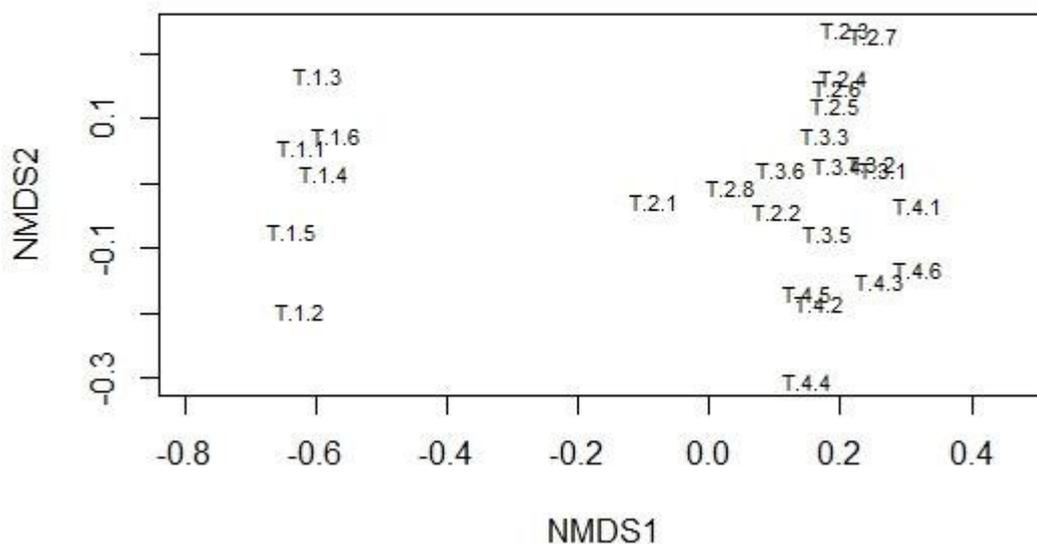


**Figura 7** – Curvas de acumulação de espécies de cada tempo de colonização. (T1 - Primeiro tempo de colonização (Azul); T2 - Segundo tempo de colonização (Vermelho); T3 - Terceiro tempo de colonização (Verde); T4 – Quarto tempo de colonização (Amarelo)).

### 3.1.3 Análise de dissimilaridade e NMDS

Na Figura 8. está representado o resultado de uma análise NMDS, com base na análise de dissimilaridade entre os vários tempos, utilizando a distância de Bray-Curtis e a matriz de composição de espécies dos diferentes tempos de colonização. É possível verificar um distanciamento claro de um dos grupos, correspondente ao primeiro tempo de colonização (T1). Os restantes três grupos formados apresentam maior proximidade entre si (3 tempos de colonização T2, T3, T4), verificando-se um certo nível de homogeneização. No entanto, no eixo vertical é bem visível a discriminação dos 3 tempos restantes, mais evidente entre T4 e T2/T3.

Este resultado é reforçado pelo teste ANOSIM que demonstra diferenças significativas entre os grupos amostrados (ANOSIM statistic  $r= 0,7222$ ).



**Figura 8** - Análise NMDS realizado numa matriz de distância entre as 26 amostras utilizando o índice de Bray-Curtis como medida de similaridade. (T1- Primeiro tempo de colonização ‘T1.1 a T1.6’; T2- Segundo tempo de colonização ‘T2.1 a T2.8’; T3- Terceiro tempo de colonização ‘T3.1 a T3.6’; e T4 – Quarto tempo de colonização ‘T4.1 a T4.6’)

### 3.1.4 Análise de SIMPER

Através da análise de SIMPER, é possível compreender a contribuição de cada espécie para a dissimilaridade encontrada entre os diferentes tempos de colonização (T1-T2, T1-T3, T1-T4, T2-T3, T2-T4 e T3-T4), permitindo identificar as espécies indicadoras com maior relevância.

Na tabela 4. são apresentados os resultados obtidos entre os diferentes tempos de amostragem podendo verificar-se que entre o primeiro tempo de colonização e o segundo (T.1-T.2) 8 espécies são responsáveis por cerca de 70.8 % da dissimilaridade total, onde o género *Microdeutopus sp.* apresenta uma contribuição média de 23.2% e o género *Circeis sp.* de 10.3%. As espécies responsáveis por esta dissimilaridade encontram-se maioritariamente associadas ao 2º tempo de colonização (T2), estando apenas *Microdeutopus damnoniensis* e *Microdeutopus anomalus* associadas também ao 1º tempo de colonização (T1).

**Tabela 4-** Resultados da análise SIMPER sobre a matriz Tempo de colonização x espécies. % Contr – percentagem da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total. Abund- abundância média da espécie em cada tempo de colonização; Cum%– percentagem cumulativa da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total.

Taxa	% Contr.	Abund.		% Cum
		T1	T2	
<i>Microdeutopus sp</i>	23.2	0.00	152.00	26.4
<i>Circeis sp</i>	10.3	0.00	64.50	38.1
<i>Microdeutopus damnoniensis</i>	6.27	0.50	41.50	45.2
<i>Heteranomia squamula</i>	6.25	0.00	39.75	52.3
<i>Janua heterostropha</i>	4.6	0.00	28.63	57.6
<i>Spirorbis spirorbis</i>	4.5	0.00	25.50	62.6
<i>Botryllus schlosseri</i>	4.0	0.00	21.00	67.2
<i>Microdeutopus anomalus</i>	3.2	0.33	17.25	70.8

Entre o 1º tempo de colonização e o 3º (Tabela 5.; T1-T3) 8 espécies são responsáveis por cerca de 70.8% da dissimilaridade total, sendo novamente os géneros *Microdeutopus sp.* (27.6%) e *Circeis sp* (8.6%) responsáveis pelas contribuições médias mais elevadas. A maioria das espécies está associada com o 3º tempo de colonização (T3), excetuando *Microdeutopus chelififer*, *Rissoa parva* e *Microdeutopus damnoniensis* que se encontram também associados ao 1º tempo de colonização (T1).

**Tabela 5 -** Resultados da análise SIMPER sobre a matriz Tempo de colonização x espécies. %Contr – percentagem da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total. Abund- abundância média da espécie em cada tempo de colonização; %Cum– percentagem cumulativa da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total.

Taxa	% Contr.	Abund.		% Cum
		T1	T3	
<i>Microdeutopus sp.</i>	27.6	0.00	118.83	29.9
<i>Circeis sp.</i>	8.6	0.00	39.83	39.4
<i>Amphipholis squamata</i>	8.2	0.00	36.17	48.4
<i>Microdeutopus damnoniensis</i>	7.6	0.50	31.33	56.7
<i>Spirorbis spirorbis</i>	3.6	0.00	16.00	60.7
<i>Janua heterostropha</i>	3.4	0.00	16.00	64.4
<i>Rissoa parva</i>	3.2	19.83	6.33	67.9
<i>Microdeutopus chelififer</i>	2.6	0.167	11.17	70.8

Entre o 1º tempo de colonização e o 4º (Tabela 6.; T.1-T.4) 8 espécies são responsáveis por cerca de 70.9% da dissimilaridade total, sendo a espécie *Amphipholis squamata* responsável por uma contribuição de 16.4% e o género *Microdeutopus sp.* de 14.9%. Todas as espécies se encontram novamente associadas ao 4º tempo de colonização (T4) com a exceção de *Microprotopus longimanus*, *Platynereis dumerilii* e *Rissoa parva* que se apresentam também associados ao 1º tempo de colonização (T1).

**Tabela 6** - Resultados da análise SIMPER sobre a matriz Tempo de colonização x espécies. %Contr – percentagem da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total. Abund- abundância média da espécie em cada tempo de colonização; %Cum– percentagem cumulativa da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total.

Taxa	% Contr.	Abund.		% Cum
		T1	T4	
<i>Amphipholis squamata</i>	16.4	0.00	60.17	17.7
<i>Microdeutopus sp</i>	14.9	0.00	58.00	33.8
<i>Circeis sp</i>	7.3	0.00	27.33	41.8
<i>Heteranomia squamula</i>	6.9	0.00	31.33	49.2
<i>Microprotopus longimanus</i>	5.7	0.17	19.83	55.4
<i>Platynereis dumerilii</i>	4.97	0.33	19.00	60.7
<i>Spirorbis spirorbis</i>	4.95	0.00	18.83	66.1
<i>Rissoa parva</i>	4.45	19.83	4.00	70.9

Entre o 2º tempo de colonização e o 3º (Tabela 7.; T2-T3) 8 espécies são responsáveis por 61.6% da dissimilaridade total (*Microdeutopus sp*, *Circeis sp.*, *Heteranomia squamula*, *Amphipholis squamata*, *Microdeutopus damnoniensis*, *Botryllus schlosseri*, *Janua heterostropha* e *Microdeutopus anomalus*) sendo o género *Microdeutopus sp.* responsável por 9.7% da dissimilaridade e o género *Circeis sp.* responsável por 4.4%. Todas as espécies se encontram associadas a ambos os tempos de colonização.

**Tabela 7** - Resultados da análise SIMPER sobre a matriz Tempo de colonização x espécies. %Contr – percentagem da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total. Abund- abundância média da espécie em cada tempo de colonização; %Cum– percentagem cumulativa da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total.

Taxa	% Contr.	Abund.		% Cum
		T2	T3	
<i>Microdeutopus sp</i>	9.7	152.00	118.83	20.0
<i>Circeis sp</i>	4.4	64.50	39.83	29.1
<i>Heteranomia_squamula</i>	3.3	39.75	8.50	35.9
<i>Amphipholis squamata</i>	3.2	9.38	36.17	42.7
<i>Microdeutopus damnoniensis</i>	3.1	41.50	31.33	49.2
<i>Botryllus schlosseri</i>	2.3	21.00	4.50	53.7
<i>Janua heterostropha</i>	1.9	28.63	16.00	57.8
<i>Microdeutopus anomalus</i>	1.8	17.25	1.50	61.6

Entre o 2º tempo de colonização e o 4º (Tabela 8.; T2-T4), 8 espécies são responsáveis por 61% da dissimilaridade total (*Microdeutopus sp*, *Circeis sp.*, *Heteranomia squamula*, *Amphipholis squamata*, *Microdeutopus damnoniensis*, *Botryllus schlosseri*, *Janua heterostropha* e *Microprotopus longimanus*), onde o género *Microdeutopus sp.* é responsável por 11.3% da dissimilaridade e *Amphipholis squamata* por 6.4%. Todas as espécies se

encontram associadas a ambos os tempos de colonização, com a exceção de *Microprotopus longimanus* que apenas se liga ao 4º tempo de colonização (T4).

**Tabela 8** - Resultados da análise SIMPER sobre a matriz Tempo de colonização x espécies. %Contr – percentagem da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total. Abund- abundância média da espécie em cada tempo de colonização; %Cum– percentagem cumulativa da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total.

Taxa	%Contr.	Abund.		%Cum
		T2	T4	
<i>Microdeutopus sp.</i>	11.3	152.00	58.00	18.1
<i>Amphipholis squamata</i>	6.4	9.38	60.17	28.5
<i>Circeis sp.</i>	4.8	64.50	27.33	36.2
<i>Heteranomia squamula</i>	4.0	39.75	31.33	42.7
<i>Microdeutopus damnoniensis</i>	3.9	41.50	4.17	48.9
<i>Janua heterostropha</i>	2.7	28.63	4.83	53.2
<i>Microprotopus longimanus</i>	2.6	0.00	19.83	57.3
<i>Botryllus schlosseri</i>	2.3	21.00	3.33	61.0

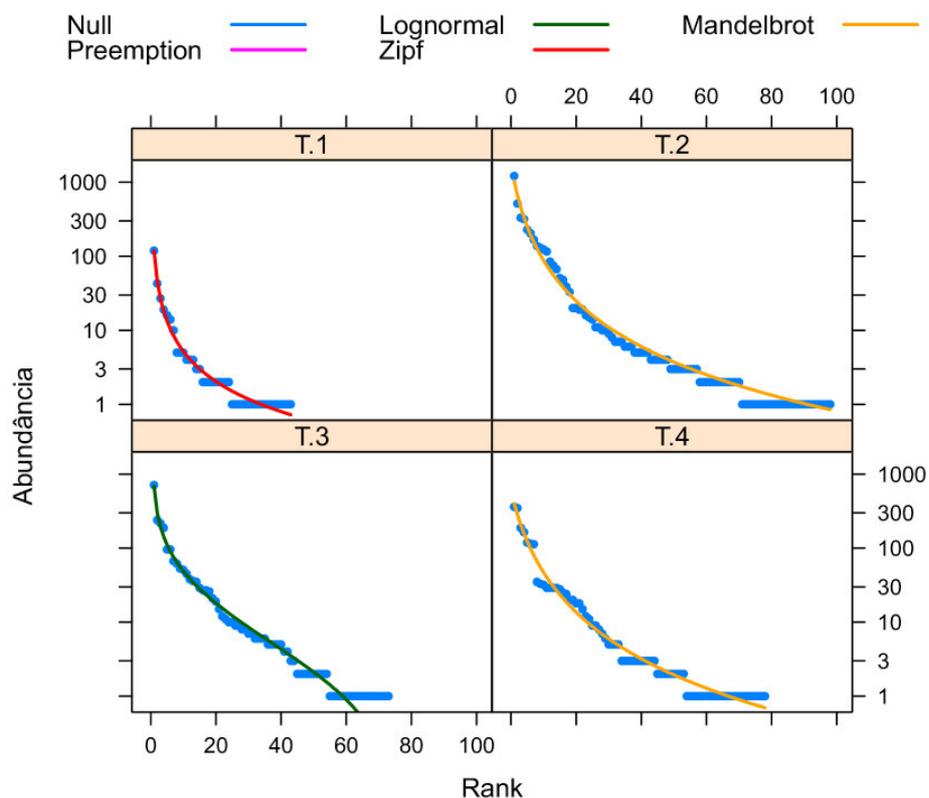
Entre o 3º tempo de colonização e o 4º (Tabela 9.; T3-T4), 8 espécies são responsáveis por 61.2% da dissimilaridade total (*Microdeutopus sp.*, *Circeis sp.*, *Heteranomia squamula*, *Amphipholis squamata*, *Microdeutopus damnoniensis*, *Platynereis dumerilii*, *Microdeutopus chelifera* e *Microprotopus longimanus*), onde o género *Microdeutopus sp.* apresenta uma contribuição média de 9.9% para a dissimilaridade e a espécie *Amphipholis squamata* apresenta uma contribuição de 4.4%. Todas as espécies se encontram associadas a ambos os tempos com a exceção de *Microdeutopus chelifera*, que apenas se encontra associado ao 3º tempo (T3).

**Tabela 9** - Resultados da análise SIMPER sobre a matriz Tempo de colonização x espécies. %Contr – percentagem da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total. Abund- abundância média da espécie em cada tempo de colonização; %Cum– percentagem cumulativa da contribuição média de cada espécie para a dissimilaridade total.

Taxa	%Contr.	Abund.		%Cum
		T3	T4	
<i>Microdeutopus sp</i>	9.9	118.83	58.00	19.2
<i>Amphipholis squamata</i>	4.4	36.17	60.17	27.8
<i>Microdeutopus damnoniensis</i>	4.2	31.33	4.17	35.8
<i>Circeis sp</i>	3.3	39.83	27.33	42.3
<i>Heteranomia squamula</i>	3.2	8.50	31.33	48.6
<i>Microprotopus longimanus</i>	2.9	0.00	19.83	54.3
<i>Platynereis dumerilii</i>	1.9	8.83	19.00	58.0
<i>Microdeutopus chelifera</i>	1.6	11.17	0.00	61.2

### 3.1.5 Relação Rank-Abundância

A análise da relação rank-abundância (Figura 9.) para cada tempo de colonização revelou diferentes padrões entre os diferentes tempos de colonização. Por consequente, no 1º tempo de colonização (T1) o melhor modelo de ajuste foi o Zipf, para o 2º (T2) e 4º (T4) tempo de colonização foi o modelo Mandelbrot e para o 3º tempo de colonização (T3) foi o modelo lognormal. No 1º tempo (T1) a curva apresenta uma menor extensão, indicando um baixo número de espécies dominantes (aparecerem em primeiro lugar) e um baixo número de espécies raras, caracterizando uma comunidade pouco desenvolvida. No 2º tempo (T2) a curva apresenta uma distribuição que resulta da existência de um número elevado de espécies pouco abundantes, e de várias espécies abundantes (que dominam a colonização do espaço ecológico). No 3º tempo (T3), a curva apresenta uma distribuição ligeiramente diferente da T2 com um menor número de espécies raras em relação ao segundo tempo, refletindo num maior declive. No 4º tempo (T4), a curva apresenta características semelhantes à curva do segundo tempo (T2) embora apresente uma diminuição da abundância de espécies dominantes.



**Figura 9** - Diagrama da relação rank-abundância dos tempos de colonização (T1, T2, T3 e T4), obtido a partir da análise da distribuição da abundância de espécie, com ajuste dos dados recolhidos ao modelo de distribuição Zipf-Mandelbrot.

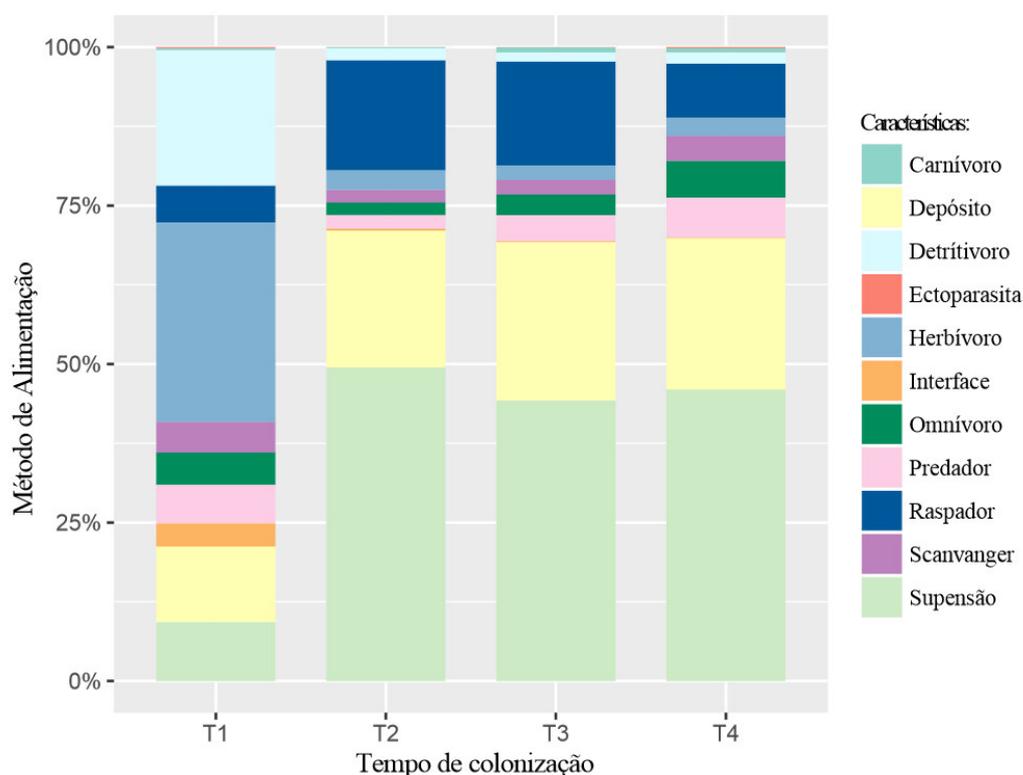
## 3.2 Diversidade e Traços Funcionais (FD)

### 3.2.1 Número de espécies por cada categoria de traços

Para cada traço biológico considerado neste estudo, calculou-se a média percentual das espécies de macroinvertebrados, tendo em consideração a que categoria pertenciam. Após o cálculo das percentagens procedeu-se ao cálculo das médias dos 4 diferentes tempos de colonização assim como a média do tempo total de colonização.

#### a) Método de alimentação

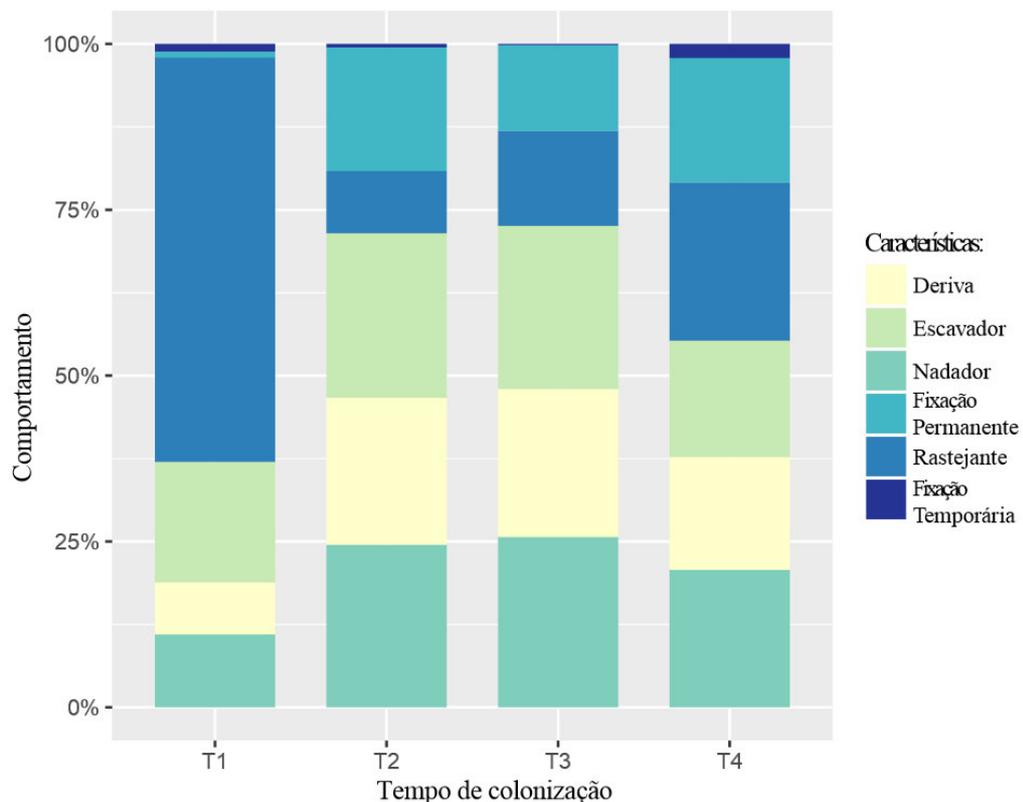
A distribuição percentual de espécies em função do método de alimentação encontra-se disposto na figura 10, onde é possível verificar uma clara diferença das distribuições das categorias entre o primeiro tempo de colonização (T1) e os restantes tempos (T2, T3 e T4). No primeiro tempo de colonização (T1) as categorias com maior representatividade são “Herbívoros” (31.4%) e “Detritívoros” (21.4%), enquanto nos restantes tempos de colonização (T2, T3 e T4) as categorias dominantes são “Alimentação por suspensão” (49.5%, 44.3%, 46%) e “Alimentação por depósito” (21.5%, 24.9%, 23.8%) seguidos dos “Raspadores” (17.3%, 16.3%, 8.5%).



**Figura 10** - Valores percentuais de espécies em função do método de alimentação (T1 – Primeiro Tempo de colonização; T2 – Segundo tempo de colonização; T3 – Terceiro tempo de colonização; e T4 – Quarto tempo de colonização).

## b) Comportamento

A distribuição percentual de espécies em função do comportamento encontra-se disposto na figura 11, onde é possível verificar uma clara diferença das distribuições das categorias entre o primeiro tempo de colonização (T1) e os restantes (T2, T3 e T4). No primeiro tempo de colonização (T1) as categorias dominantes são “Rastejantes” (60.9%) e “Escavadores” (18.2%) enquanto nos restantes tempos de colonização (T2, T3 e T4) existe uma distribuição equilibrada entre 5 das categorias “Fixação Permanente” (18.6%, 12.9%, 18.7%), “Rastejantes” (9.2%, 14.3, 23.8%), “Escavadores” (24.7%, 24.5%, 17.5), “movimento por deriva” (22.1%, 22.3%, 17.2%), “Nadador” (24.5%, 25.7%, 20.7%).

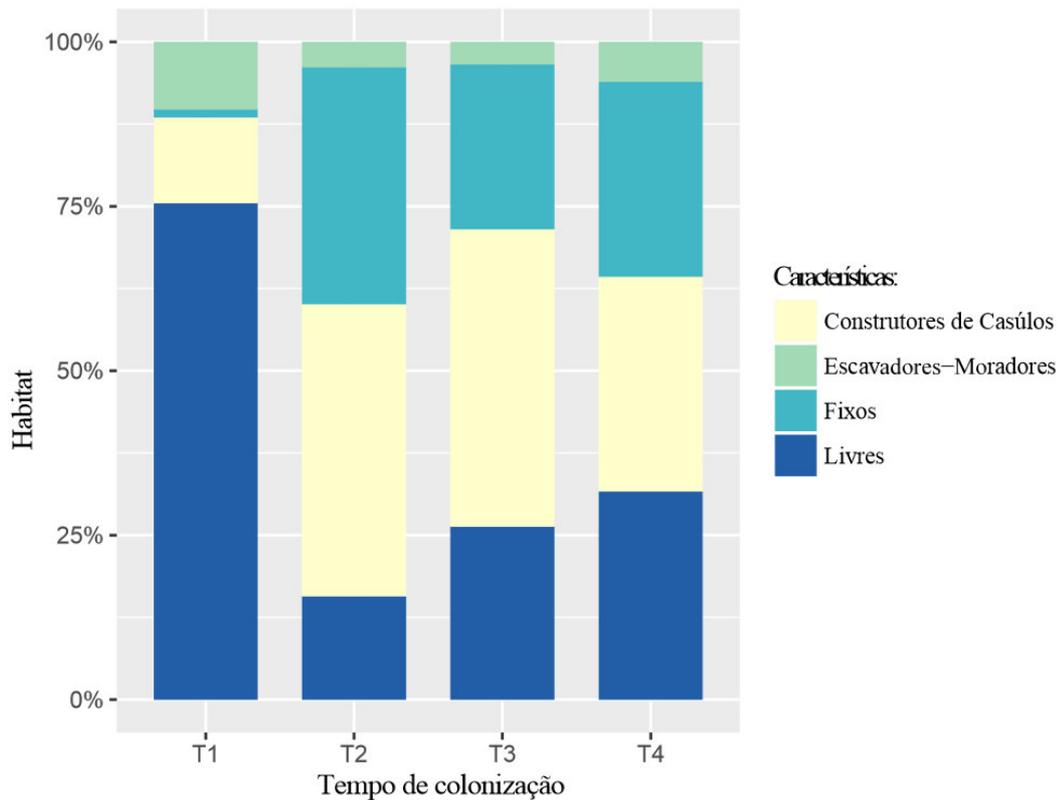


**Figura 11** - Valores percentuais de espécies em função do comportamento (T1 – Primeiro Tempo de colonização; T2 – Segundo tempo de colonização; T3 – Terceiro tempo de colonização; e T4 – Quarto tempo de colonização).

## c) Habitat

A distribuição percentual de espécies em função do habitat encontra-se disposto na figura 12, onde é possível verificar uma clara diferença das distribuições

das categorias entre o primeiro tempo de colonização (T1) e os restantes (T2, T3 e T4). No primeiro tempo de colonização (T1) a categoria dominante é “Livre” (75.5%) e enquanto nos restantes tempos de colonização (T2, T3 e T4) há um domínio das categorias “construtor de casulos” (44.4%, 45.1%, 32.6%) e “Fixo” (36.1%, 25.1%, 29.6%), seguidas da categoria “Livre” (15.7%, 26.3%, 31.6%).

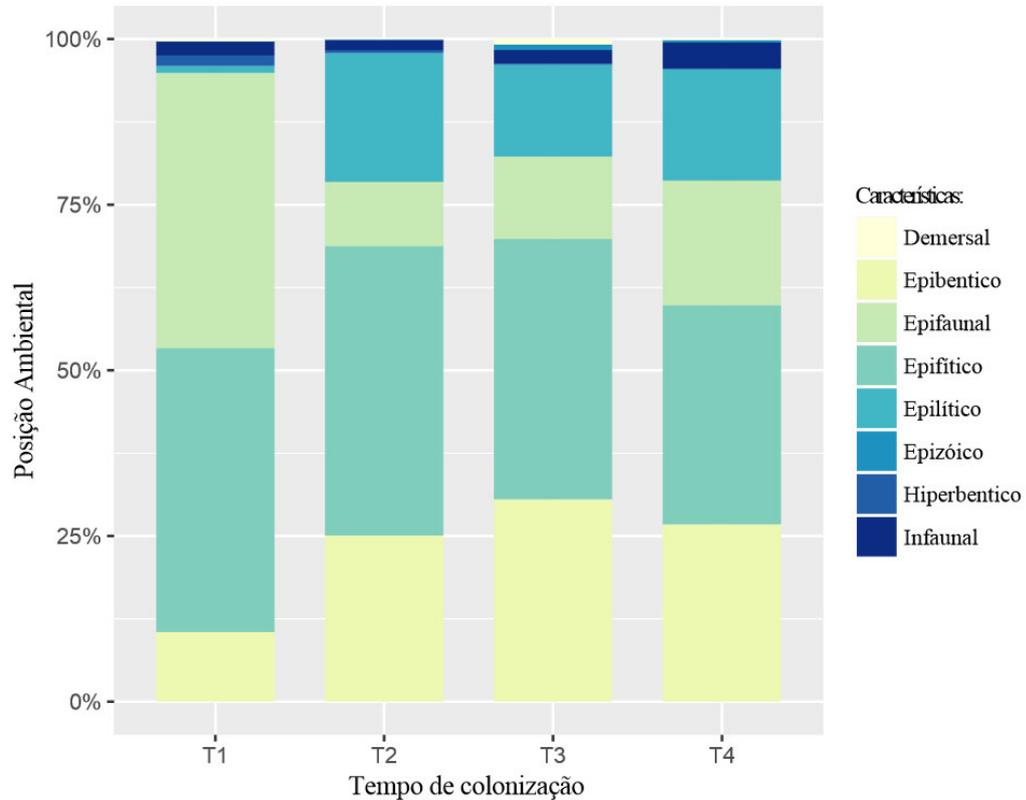


**Figura 12** - Valores percentuais de espécies em função do habitat (T1 – Primeiro Tempo de colonização; T2 – Segundo tempo de colonização; T3 – Terceiro tempo de colonização; e T4 – Quarto tempo de colonização).

#### d) Posição Ambiental

A distribuição percentual de espécies em função da posição ambiental encontra-se disposto na figura 13, onde é possível verificar uma clara diferença das distribuições das categorias entre o primeiro tempo de colonização (T1) e os restantes (T2, T3 e T4). No primeiro tempo de colonização (T1) as categorias dominantes são “Epifítico” (42.8%) e “Epifaunal” (41.6%) enquanto nos restantes tempos de colonização (T2, T3 e T4) há um domínio das categorias “Epifítico” (43.7%, 39.3%,

33.1%), “Epibêntico” (25.8%, 30.5%, 26.7%) e “Epifílico” (19.5%, 13.8%, 16.9%), seguidas da categoria “Epifaunal” (9.6%, 12.4%, 18.7%).



**Figura 13** - Valores percentuais de espécies em função da posição ambiental (T1 – Primeiro Tempo de colonização; T2 – Segundo tempo de colonização; T3 – Terceiro tempo de colonização; e T4 – Quarto tempo de colonização).

### 3.2.2 Traços funcionais das espécies

Na tabela 10 encontram-se descritos os traços funcionais das 12 espécies responsáveis por cerca de 70% da dissimilaridade encontrada entre os tempos de colonização. Os dados apresentados fazem parte de uma matriz sobre os traços funcionais analisados das 147 espécies identificadas.

**Tabela 10** – Descrição de 12 das espécies responsáveis pela dissimilaridade entre os tempos de colonização (parte da matriz elaborada, sobre os dados funcionais das espécies, ao longo do estudo).

Espécie	Família	Autore(s)	Código	Método de Alimentação	Habitat	Posição Ambiental	Comportamento
<i>Microdeutopus sp</i>	Aoridae	Costa, 1853	Mcrdtps_s	Suspensão Depósito Raspador	Construtor de casúlos	Epifítico Epibentico	Nadador Por deriva Escavador
<i>Amphipholis squamata</i>	Amphiuridae	Delle Chiaje, 1828	Amphp_	Suspensão Depósito	Livre	Epibentico Epifaunal	Rastejante
<i>Circeis sp</i>	Serpulidae	Saint-Joseph, 1894	Crcs_	Suspensão	Fixo	Epilítico Epifítico	Fixação Permanente
<i>Microdeutopus damnoniensis</i>	Aoridae	Bate, 1856	Mcrdtps_d	Suspensão Depósito Raspador	Construtor de casúlos	Epifítico Epibentico	Nadador Por deriva Escavador
<i>Heteranomia squamula</i>	Anomiidae	Linnaeus, 1758	Htl_	Suspensão	Fixo	Epilítico Epifítico	Fixação Permanente
<i>Botryllus schlosseri</i>	Styelidae	Pallas, 1766	Btr_	Suspensão	Fixo	Epilítico Epifítico	Fixação Permanente
<i>Platynereis dumerilii</i>	Nereididae	Audouin & Milne Edwards, 1834	Plt_	Omnívoro Predador	Construtor de casúlos Escavador-morador	Infauanal	Rastejante Escavador Nadador
<i>Janua heterostropha</i>	Serpulidae	Montagu, 1803	Jn_h	Suspensão	Fixo	Epilítico Epifítico	Fixação Permanente
<i>Spirorbis spirorbis</i>	Serpulidae	Linnaeus, 1758	Sprrbis_s	Suspensão	Fixo	Epilítico Epifítico	Fixação Permanente
<i>Microprotopus longimanus</i>	Microprotopidae	Chevreaux, 1887	Mcrp_	Omnívoro Scanvanger Predador	Construtor de casúlos	Epifítico Epibentico	Nadador Por deriva
<i>Microdeutopus chelifer</i>	Aoridae	Bate, 1862	Mcrdtps_c	Suspensão Depósito Raspador	Construtor de casúlos	Epifítico Epibentico	Nadador Por deriva Escavador

### 3.2.3 Índice de diversidade funcional

Na tabela 11, apresentam-se os valores da diversidade funcional (FD), os valores de equitabilidade funcional (Feve), e os valores de riqueza funcional (Fric), para os diferentes tempos de colonização.

**Tabela 11** – Valores de FD, Feve e Fric para os diferentes tempos de colonização

Tempo de colonização	FD	Feve	Fric
T1	11.73	0.391	30
T2	15.26	0.429	31
T3	16.24	0.523	31
T4	18.46	0.595	31

Na figura 14 é apresentado um dendrograma construído a partir dos traços das espécies dos macroinvertebrados observados neste estudo onde é possível verificar, de um modo geral, o agrupamento das espécies conforme as suas famílias ou gêneros no mesmo ramo ou em ramos próximos, no dendrograma.





## **DISCUSSÃO**

---



## 4. DISCUSSÃO

O reconhecimento e caracterização das comunidades de macrofauna bentônica é um processo não só essencial para a avaliação da biodiversidade marinha, como também para a avaliação do funcionamento dos ecossistemas costeiros e da sua gestão e conservação (Martins 2013 a. b., Rufino 2017). A biodiversidade marinha, reconhecida como uma fonte importante de serviços e recursos, está intrinsecamente ligada a inúmeros fatores biológicos (predação, recrutamento, etc.), físicos (marés, estrutura de habitat, temperatura, heterogeneidade topográfica, etc.) e químicos (salinidade, nutrientes, etc.) (Connel J.H. 1972; Raffaelli & Hawkins, 1996; Juanes J.A. 2008), o que torna complexa a tarefa de analisar a origem da variação da distribuição das comunidades. Assim, de modo a perceber os processos que estruturam as comunidades macrobentônicas são calculados diversos parâmetros caracterizantes como índices de diversidade taxonômica e funcional (Mouchet et al. 2010). A relação entre espécies e diversidade funcional crê-se fundamental em ecologia pois oferece informações chave sobre a estabilidade, resistência e resiliência do ecossistema (Bremner et al. 2006; Guillemot et al. 2011).

### 4.1 Diversidade taxonômica das comunidades macrobentônicas dos substratos artificiais ao longo dos tempos de colonização

Os resultados obtidos durante os seis meses de colonização demonstram a existência de diferenças significativas entre o primeiro tempo de colonização (T1) e os restantes tempos (T2, T3 e T4) tanto na riqueza espécies (Sobs) (GLM:  $LTR_{\text{quasipoisson}}=79.0$ , G.L= 22;27.2,  $p<0.001$ ) como na abundância observada (Abund) (GLM:  $LTR_{\text{neg.bin}}=41.8$ , G.L= 22;26.3,  $p<0.001$ ) (Figura 4). Ambos os índices apresentaram padrões de distribuição bastante semelhantes, tanto a riqueza de espécies como a abundância exibiram um aumento acentuado do primeiro tempo de colonização (T1) para o segundo (T2), tendo surgido uma diminuição não significativa estatisticamente no terceiro tempo (T3). No quarto tempo de colonização (T4) observou-se de novo um aumento, embora não chegue atingir os valores do segundo tempo de colonização (T2). Esta dinâmica poderá dever-se às oscilações sazonais naturais tendo a segunda amostragem ocorrido durante o verão, altura do ano com maior capacidade de colonização devido às maiores densidades da flora e fauna (Norderhaug et al. 2002; Leite & Turra 2003; Noda et al. 2003), ou então a comunidade atingiu o seu pico natural de crescimento aquando da

segunda amostragem tendo eventualmente estabilizado devido ao aumento de competição e predação (Virnstein & Curran 1986).

O índice de diversidade (IS) revelou padrões também semelhantes aos índices anteriores, sendo o primeiro tempo (T1) o que possui menor diversidade (existe ainda espaço no nicho ecológico, onde a maioria dos organismos colonizadores são oportunistas e móveis) e o segundo tempo o que apresenta os valores mais elevados de diversidade (maior tempo de colonização para o estabelecimento de vários tipos de organismos), (Figura 6). São ainda observadas algumas oscilações no terceiro e quarto tempo (T3 e T4) podendo derivar de dinâmicas naturais de sucessão de espécies ou de algum eventual evento aleatório (ex.: Tempestade, marés vivas, etc.) Com efeito, entre T2 e T3, ocorreu um período de agitação marinha forte, que resultou em acumulação de sedimentos sobre os substratos e que pode ter sido responsável pela ligeira perda de diversidade. Essas ligeiras variações pouco influenciaram a dinâmica de colonização dos substratos, tendo sido apenas observadas diferenças significativas entre a comunidade do primeiro tempo (T1) e a comunidade do segundo (T2) (GLM:  $LTR_{\text{gaussian}}=70.8$ , G.L= 22;169,  $p=0.026$ ). Isto auxilia no suporte da ideia de que a evolução do primeiro (T1) para o segundo tempo de colonização (T2) pode ter beneficiado da disponibilidade de espaço no nicho ecológico (Kovalenko et al. 2012; Orland et al. 2016), tendo os valores estabilizado uma vez que o espaço do nicho ecológico fica saturado.

Os resultados da dominância e equitabilidade também demonstram diferenças significativas apenas entre o primeiro tempo de colonização (T1) e o segundo (T2) (GLM:  $LTR_{\text{gaussian}}=1.1$ , G.L= 22;2.3,  $p=0.015$ ) (Figura 6), sendo o primeiro tempo (T1) o que apresenta o valor mais elevado de equitabilidade, pelo fato de não possuir nenhuma espécie dominante a produzir desequilíbrios na distribuição das espécies. No primeiro tempo (T1) a colonização inicial do substrato ocorre apenas em resposta à presença de estrutura (Virnstein & Curran 1986) e as espécies não se encontram totalmente instaladas havendo ainda espaço no nicho ecológico. Enquanto nos restantes tempos de colonização as espécies já se encontram acomodadas, há o desenvolvimento da comunidade e aumento das dinâmicas de competição, domínio, predação etc. (Kovalenko et al. 2012).

Ao nível da composição de espécies de cada tempo de colonização foram também observadas diferenças significativas entre os tempos de colonização através da análise NDMS (Figura 8) onde se vê um claro distanciamento do primeiro tempo formando um grupo isolado, enquanto os restantes três grupos se encontram relativamente agregados. O primeiro tempo (T1) apresenta também os valores mais baixos de espécies partilhadas com os restantes tempos de colonização, e ainda o valor mais baixo de espécies exclusivas (Tabela 3). Isto ocorre pelo fato

de os primeiros colonizadores serem majoritariamente herbívoros/raspadores ou então organismos com bastante mobilidade. Uma vez que outros organismos tem a oportunidade de se estabelecerem, estes organismos perdem consideravelmente espaço no nicho ecológico, levando a uma mudança na composição da comunidade.

Através da análise de Simper (Tabelas 4 à 9) é possível verificar que no primeiro tempo de colonização as espécies presentes diferem consideravelmente dos restantes tempos, levando a uma partilha de semelhanças reduzida. O género *Microdeutopus sp.* apresenta-se como o género com maior influência entre todos os tempos com a exceção na comparação do T1 com o T4 (Tabela 6), onde a espécie *Amphipholis squamata* é a espécie com maior influência seguida do género *Microdeutopus sp.* Parte das principais espécies responsáveis pelas dissimilaridades como *Microdeutopus sp.*, *Microdeutopus damnoniensis*, *Circeis sp.*, *Heteranomia squamula*, *Spirorbis spirorbis* etc., correspondem a espécies ligadas a certas características funcionais, como ‘fixação permanente’ e ‘construtores de tubos’, que dependem da estrutura fornecida como habitat. Como exemplo, o género *Microdeutopus sp.* caracteriza-se como construtor de casúlos e morador, alimentando-se por filtração de partículas suspensas, recorrendo aos seus gnatópodos altamente cedosos. Para este género é essencial um habitat que lhe forneça estabilidade estrutural tanto para a construção do seu casúlo como para a sua alimentação. Este conjunto de características requer um conjunto de condições ambientais favoráveis para o sucesso destes organismos, sendo este o caso das condições providenciadas pelos substratos.

A análise do diagrama rank-abundância (Figura 9) permite verificar uma comunidade pouco desenvolvida no primeiro tempo de colonização (T1), com um reduzido número de espécies, tanto abundantes como raras. As comunidades do T2, T3 e T4 apresentam um elevado número de espécies raras e várias espécies com altos valores de abundância (dominam a colonização do espaço ecológico) aproximando-se de uma distribuição característica de comunidades estabilizadas. Isto reflete a hipótese de que em estudos de colonização de substratos artificiais, em ambiente entre marés, um período de 3 meses é suficiente para obter uma comunidade com uma distribuição estabilizada.

Deste modo, reforça-se a teoria do desenvolvimento de uma comunidade inicial diferenciada, onde a existência de espaço no nicho ecológico permite que um determinado grupo de espécies colonize inicialmente o substrato e que haja equilíbrio entre as espécies presentes. Uma vez que o tempo de colonização aumenta mais organismos tem a oportunidade de se estabelecer e a comunidade atinge o seu pico, surgindo espécies dominantes mais competitivas, criando uma variedade alargada de abundância espécies. Estas comunidades

desenvolvem diversas dinâmicas, em que o papel de organismos facilitadores é fundamental na colonização por espécies menos competitivas, ou que dependem das condições criadas pelos facilitadores para se instalarem. É o caso dos coletores de depósito, que apenas surgem quando há condições para a acumulação de sedimentos finos, que só ocorre quando a superfície do substrato ganha alguma heterogeneidade (Tait & Dipper 1998). É aqui que entra a importância de habitats complexos como as macroalgas de copa ramosa pois elas são capazes de moderar e estabilizar certas dinâmicas. Kovalenko et al. (2012) destaca a importância dos habitats complexos para a estabilidade e persistência das comunidades reduzindo o potencial para ‘*outbreaks*’ e aumentando a estabilidade da cadeia alimentar global.

#### **4.2 Diversidade funcional das comunidades macrobentônicas dos substratos artificiais ao longo dos tempos de colonização**

No que diz respeito à diversidade funcional (FD) pode-se verificar um aumento desta ao longo dos tempos de colonização, assim como da equitabilidade funcional (Feve) (Tabela 11). Tendo em consideração o fato de que o índice Feve mede a regularidade da distribuição da abundância no espaço funcional, este irá apresentar valores elevados para distribuições uniformes no espaço funcional (Mouchet et al., 2010), querendo assim dizer que a distribuição do espaço funcional destas comunidades melhorou ao longo do tempo. Em termos de riqueza funcional (Fric) não existem diferenças significativas entre os tempos de colonização, sendo o primeiro tempo o único que não possui todas as categorias dos traços funcionais.

Micheli & Halpern (2005) encontraram fortes relações positivas entre espécies e diversidade funcional através de diversos sistemas marinhos, assim como baixos níveis de redundância funcional. Isto levanta preocupações a nível de perda de espécies pois pode levar ao desaparecimento de grupos funcionais. É por isso essencial a manutenção de altos níveis de diversidade para aumentar a probabilidade de redundância funcional. Gross et al. (2017) foram capazes de demonstrar um aumento da redundância funcional com o aumento da riqueza de espécies, levantando como uma das explicações o aumento de espécies raras normalmente associadas a altos níveis de riqueza. As espécies raras são frequentemente distintas a nível funcional criando uma maior redundância funcional.

Neste estudo, foi possível verificar relações positivas entre espécies e diversidade funcional, tal como nos estudos anteriormente mencionados, observando-se uma melhoria contínua da diversidade e distribuição funcional ao longo do tempo, independentemente da oscilação da abundância e da diversidade de espécies. Isto poderá dever-se a duas razões: i) as

perdas de espécies e diversidade observadas durante o tempo de colonização não se revelaram significativas; ii) as espécies responsáveis pelas oscilações sejam redundantes a nível funcional, não se traduzindo assim em efeitos negativos na diversidade funcional. Para uma melhor compreensão da influência provocada pela redundância e diversidade funcional seria necessário um estudo mais alargado das dinâmicas das comunidades macrobentónicas assim como de um maior número de parâmetros avaliados.

De qualquer modo, o aumento da diversidade funcional ao longo do tempo de colonização traduz-se numa relação positiva com a diversidade taxonómica, assim como num ótimo indicador de qualidade para o desenvolvimento de comunidades macrobentónicas nos substratos artificiais.

### **4.3 Espécies e traços biológicos distintivos**

O modo como uma comunidade se organiza pode ser definido como um filtro qualquer imposto num conjunto de espécies, que atua para determinar a estrutura da comunidade e a composição de espécies, influenciando os padrões da comunidade no espaço e no tempo (Holdaway & Sparrow 2006; Petchey et al. 2007). Tal foi observado neste estudo, onde a maioria das espécies com maior influência ao longo do tempo de colonização possuem maioritariamente traços funcionais iguais ou semelhantes entre si. Neste caso, o filtro poderá ser a estrutura de habitat devido às condições favoráveis que este providencia a certos organismos com determinados traços funcionais.

Grande parte dos macroinvertebrados procura viver em habitats estruturados, uma vez que estão limitados a nível físico (ex.: o seu tamanho é um desafio contra as fortes correntes e marés) e a nível biológico (ex.: alimentação, competição e predadores) sendo assim essencial desenvolver ou possuir características que os permitam alcançar posições ambientais vantajosas (Downes et al. 2000; Veiga et al. 2014). Estas características foram detalhadas para as 147 espécies encontradas, sendo possível analisar a funcionalidade de cada espécie associada ao substrato artificial.

No primeiro tempo de colonização (T1) verificou-se um conjunto de categorias bem diferenciado dos restantes tempos (T2 a T4), reafirmando a disparidade da comunidade inicial. Esta comunidade apresentou maioritariamente características como “Herbívoros” (31.4%) e “Detritívoros” (21.4%) para o traço funcional ‘método de alimentação’, “Rastejantes” (60.9%) e “Escavadores” (18.2%) para o traço funcional ‘comportamento’, “Livres” (75.5%) para ‘habitat’ e “Epifítico” (42.8%) e “Epifaunal” (41.6%) para ‘posição ambiental’. Este conjunto

de características permite concluir que a comunidade inicial era composta por organismos com grande facilidade de deslocamento e com preferência pelo microbiota que terá colonizado o substrato em 1º lugar. Uma vez que este não tem, por si, qualquer valor alimentar, apenas o microfilme (microalgas, bactérias e fungos) poderá ter atraído organismos do tipo raspador (herbívoros e detritívoros). Os primeiros colonizadores utilizam assim estruturas como as macroalgas, de modo a aproveitar a vantagem temporária para a sua posição ambiental e para a sua de alimentação.

Nos restantes tempos de colonização (T2, T3, T4) as comunidades apresentaram características distribuídas em proporções equivalentes, sendo as maioritárias as seguintes:

-para o traço funcional ‘método de alimentação’: alimentação por suspensão (49.5%, 44.3%, 46%) e por depósito (21.5%, 24.9%, 23.8%);

-para o traço funcional ‘habitat’: construtores de casúlos (44.4%, 45.1%, 32.6%), fixos (36.1%, 25.1%, 29.6%) e livres (15.7%, 26.3%, 31.6%);

-para o traço funcional ‘posição ambiental’: epifítico (43.7%, 39.3%, 33.1%), epibentico (25.8%, 30.5%, 26.7%) e epifílico (19.5%, 13.8%, 16.9%);

- para o traço funcional ‘comportamento’: uma distribuição equilibrada entre fixação permanente (18.6%, 12.9%, 18.7%), rastejantes (9.2%, 14.3, 23.8%), escavadores (24.7%, 24.5%, 17.5), movimento por deriva (22.1%, 22.3%, 17.2%), nadador (24.5%, 25.7%, 20.7%).

A partir destas características (Figuras 11 a 14) é possível constatar uma maior diversidade e equilíbrio dentro da comunidade, assim como os efeitos de uma possível influência estrutural. Estas comunidades encontram-se assim representadas maioritariamente por organismos com características funcionais otimizadas aquando associadas a estruturas complexas (ex.: macroalgas), ora seja, que lhes permite obter melhor posição ambiental, ou alimento, proteção, base de fixação, construção de casulos, etc..

Através da Tabela 10 analisando as principais 12 espécies responsáveis por cerca de 70% da dissimilaridade entre os tempos de colonização, é possível verificar que grande parte delas possuem características como ‘construtores de casulos’, ‘fixos’, ‘escavadores’, ‘epifíticas’, ‘alimentação por suspensão’, etc., sendo estas características dependentes de determinadas condições providenciadas apenas por estruturas complexas (como macroalgas de copa ramosa). A importância destas características funcionais tem-se vindo a reconhecer como essenciais para a manutenção de processos ecológicos inerentes às dinâmicas do ecossistema. Segundo Bremner (2005) atributos faunísticos como ‘construtores de casulos’, ‘escavadores’ e ‘escavadores-moradores’ apresentam importantes implicações para a regulação de processos ecológicos, sendo por isso essencial a proteção destes organismos e dos seus habitats.

O dendrograma (Figura 14) construído a partir da combinação das matrizes traços funcionais e espécies revela a formação de 8 agrupamentos principais: ‘Construtores de casulos’, ‘Escavadores-Escavadores.moradores’, ‘Fixos’, ‘Rastejantes-Herbívoros’, ‘Omnívoros-Predadores-Scavenger’, ‘Epifaunal-Epifítico’, ‘Alimentação por Suspensão e Depósito’ e ‘Livres-Nadadores’. Estes grupos funcionais revelam-se assim os mais importantes e influentes para a manutenção dos processos ecológicos das comunidades macrobentônicas analisadas, sendo claros indicadores da variedade de organismos associados a este tipo de substratos.

Deste modo, os resultados sugerem que estruturas complexas, como algas de copa ramosa, providenciam habitat principalmente para organismos dependentes de suporte estrutural (construtores de casulos, que se alimentam por suspensão ou depósito, organismos que necessitam de base de fixação) seja por procura de estabilidade ambiental, alimento ou habitat. Isto sugere assim a enorme importância das estruturas como as macroalgas para a sobrevivência de comunidades de macroinvertebrados, em especial para as espécies que se apresentam diretamente ligadas a elas. Isto vai de encontro a vários trabalhos já desenvolvidos, tais como em Cacabelos et al. (2016) onde realçam a importância de algas de copa ramosa como espécies chave para produtividade costeira e para o suporte de comunidades faunísticas e florísticas, Chemello & Milazzo (2002) demonstraram a importância de vários tipos de macroalgas como habitat para organismos suspensívoros e fixos e Veiga et al. (2014) revelaram a importância e o efeito positivo da arquitetura do habitat na modelação das comunidades macrobentônicas.

#### **4.4 Conclusões**

Ao longo dos 6 meses de colonização, verificou-se um processo de sucessão de colonização, com a formação de uma comunidade inicial diferenciada, com valores baixos de abundância de organismos e espaço no nicho ecológico. Nesta primeira comunidade grande parte dos organismos colonizadores possuíam grande facilidade de deslocamento. No entanto a comunidade prossegue o crescimento até à saturação do espaço do nicho ecológico no segundo tempo de colonização. A partir do segundo tempo de colonização pensa-se que a comunidade tenha estabilizado, sendo as oscilações provenientes de dinâmicas naturais das comunidades.

Embora tivesse sido observada alguma variação na diversidade taxonómica, esta parece apresentar uma tendência positiva, indicando boa resiliência dos substratos. Isto traduz-se num

aumento gradual da diversidade e da distribuição do espaço funcional ao longo dos tempos de colonização (T1 a T4), representando uma melhoria contínua da estrutura da comunidade macrobentônica.

É de realçar ainda a existência de diferenças notórias em relação à composição de espécies entre a comunidade inicial e as restantes, o que aparenta estar conectado com os traços funcionais das espécies (diversidade funcional), sugerindo a atuação de filtros ambientais. Estas diferenças refletem o contraste evidente entre uma comunidade incipiente (T1) e as comunidades estabelecidas (T2 a T4), sendo notória a necessidade de um tempo de colonização de 3 meses para a obtenção de comunidades macrobentônicas estabilizadas.

Comparando T1 com o conjunto T2 a T4, observou-se neste último uma maior diversidade e equilíbrio funcional e taxonómico, onde a maioria dos organismos demonstraram características funcionais otimizadas aquando associados a estruturas complexas. Foi possível verificar uma conexão entre características funcionais bem sucedidos ('epifítico-epibentico', 'construtores de casulos', 'fixos', 'escavadores-escavadoresmoradores', 'alimentação por depósito e suspensão'), onde estes apresentam dependência por uma estrutura tridimensional complexa para assegurar o seu sucesso. Características como 'construtores de casulo', 'escavadores', 'escavadores-moradores' e 'fixos' apresentam uma grande importância na regulação de processos ecológicos, sendo estes três dos oito grupos com maior importância nas comunidades de macroinvertebrados observadas. Com isto, reafirma-se a importância estrutural do habitat para o sucesso destas comunidades macrobentônicas.

A partir deste estudo verificou-se a capacidade dos substratos artificiais suportar comunidades de macroinvertebrados com bons indicadores de diversidade taxonómica e funcional podendo ser por isso considerados potenciais bioindicadores para os mais variados estudos de comunidades macrobentônicas.

A utilização do conjunto de várias métricas relacionadas com a diversidade taxonómica e funcional trouxe a este estudo uma nova dimensão, já que diferenças observadas a nível taxonómico podem ser explicadas por diferenças dos traços funcionais das espécies. Com isto foi possível confirmar a dependência de vários grupos de organismos para com a estrutura do habitat e ainda o importante papel que estes desempenham na comunidade. A compreensão dos dois lados da diversidade é assim essencial para compreensão do funcionamento do ecossistema.

## **CONCLUSÕES FINAIS E PERSPETIVAS FUTURAS**

---



## 5. CONCLUSÕES FINAIS E PERSPETIVAS FUTURAS

O processo de análise da estabilidade, resistência e resiliência de um ecossistema será sempre uma temática muito debatida pela dificuldade em definir procedimentos ideais. A biodiversidade marinha, reconhecida como uma fonte importante de serviços e recursos, nomeadamente nas zonas costeiras, apresenta-se atualmente em grande risco na maior parte das zonas do globo. É fundamental o investimento no estudo e compreensão das dinâmicas a ela associada, de modo a ser possível a implementação de medidas de gestão e proteção eficazes. É por isso essencial a persistência no avanço científico e a conexão entre a comunidade científica, os órgãos governamentais e os cidadãos.

Um dos problemas da avaliação da biodiversidade marinha, nomeadamente a associada a habitats complexos como algas, fundos rochosos e recifes biogénicos, é a dificuldade em realizar amostragens representativas dos povoamentos presentes. Regra geral, as metodologias de amostragem em meio marinho são de difícil implementação, destrutivas e incompletas (no sentido em que não é possível avaliar toda a diversidade biológica existente). Além disso, há dificuldades inerentes às diferentes escalas de observação, o que leva a problemas relacionados com a standardização de metodologias, particularmente em ambientes complexos. O recurso a substratos artificiais, que mimetizam os espaços complexos naturais, podem ser uma solução para melhorar os processos de amostragem biológica, com a vantagem de não implicarem destruição dos habitats naturais e de poderem ser standardizados. No entanto, a sua aplicabilidade está condicionada pela representatividade das amostras assim obtidas, face aos povoamentos existentes nos habitats naturais.

Em ambiente entre marés e sub-tidal, organismos chave como as macroalgas, desempenham um papel fundamental na produção e manutenção de padrões de distribuição e abundância de outros organismos. O seu papel nas comunidades em que se inserem ultrapassa o seu valor meramente trófico, constituindo um elemento estrutural importante. Ao longo deste trabalho, em que se recorreu a substratos artificiais que mimetizam algas ramosas, com grande complexidade estrutural, foi possível demonstrar a sua viabilidade como metodologia de amostragem. Ao fim de cerca de 3 meses de colonização, a comunidade de macroinvertebrados que os colonizou atingiu um nível de estabilidade (riqueza específica, diversidade e equitabilidade) assinalável. O recurso ao PVC visou garantir a utilização de um substrato neutro, em que foi possível eliminar a atratividade biológica das macroalgas, revelando a influência da complexidade estrutural do substrato. Um trabalho paralelo (Ferreira 2017) visou o estudo da colonização de uma alga com dimensões e complexidade equivalente (colonização

de *Cystoseira tamariscifolia*), onde os resultados aí obtidos serão considerados numa publicação conjunta em preparação. Também em paralelo, foi efectuado um estudo de colonização de substratos em betão, isentos de complexidade estrutural (resultados ainda não disponíveis), que traram mais informação acerca de colonização de diferentes superfícies e complexidades. Ou seja, é necessário estudar outros tipos de materiais e, eventualmente, o papel do microbiota nestes processos, com vista a conseguir-se desenvolver estruturas artificiais que possam ser usadas como equipamentos representativos de amostragem das comunidades bentónicas marinhas.

O próximo passo nesta linha de investigação, terá de passar pela demonstração da representatividade da metodologia usada e pela utilização de distintos materiais. Além disso, é necessário comparar as comunidades dos substratos artificiais com comunidades de diferentes tipos de macroalgas, de forma a validar a capacidade dos substratos artificiais suportarem comunidades semelhantes às das macroalgas. A comparação e compreensão dos padrões de distribuição de diferentes comunidades associadas a macroalgas e a substratos artificiais poderia ainda revelar nuances relevantes para a importância de características estruturais do habitat. Outra direcção possível a tomar poderia ser a avaliação das dinâmicas de locais sujeitos a distúrbios, com recurso à colonização de substratos artificiais, de modo a perceber se o ecossistema se encontra em recuperação ou se apresenta alterações permanentes. Também relevante seria a amostragem em diferentes zonas do intertidal, de forma a verificar a existência de maior resiliência, estabilidade ou fragilidades por parte das comunidades macrobentónicas. Este tipo de resultados trariam um maior conhecimento das dinâmicas macrobentónicas, ajudando na luta pela protecção destas e dos seus habitats. É fundamental a procura de novas abordagens, promovendo a junção de múltiplas valências entre várias e diferentes comunidades.

## **BIBLIOGRAFIA**

---



## 6. BIBLIOGRAFIA

- Afonso, E. et al., 2000. Biology. In *Quality status report: IV - Bay of Biscay and Iberian Coast 4*. London: OSPAR Commission, pp. 82–113.
- Airoidi, L., Balata, D. & Beck, M.W., 2008a. Quantifying the effects of habitat loss on marine diversity. *The Nature Conservancy*, 15, pp.78–80.
- Airoidi, L., Balata, D. & Beck, M.W., 2008b. The Gray Zone : Relationships between habitat loss and marine diversity and their applications in conservation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1-2), pp.8–15.
- Airoidi, L., Connell, S.D. & Beck, M.W., 2009. The Loss of Natural Habitats and the Addition of Artificial Substrata Human Changes to Coastal Habitats. *Marine Hard Bottom Communities*, 206, pp.269–280.
- Appadoo, C. & Myers, A.A., 2003. Observations on the tube-building behaviour of the marine amphipod *Cymadusa filosa* Savigny (Crustacea: Ampithoidae). *Journal of Natural History*, 37(18), pp.2151–2164.
- Araújo, R. et al., 2009. Checklist of benthic marine algae and cyanobacteria of northern Portugal. *Botanica Marina*, 52, pp.24–46.
- Ballesteros, E. et al., 1998. Community structure and frond size distribution of a deep water stand of *Cystoseira spinosa* ( Phaeophyta ) in the Northwestern Mediterranean. *European Journal of Phycology*, 33, pp.121–128.
- Beck, M.W., 1998. Comparison of the measurement and effects of habitat structure on gastropods in rocky intertidal and mangrove habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 169, pp.165–178.
- Beck, M.W., 2000. Separating the elements of habitat structure: independent effects of habitat complexity and structural components on rocky intertidal gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 249, pp.29–49.
- Bell, S.S., McCoy, E.D. & Mushinsky, H.R., 1991. *Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space*, Chapman & Hall.
- Benedetti-Cecchi, L. et al., 2001. Predicting the consequences of anthropogenic disturbance: large-scale effects of loss of canopy algae on rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*, 214, pp.137–150.
- Benedetti-cecchi, L. & Cinelli, F., 1992. Effects of canopy cover, herbivores and substratum type on patterns of *Cystoseira* spp. settlement and recruitment in littoral rockpools. *Marine Ecology Progress Series*, 90, pp.183–191.
- Bertocci, I. et al., 2012. Benthic assemblages of rock pools in northern Portugal: seasonal and between-pool variability. *Scientia Marina*, 76(4), pp.781–789.

- Bertocci, I. et al., 2014. Effects of loss of algal canopies along temperature and irradiation gradients in continental Portugal and the Canary Islands. *Marine Ecology Progress Series*, 506, pp.47–60.
- Boaventura, D.M., 2000. *Patterns of distribution in intertidal rocky shores: The role of grazing and competition*. University of Algarve.
- Bouma, T.J. et al., 2014. Identifying knowledge gaps hampering application of intertidal habitats in coastal protection : Opportunities & steps to take. *Coastal Engineering*, 87, pp.147–157.
- Bremner, J., 2005. *Assessing ecological functioning in marine benthic communities*. University of Newcastle.
- Bremner, J., Rogers, S.I. & Frid, C.L.J., 2003. Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems : a comparison of approaches. *Marine Ecology Progress Series*, 254, pp.11–25.
- Bremner, J., Rogers, S.I. & Frid, C.L.J., 2006. Matching biological traits to environmental conditions in marine benthic ecosystems. *Journal of Marine Systems*, 60, pp.302–316.
- Bulleri, F. et al., 2002. The influence of canopy algae on vertical patterns of distribution of low-shore assemblages on rocky coasts in the northwest Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 267, pp.89–106.
- Burke, L. et al., 2001. *Pilot Analysis of Global Ecosystems - Coastal Ecosystems*, Washington D. C.
- Byrne, L.B., 2007. Habitat structure : A fundamental concept and framework for urban soil ecology. *Urban Ecosystem*, 10, pp.255–274.
- Cacabelos, E. et al., 2010. Effects of habitat structure and tidal height on epifaunal assemblages associated with macroalgae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 89(1), pp.43–52.
- Cacabelos, E. et al., 2016. Factors limiting the establishment of canopy-forming algae on artificial structures. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 181, pp.277–283.
- Campbell, A.C. et al., 1994. *Fauna e flora do litoral de Portugal e Europa*, FAPAS.
- Cecílio, T., 2012. Guia de Identificação Invertebrados Marinhos da Baía de Buarcos Guia de Identificação Invertebrados Marinhos da Baía de Buarcos.
- Chemello, R. & Milazzo, M., 2002. Effect of algal architecture on associated fauna: some evidence from phytal molluscs. *Marine Biology*, 140, pp.981–990.
- Clark, J.R., 1995. *Coastal zone management handbook*, New York: CRC Press.
- Clarke, K., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, pp.117–143.

- Connell, J., 1972. Community Interactions on Marine Rocky Intertidal Shores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3, pp.169–192.
- Cubit, J.D., 1984. Herbivory and the seasonal abundance of algae on a high intertidal rocky shore. *Ecology*, 65(6), pp.1904–1917.
- Dayton, P.K., 1985. Ecology of Kelp Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, (63), pp.215–45.
- Dayton, P.K., 1972. Toward an understanding of community resilience and the potential effects of enrichments to the benthos at McMurdo Sound, Antarctica.
- Dias, J.M.A. et al., 2002. Sediment distribution patterns on the Galicia-Minho continental shelf. *Progress in Oceanography*, 52, pp.215–231.
- Diaz, S. & Cabido, M., 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Ecology and Evolution*, 16(11), pp.646–655.
- Downes, B.J. et al., 1998. Habitat Structure and Regulation of Local Species Diversity in a Stony, Upland Stream. *Ecological Monographs*, 68(2), pp.237–257.
- Downes, B.J. et al., 2000. Habitat structure, resources and diversity: the separate effects of surface roughness and macroalgae on stream invertebrates. *Oecologia*, 123, pp.569–581.
- Duggins, D.O., Eckman, J.E. & Sewell, A.T., 1990. Ecology of understory kelp environments. II. Effects of kelps on recruitment of benthic invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 143(1-2), pp.27–45.
- Dunson, W.A. & Travis, J., 1991. The Role of Abiotic Factors in Community Organization. *The American Naturalist*, 138(5), pp.1067–1091.
- Faulwetter, S. et al., 2014. Polytraits : A database on biological traits of marine polychaetes. *Biodiversity Data Journal*, 2, pp.1–41.
- Ferreira, H., 2017. *Importância das macroalgas marinhas como habitat para os macroinvertebrados da zona entre marés*. University of Minho.
- Fish, J.D. & Fish, S., 2011. *A student's guide to the seashore*, Cambridge: University Press.
- Gaston, K.J., 1996. *Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference*, Oxford: Blackwell Science.
- Gestososo, I., Olabarria, C. & Troncoso, J.S., 2012. Effects of macroalgal identity on epifaunal assemblages: native species versus the invasive species *Sargassum muticum*. *Helgol Mar Res*, 66, pp.159–166.
- Godbold, J.A., Bulling, M.T. & Solan, M., 2011. Habitat structure mediates biodiversity effects on ecosystem properties. *Proceedings of the Royal Society Biology*, 278, pp.2510–2518.

- Gosnell, S.J., DiPrima, J.B. & Gaines, S.D., 2012. Habitat complexity impacts persistence and species interactions in an intertidal whelk. *Marine Biology*, 159, pp.2867–2874.
- Gross, C. et al., 2017. Taxonomic and functional assessment of mesopredator diversity across an estuarine habitat mosaic. *Ecosphere*, 8(4).
- Guillemot, N. et al., 2011. Functional Redundancy Patterns Reveal Non-Random Assembly Rules in a Species-Rich Marine Assemblage. *PLoS ONE*, 6(10), pp.1–15.
- Gustavson, K., 2010. *Coastal Ecosystems and Habitats - State of the Gulf of Maine*, Maine.
- Hacker, S.D. & Steneck, R.S., 1990. Habitat Architecture and the Abundance and Body-Size-Dependent Habitat Selection of a Phytal Amphipod. *Ecology*, 71(6), pp.2269–2285.
- Hansen, J.P. et al., 2011. Distribution differences and active habitat choices of invertebrates between macrophytes of different morphological complexity. *Aquat Ecol*, 45, pp.11–22.
- Hansen, J.P., Sagerman, J. & Wikstrom, S.A., 2010. Effects of plant morphology on small-scale distribution of invertebrates. *Marine Biology*, 157, pp.2143–2155.
- Hauser, A., Attrill, M.J. & Cotton, P.A., 2006. Effects of habitat complexity on the diversity and abundance of macrofauna colonising artificial kelp holdfasts. *Marine Ecology Progress Series*, 325, pp.93–100.
- Hayward, P.J. & Ryland, J.S., 1995. *Handbook of the marine Fauna of North-West Europe*, Oxford: University Press.
- Holdaway, R.J. & Sparrow, A.D., 2006. Assembly rules operating along a primary riverbed – grassland successional sequence. *Journal of Ecology*, 94, pp.1092–1102.
- Holling, C.S., 1992. Cross-Scale Morphology, Geometry and Dynamics of Ecosystems. *Ecological Monographs*, 62(4), pp.447–502.
- Hooper, D.U. et al., 2005. Effects of Biodiversity on ecosystem functioning a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), pp.3–35.
- Hughes, B.B., 2010. Variable effects of a kelp foundation species on rocky intertidal diversity and species interactions in central California. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 393(1-2), pp.90–99.
- Jacobucci, G.B., Tanaka, M. & Leite, F.P.P., 2009. Factors influencing temporal variation of a *Sargassum filipendula* (Phaeophyta: Fucales) bed in a subtropical shore. *Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89(2), pp.315–321.
- Jones, C.O., Lawton, J.H. & Shachak, M., 1994. Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos*, 69, pp.373–386.
- Juanes, J.A. et al., 2008. Macroalgae, a suitable indicator of the ecological status of coastal rocky communities in the NE Atlantic. *Ecological Indicators*, 8, pp.351–359.

- Kelaker, B.P., 2003. Changes in habitat complexity negatively affect diverse gastropod assemblages in coralline algal turf. *Oecologia*, 135, pp.431–441.
- Kelly, E., 2005. *The Role of Kelp in the Marine Environment*, Galway.
- Knox, G.A., 2001. *The Ecology of Seashores*, CRC Press LLC.
- Kovalenko, K.E., Thomaz, S.M. & Warfe, D.M., 2012. Habitat complexity: Approaches and future directions. *Hydrobiologia*, 685, pp.1–17.
- Laliberté, E. & Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, pp.299–305.
- Legendre, P. & Legendre, L., 2012. Multiscale analysis: spatial eigenfunctions. In *Numerical ecology*. Amsterdam: Elsevier Science BV.
- Leite, F.P.P., Tanaka, M.O. & Gebara, R.S., 2007. Structural variation in the brown alga *Sargassum cymosum* and its effects on associated amphipod assemblages. *Braz. J. Biol.*, 67(2), pp.215–221.
- Leite, F.P.P. & Turra, A., 2003. Temporal Variation in *Sargassum* Biomass, *Hypnea* Epiphytism and Associated Fauna. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 46, pp.665–671.
- Lewis, J.R., 1964. *The ecology of rocky shores*, London: English Universities Press Ltd.
- Lima, A., 2013. *Identificação e caracterização da flora algal e avaliação do estado ecológico das praias do concelho de Peniche*. University of Coimbra.
- Lincoln, R.J., 1979. *British marine amphipoda: gammaridea*, London: British Museum (Natural History).
- MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W., 1961. On bird species diversity. *Ecology*, 42(3), pp.594–598.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring Biological Diversity*, Oxford: Blackwell Science.
- Mangialajo, L., Chiantore, M. & Cattaneo-Vietti, R., 2008. Loss of furoid algae along a gradient of urbanisation , and structure of benthic assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 358, pp.63–74.
- Martins, R. et al., 2013. Soft-bottom Portuguese continental shelf polychaetes : Diversity and distribution. *Journal of Marine Systems*, 124, pp.41–54.
- McAbendroth, L. et al., 2005. Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? *Oikos*, 111(2), pp.279–290.
- McCook, L.J. & Chapman, A.R.O., 1991. Community succession following massive ice-scour on an exposed rocky shore: effects of *Fucus* canopy algae and of mussels during late succession. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 154(2), pp.137–169.

- McCoy, E.D., 1990. The distribution of insect associations along elevational gradients. *Oikos*, 58, pp.313–322.
- McCoy, E.D. & Bell, S.S., 1991. Habitat structure: The evolution and diversification of a complex topic. In *Habitat Structure: the physical arrangement of objects in space*. London: Chapman & Hall, pp. 3–27.
- McGill, B.J. et al., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Ecology and Evolution*, 21(4), pp.178–185.
- Micheli, F. & Halpern, B.S., 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, 8, pp.391–400.
- Moore, P., Hawkins, S.J. & Thompson, R.C., 2007. Role of biological habitat amelioration in altering the relative responses of congeneric species to climate change. *Marine Ecology Progress Series*, 334, pp.11–19.
- Mouchet, M.A. et al., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, pp.867–876.
- Naeem, S. & Wright, J.P., 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: Deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, 6, pp.567–579.
- Naylor, E.E., 1972. *British marine isopods: Keys and notes for the identification of the species*, London: Academic Press for the Linnean Society of London.
- Nelder, J.A. & Wedderburn, R.W.M., 1972. Generalized Linear Models. *Journal of the Royal Statistical Society*, 135(3), pp.370–384.
- Noda, T., Minamiura, N. & Miyamoto, Y., 2003. Seasonal changes in an intertidal annual algal assemblage in northern Japan : The role of pre-emption and grazing on algal replacement. *Ecological Research*, 18, pp.695–709.
- Norderhaug, M., Christie, H. & Rinde, E., 2002. Colonisation of kelp imitations by epiphyte and holdfast fauna; a study of mobility patterns. *Marine Biology*, 141, pp.965–973.
- Norling, K. et al., 2007. Importance of functional biodiversity and species-specific traits of benthic fauna for ecosystem functions in marine sediment. *Marine Ecology Progress Series*, 332, pp.11–23.
- Nybakken, J.W., 1997. *Marine Biology: An ecological approach*, Menlo Park, California: Benjamin Cummings.
- Oksanen, J. et al., 2016. *vegan: Community Ecology Package*, Available at: <http://cran.r-project.org/package=vegan>.

- Orland, C. et al., 2016. Application of computer-aided tomography techniques to visualize kelp holdfast structure reveals the importance of habitat complexity for supporting marine biodiversity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 477, pp.47–56.
- Paine, R.T., 1969. A note on trophic complexity and community stability. *The American naturalist*, 103(929), pp.91–93.
- Pereira, L., 2010. ALGAE. In *Littoral of Viana do Castelo*. Câmara Municipal de Viana do Castelo, p. 68.
- Pereira, L., 2004. *Estudos em macroalgas carragenófitas (Gigartinales, Rhodophyceae) da costa portuguesa - Aspectos ecológicos, bioquímicos e citológicos*. Universidade de Coimbra.
- Pereira, L., 2009. *Guia Ilustrado das Macroalgas - Conhecer e reconhecer algumas espécies da flora portuguesa*,
- Pereira, L. & Neto, J.M., 2015. *Marine Algae - Biodiversity, Taxonomy, Environmental Assessment and Biotechnology*, Coimbra: CRC Press.
- Pereira, S.D.C., 2014. *Macrofauna associada às estruturas de fixação de Saccorhiza polyschides (Lightfoot) Batters*. University of Minho.
- Petchey, O.L. et al., 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 76, pp.977–985.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J., 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, pp.402–411.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, pp.741–758.
- Petchey, O.L., Hector, A. & Gaston, K.J., 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, 85(3), pp.847–857.
- Prieto, E. et al., 2013. Seasonality of intermediate waters hydrography west of the Iberian Peninsula from an 8 year semiannual time series of an oceanographic section. *Ocean Science*, 9, pp.411–429.
- Purvis, A. & Hector, A., 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405, pp.212–219.
- R Core Team, 2014. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Raffaelli, D. & Hawkins, S., 1999. *Intertidal Ecology*, Kluwer Academic Publishers.
- Reed, D.C. & Foster, M.S., 1984. The effects of canopy shading on algal recruitment and growth in a giant kelp forest (*Macrocystis*, *Pterygophora*). *Ecological Society of America*.

- Rosa-Santos, P. et al., 2009. Evolution of Coastal Works in Portugal and their Interference with Local Morphodynamics. *Journal of Coastal Research*, 56, pp.757–761.
- Rosenfeld, J.S., 2002. Logical fallacies in the assessment of functional redundancy. *Conserv. Biol.*, 16, pp.837–839.
- Rufino, M.M. et al., 2017. Habitat structure shaping megabenthic communities inhabiting subtidal soft bottoms along the Algarve coast (Portugal). *Hydrobiologia*, 784, pp.249–264.
- Saldanha, L. & Sacarrão, G.F., 1997. *Fauna Submarina Atlântica: Portugal Continental, Açores e Madeira*, Publicações Europa-América.
- Salomão, V.P. & Coutinho, R., 2007. *O batimento de ondas na distribuição e abundância dos organismos bentônicos da zona entre-marés*. Sociedade de Ecologia do Brasil.
- Sarkar, D., 2008. *Lattice: Multivariate Data Visualization with R*, New York: Springer.
- Schleuter, D. et al., 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80(3), pp.469–484.
- Schmidt, A.L. & Scheibling, R.E., 2007. Effects of native and invasive macroalgal canopies on composition and abundance of mobile benthic macrofauna and turf-forming algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 341, pp.110–130.
- Sousa-Pinto, I., 1998. The seaweed resources of Portugal. In A. T. CRITCHLEY & M. OHNO, eds. *Seaweed resources of the world*. Yokosuka: Japan International Cooperation Agency, pp. 176–184.
- Souza, A.M. et al., 2015. Does the habitat structure control the distribution and diversity of the Odonatofauna ? *Braz. J. Biol.*, 75(3), pp.598–606.
- Steneck, R.S. et al., 2002. Kelp forest ecosystems : biodiversity , stability , resilience and future. *Environmental Conservation*, 29(4), pp.436–459.
- Tait, R. V. & Dipper, F.A., 1998. *Elements of Marine Ecology* 4th Editio., Oxford: Butterworth Heinemann.
- Taniguchi, H., 2003. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Marine, Amakusa*, (March 2000), pp.718–728.
- Tews, J. et al., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity / diversity : the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31, pp.79–92.
- Thiel, M. & Watling, L., 2015. *Lifestyles and Feeding Biology*, London: University Press.
- Tilman, D., 2001. Functional diversity. In S. A. Levin, ed. *Encyclopedia of Biodiversity*. New York: Academic Press, pp. 109–120.
- Tilman, D. et al., 1997. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*, 277, p.1300.

- Tilstone, G.H., Figueiras, F.G. & Fraga, F., 1994. Upwelling-downwelling sequences in the generation of red tides in a coastal upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, 112, pp.241–253.
- Torsten, Hothorn, Bretz, F. & Peter, W., 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50(3), pp.346–363.
- Ulrich, I., Anger, K. & SchSttler, U., 1995. Tube-building in two epifaunal amphipod species, *Corophium insidiosum* and *Jassa falcata*. *Helgolander Meeresunters*, 49, pp.393–398.
- Underwood, A.J., 1981. Structure of a rocky intertidal community in new south wales: patterns of vertical distribution and seasonal changes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 51, pp.57–85.
- Underwood, A.J. & Skilleter, G.A., 1996. Effects of patch-size on the structure of assemblages in rock pools. *Experimental Marine Biology and Ecology*, 197, pp.63–90.
- Veiga, P., Rubal, M. & Sousa-pinto, I., 2014. Structural complexity of macroalgae in fl uences epifaunal assemblages associated with native and invasive species. *Marine Environmental Research*, 101, pp.115–123.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D., 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edi., New York: Springer.
- Villéger, S., Mason, N.W.H. & Mouillot, D., 2008. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. *Ecology*, 89(8), pp.2290–2301.
- Virnstein, R.W. & Curran, M.C., 1986. Colonization of artificial seagrass versus time and distance from source. *Marine Ecology Progress Series*, 29, pp.279–288.
- Volckaert, F.A.M. et al., 2008. Marine Genomics Europe The European Flagship in Marine Sciences for a Sustainable Future Creating a strong Marine R & D leadership for Europe to benefit society and industry.
- Wang, Y. et al., 2012. mvabund: an R package for model-based analysis of multivariate abundance data. *Methods in Ecology & Evolution*, 3(3), pp.471–474.
- White, G.E., Hose, G.C. & Brown, C., 2015. Influence of Rock-Pool Characteristics on the Distribution and Abundance of Inter-Tidal Fishes Influence of rock-pool characteristics on the. *Marine Ecology*, 36, pp.1332–1344.
- Wickham, H., 2009. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*, Springer-Verlag New York.
- Wickham, H., 2007. Reshaping Data with the reshape Package. *Journal of Statistical Software*, 21(12), pp.1–20.
- Wickham, H., 2016. *Scale Functions for Visualization*, New York: Springer.

- Willis, A.J., 1997. The ecosystem: an evolving concept viewed historically. *British Ecological Society Functional Ecology*, 11, pp.268–271.
- Wilson, W.H. & Parker, K., 1996. The life history of the amphipod, *Corophium volutator*: the effects of temperature and shorebird predation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 196, pp.239–250.





# ANEXO 1

**Tabela 12** - Valores de riqueza (Sobs) e abundância (Abund) de espécies para cada tempo de amostragem

Tempo de colonização	1 Mês – T1	3 Meses e 1 semana – T2	4 Meses e 2 semanas - T3	5 Meses e 3 semanas - T4	Total
Número total de indivíduos (Abun)	318	4240	2293	1949	<b>8800</b>
Número médio de indivíduos (Abun)	53 ( $\pm 16.16$ )	530 ( $\pm 254.5$ )	382.2 ( $\pm 113.44$ )	324.8 ( $\pm 132.74$ )	
Número total de espécies (Sobs)	43	100	73	78	<b>147</b>
Número médio de espécies (Sobs)	15.5 ( $\pm 4.46$ )	38.9 ( $\pm 7.10$ )	35 ( $\pm 4.77$ )	36.2 ( $\pm 7.41$ )	

**Tabela 13** - Índices de diversidade (IS) e equitabilidade (ISeq) para os diferentes tempos de amostragem.

Tempo de colonização	1 Mês	3 Meses e 1 semana	4 Meses e 2 semanas	5 Meses e 3 semanas
Índice de Simpson (IS)	5.53 ( $\pm 2.23$ )	9.57 ( $\pm 3.98$ )	6.95 ( $\pm 1.95$ )	9.15 ( $\pm 1.68$ )
Índice de Equitabilidade (ISeq)	0.36 ( $\pm 0.11$ )	0.25 ( $\pm 0.11$ )	0.198 ( $\pm 0.05$ )	0.26 ( $\pm 0.05$ )

**Tabela 14** - Valores de Abundância e Riqueza de Espécies para cada Filo ao longo dos diferentes tempos de colonização

Filo	1 Mês		3 Meses e 1 semana		4 Meses e 2 semanas		5 Meses e 3 semanas	
	Nº de Indivíduos	Nº de Espécies	Nº de Indivíduos	Nº de Espécies	Nº de Indivíduos	Nº de Espécies	Nº de Indivíduos	Nº de Espécies
<b>Arthropoda</b>	65	21	1934	30	1085	24	578	28
<b>Mollusca</b>	208	12	733	33	266	20	454	21
<b>Annelidea</b>	14	7	1185	29	620	22	489	18
<b>Nemertea</b>	0	0	0	0	0	0	1	1
<b>Echinodermata</b>	29	2	214	4	259	4	402	5
<b>Platyhelminthes</b>	0	0	5	2	35	1	1	1
<b>Chordata</b>	2	1	169	2	28	2	24	4

**Tabela 15** – Presença-Ausência de espécies ao longo dos tempos de colonização. (Por ordem de frequência de presenças)

Espécies	T.1	T.2	T.3	T.4	Espécies	T.1	T.2	T.3	T.4
<i>Microdeutopus damnonienseis</i>	+	+	+	+	<i>Amphicteis gunneri</i>	-	+	+	-
<i>Microdeutopus sp</i>	+	+	+	+	<i>Lepidonotus clava</i>	+	+	-	-
<i>Ampithoe rubricata</i>	+	+	+	+	<i>Amphiglena mediterranea</i>	-	+	+	-
<i>Achelia echinata</i>	+	+	+	+	<i>Amphitritides gracilis</i>	+	+	-	-
<i>Ammothella longipes</i>	+	+	+	+	<i>Nerophis lumbriciformis</i>	-	-	+	+
<i>Gibbula umbilicalis</i>	+	+	+	+	<i>Autonoe longipes</i>	+	-	-	-
<i>Rissoa parva</i>	+	+	+	+	<i>Melita hergensis</i>	+	-	-	-
<i>Littorina saxatilis</i>	+	+	+	+	<i>Metopa pusilla</i>	+	-	-	-
<i>Littorina littorea</i>	+	+	+	+	<i>Jassa falcata</i>	+	-	-	-
<i>Tricolia pullus</i>	+	+	+	+	<i>Aora typica</i>	-	-	-	+
<i>Bittium reticulatum</i>	+	+	+	+	<i>Dexamine thea</i>	-	+	-	-
<i>Mytilus edulis</i>	+	+	+	+	<i>Apherusa sp.</i>	-	-	+	-
<i>Musculus costulatus</i>	+	+	+	+	<i>Apherusa jurinei</i>	-	+	-	-
<i>Platynereis dumerilii</i>	+	+	+	+	<i>Apherusa cirrus</i>	-	-	-	+
<i>Syllis vittata</i>	+	+	+	+	<i>Lysianassa ceratina</i>	-	+	-	-
<i>Paracentrotus lividus</i>	+	+	+	+	<i>Ampithoe valida</i>	-	+	-	-
<i>Asterina phylactica</i>	+	+	+	+	<i>Ampithoe helleri</i>	-	+	-	-
<i>Microdeutopus anomalus</i>	+	+	+	-	<i>Amphithoe sp.</i>	-	-	-	+
<i>Microdeutopus chelifera</i>	+	+	+	-	<i>Corophium sp.</i>	-	-	+	-
<i>Elasmopus rapax</i>	-	+	+	+	<i>Amphilocheus sp.</i>	-	-	+	-
<i>Palaemon elegans</i>	+	+	+	-	<i>Pariambus typicus</i>	-	-	-	+
<i>Cymodoce runcata</i>	+	+	+	-	<i>Ampelisca spinipes</i>	-	-	-	+
<i>Tanais dulongii</i>	-	+	+	+	<i>Gammarella fucicola</i>	-	-	-	+
<i>Pseudoparatanaeis batei</i>	-	+	+	+	<i>Palaemon macrodactylus</i>	-	+	-	-
<i>Clunio marinus</i>	+	+	+	-	<i>Palaemon longirostris</i>	+	-	-	-
<i>Pusillina sarsii</i>	-	+	+	+	<i>Pagurus bernhardus</i>	-	-	+	-
<i>Circulus striatus</i>	-	+	+	+	<i>Portunus latipes</i>	+	-	-	-
<i>Barleeia unifasciata</i>	-	+	+	+	<i>Planes minutus</i>	+	-	-	-
<i>Patella sp</i>	-	+	+	+	<i>Liocarcinus navigator</i>	-	+	-	-
<i>Vitreolina antillexa</i>	-	+	+	+	<i>Eualus occultus</i>	-	-	-	+
<i>Ocinebrina aciculata</i>	-	+	+	+	<i>Pirimella denticulata</i>	-	+	-	-
<i>Tritia incrassata</i>	-	+	+	+	<i>Idotea balthica</i>	-	-	-	+
<i>Hiatella arctica</i>	-	+	+	+	<i>Idotea chelipes</i>	-	-	+	-
<i>Heteranomia squamula</i>	-	+	+	+	<i>Gnathia maxillaris</i>	-	-	-	+
<i>Hediste diversicolor</i>	-	+	+	+	<i>Mysidopsis angusta</i>	-	+	-	-
<i>Exogone sp</i>	-	+	+	+	<i>Rissoa membranacea</i>	-	+	-	-
<i>Syllis sp.</i>	-	+	+	+	<i>Manzonia crassa</i>	-	+	-	-
<i>Harmothoe impar</i>	-	+	+	+	<i>Bittium sacbrum</i>	-	+	-	-
<i>Harmothoe sp.</i>	-	+	+	+	<i>Bittium iadertinum</i>	-	+	-	-
<i>Fabricia stellaris</i>	-	+	+	+	<i>Pirenella conica</i>	-	+	-	-
<i>Janua heterostropha</i>	-	+	+	+	<i>Thylacodes arenarius</i>	-	+	-	-
<i>Circeis sp.</i>	-	+	+	+	<i>Odostomia megerlei</i>	+	-	-	-
<i>Spirorbis tridentatus</i>	-	+	+	+	<i>Cuthona sp.</i>	-	+	-	-
<i>Spirorbis spirorbis</i>	-	+	+	+	<i>Retusa truncatula</i>	-	-	+	-
<i>Oligochaeta</i>	+	+	+	-	<i>Onchidoris bilamellata</i>	+	-	-	-
<i>Asterina gibbosa</i>	-	+	+	+	<i>Lepidochitona scabridus</i>	-	+	-	-
<i>Amphipholis squamata</i>	-	+	+	+	<i>Perinereis cultrifera</i>	-	-	-	+
<i>Leptoplana tremellaris</i>	-	+	+	+	<i>Nereis pelagica</i>	-	+	-	-
<i>Botryllus schlosseri</i>	-	+	+	+	<i>Polydora sp.</i>	-	+	-	-
<i>Lepadogaster sp</i>	+	+	-	+	<i>Syllis gracilis</i>	-	-	+	-
<i>Melita palmata</i>	-	+	-	+	<i>Syllides sp.</i>	-	-	+	-
<i>Lembos websteri</i>	+	+	-	-	<i>Sphaerosyllis sp.</i>	-	+	-	-
<i>Metopa sp.</i>	-	-	+	+	<i>Malacoceros tetracerus</i>	-	+	-	-
<i>Jassa sp.</i>	-	-	+	+	<i>Malacoceros fuliginosus</i>	-	+	-	-
<i>Photis longicaudata</i>	+	+	-	-	<i>Scolecopsis squamata</i>	-	+	-	-
<i>Dexamine spinosa</i>	-	+	-	+	<i>Malmgrenia castanea</i>	-	+	-	-
<i>Microprotopus longimanus</i>	+	-	-	+	<i>Harmothoe extenuata</i>	-	-	+	-
<i>Ampithoe ramondi</i>	-	+	-	+	<i>Lepidonotus squamatus</i>	-	+	-	-
<i>Caprella acanthifera</i>	-	-	+	+	<i>Polynoidae</i>	-	+	-	-
<i>Palaemon serratus</i>	+	-	+	-	<i>Phyllodoce sp.</i>	-	-	+	-
<i>Athanas nitescens</i>	-	-	+	+	<i>Phyllodoce maculata</i>	-	-	-	+
<i>Pilumnus hirtellus</i>	-	+	-	+	<i>Protomystides sp.</i>	-	-	+	-
<i>Dynamene bidentata</i>	+	+	-	-	<i>Pseudomystides spinachia</i>	-	-	+	-
<i>Idotea pelagica</i>	-	-	+	+	<i>Nereiphylla sp</i>	-	+	-	-
<i>Anthura gracilis</i>	-	+	-	+	<i>Mystides sp.</i>	-	-	-	+
<i>Gibbula tumida</i>	+	+	-	-	<i>Eteone sp.</i>	-	-	-	+
<i>Gibbula pennanti</i>	+	-	+	-	<i>Manayunkia aestuarina</i>	-	-	-	+
<i>Alvania subcrenulata</i>	-	+	-	+	<i>Pseudopotamilla reniformis</i>	-	+	-	-
<i>Abra alba</i>	-	+	-	+	<i>Sphaerodorum gracilis</i>	-	-	-	+
<i>Acanthochitona crinita</i>	-	+	-	+	<i>Punnettia splendida</i>	-	-	-	+
<i>Lepidochitona sp</i>	-	+	+	-	<i>Ophiothrix fragilis</i>	-	-	-	+
<i>Boreochiton ruber</i>	-	+	-	+	<i>Leptoplana sp.</i>	-	+	-	-
<i>Neanthes sp.</i>	+	+	-	-	<i>Diplecogaster bimaculata</i>	-	-	-	+
<i>Syllis prolifera</i>	+	-	+	-					

