

ANA CATARINA NUNES TORRES

## **O PAPEL DA MORFOLOGIA DAS MACROALGAS ANUAIS NO CONTROLO DAS SUAS COMUNIDADES EPIFAUNAIS**

Dissertação de Candidatura ao grau de Mestre em Ciências do Mar – Recursos Marinhos – especialização em Biologia e Ecologia Marinhas - submetida ao Instituto de Ciências Biomédicas de Abel Salazar da Universidade do Porto.

Orientadora:

– Professora Isabel Sousa Pinto

Instituição: Faculdade de Ciências da Universidade do Porto e CIIMAR

Co-orientadora:

– Doutora Puri Veiga

Instituição/ Categoria: Investigadora Pós-doutoral no CIIMAR

## AGRADECIMENTOS

Quero começar por agradecer aos meus orientadores. À Professora Isabel Sousa Pinto, por me ter aceitado na sua equipa de trabalho e pela disponibilidade demonstrada. E à Doutora Puri Veiga e ao Doutor Marcos Rubal, por todo o apoio, disponibilidade, paciência, confiança e acima de tudo pela amizade que demonstraram por mim, sem vocês tudo isto não teria sido possível mesmo.

Aos meus amigos também quero agradecer todo o apoio e paciência demonstrados. Em especial: À Catarina pela eterna amizade; À minha prima Marina, pela companhia e distração nos intervalos da tese; À Inês, por todo o apoio e animação; Ao Cris, que além da amizade, ajudou diretamente na revisão desta tese; E ao Simão, por todo o acompanhamento ao longo destes anos, por toda a paciência, por todos os conselhos dados e acima de tudo, por estares sempre presente e disposto a ajudar nos bons e maus momentos, só eu sei a importância que tiveste em todo este percurso.

Não posso também deixar de agradecer aos meus pais, por todo o seu amor e apoio incondicional, porque se não fosse a sua educação e dedicação, nunca teria chegado onde estou agora.

Por fim quero agradecer a todas as outras pessoas que passaram pela minha vida e que de alguma forma contribuíram para a minha formação pessoal e académica.

## RESUMO

Nas zonas costeiras os habitats com vegetação abrigam uma maior abundância e diversidade epifaunal do que aqueles sem vegetação. No entanto, as espécies de macrófitas, geralmente mostram uma alta variabilidade com diferenças nos tamanhos, complexidade e longevidade, que poderia afetar as suas comunidades epifaunais associadas. Neste estudo foram utilizados como organismos modelo, macroalgas anuais intertidais, para testar o papel que a morfologia das macroalgas desempenha no controlo da estrutura das suas comunidades epifaunais associadas. Para este objetivo, foram recolhidas 6 espécies de macroalgas, aparentemente com diferente morfologia, em 2 cordões rochosos intertidais. Os efeitos da morfologia do habitat no número de indivíduos, no número de taxa e na estrutura das suas comunidades epifaunais associadas, foram verificados por meio de técnicas de análise uni- e multivariantes, considerando todo o conjunto de taxa e também os grupos mais importantes (ou seja, moluscos, crustáceos e poliquetas). Para fornecer uma visão completa da morfologia das macroalgas, foi utilizada a biomassa como uma medida da quantidade de habitat e a área fractal (Fa) e o perímetro fractal (Fp) como medidas da complexidade.

Os resultados mostraram que quase todos os pares de macroalgas estudadas apresentaram diferenças significativas para pelo menos uma das medidas morfológicas utilizadas. As comunidades epifaunais também mostraram diferenças significativas entre macroalgas devido, principalmente, à diferente identidade e à abundância relativa das espécies epifaunais. Este estudo ainda demonstrou que o efeito das espécies de macroalgas sobre as comunidades epifaunais foi dependente da escala espacial e do grupo taxonómico considerado. Isto indica um possível efeito da heterogeneidade do habitat circundante e da capacidade de dispersão dos diferentes taxa. Ambos, quantidade (biomassa) e complexidade (Fa) do habitat parecem desempenhar um papel importante nos padrões de abundância e diversidade das comunidades epifaunais. Geralmente a quantidade de habitat foi a variável mais importante embora a Fa também tenha sido relevante, especialmente para os crustáceos.

Palavras-chave: macroalgas anuais, comunidades epifaunais, complexidade fractal, biomassa, intertidal rochoso

## ABSTRACT

Coastal vegetated habitats harbour higher epifaunal abundance and diversity than those no vegetated. In this study intertidal annual macroalgae were used as model organisms to test the role of macroalgal morphology in driving the structure of their associated epifaunal assemblages. For this aim, 6 macroalgal species, apparently different in morphology, were sampled from two intertidal rocky shores. The effects of habitat morphology on the number of individuals, number of taxa and the structure of their associated epifaunal assemblages were examined by means of uni- and multivariate analysis techniques, considering the whole assemblage and the most important taxonomical groups (i.e. molluscs, crustaceans and polychaetes). To provide a complete overview of macroalgal morphology, biomass was used as proxy of habitat quantity and fractal area (Fa) and fractal perimeter (Fp) as proxies of habitat complexity.

Results indicated that almost all the studied pairs of macroalgae showed significant differences at least for one of the morphological measures used. Moreover, epifaunal assemblages showed significant differences among macroalgae, mainly due to the different identity and relative abundance of epifaunal species. This study also showed that the macroalgal species effect in the epifaunal assemblages was dependent on the spatial scale and the considered taxonomical group. These results could point out the potential effect of the landscape heterogeneity and the dispersal ability of the different taxa. Both quantity (biomass) and complexity (Fa) of habitat seem to play an important role in shaping patterns of abundance and diversity in the epifaunal assemblages. The quantity of habitat usually was the most important variable however, Fa was also relevant particularly for crustaceans.

*Keywords:* Annual macroalgae, epifaunal assemblages, Fractal complexity, Biomass, intertidal rocky

## ÍNDICE

1. Introdução.....	7
1.1. Habitats marinhos.....	8
1.2. Algas como habitat.....	9
2. Objectivo e hipóteses.....	13
3. Material e métodos	
3.1. Área de estudo.....	14
3.2. Amostragem de campo.....	15
3.3. Diversidade de invertebrados.....	16
3.4. Quantificação das medidas morfológicas das macroalgas.....	17
3.5. Análise de dados.....	19
4. Resultados	
4.1. Características morfológicas das macroalgas.....	21
4.2. Comunidade de invertebrados associados às macroalgas.....	23
4.3. Relação entre as medidas morfológicas das macroalgas e as comunidades de epifauna.....	27
5. Discussão.....	33
6. Conclusão.....	38
7. Referências.....	39
Anexo 1.....	I
Anexo 2.....	VII

## LISTA DE ABREVIATURAS

Al x Be = Algae x Beach = Alga x Praia

ANOVA = Análise de variância

Ch = *C. teedei* = *Chondracanthus teedei*

Co = *C. tomentosum* = *Codium tomentosum*

Di = *D. dichotoma* = *Dictyota dichotoma*

DistLM = Regressão múltipla multivariante

Fa = Área fractal

Fp = Perímetro fractal

Ma = *M. stellatus* = *Mastocarpus stellatus*

N = Abundância = Número de indivíduos

Os = *O. pinnatifida* = *Osmundea pinnatifida*

PERMANOVA = Análise multivariante permutacional de variância

S = Diversidade = Número de taxa

SNK = Student-Newman-Keuls

St = *S. scoparium* = *Stypocaulon scoparium*

## 1. INTRODUÇÃO

O planeta Terra é coberto por cerca de 71% de água, ou seja, 2/3 de todo o planeta é água, sendo por isso também chamado de planeta azul (Snelgrove, 1999). Desses 71%, fazem parte os oceanos e mares que, devido à sua extensão, suportam uma grande diversidade biológica, sendo dos habitats mais produtivos do planeta (Snelgrove, 1999). Embora os ambientes marinhos mais acessíveis, como os estuários, áreas intertidais e áreas sublitorais pouco profundas, estejam relativamente bem estudadas, estima-se que só 10% das espécies marinhas tenham sido descritas (Snelgrove, 1999).

Recentemente, os ecólogos mostraram interesse em estudar como a biodiversidade poderia afetar o funcionamento dos ecossistemas. Entende-se como biodiversidade o conjunto das diversas formas de vida, incluindo genes, espécies, grupos funcionais ou mesmo ecossistemas (Stachowicz et al., 2007). Diferentes estudos indicaram que as comunidades mais ricas em espécies utilizam os recursos de uma forma mais eficiente (Hooper et al., 2005). Isso torna o estudo da biodiversidade realmente importante, não só por contribuir para a descrição de novas espécies, como para o conhecimento da sua distribuição e, também, por desempenhar um papel vital na manutenção das funções dos ecossistemas, uma vez que a biodiversidade influencia os processos biogeoquímicos e a estabilidade (Gamfeldt e Bracken, 2009). Além disso, diferentes estudos mostraram, também, que os habitats mais diversos são mais resistentes às mudanças ambientais e antropogénicas (Benedetti-Cecchi, 2009).

Embora seja do conhecimento geral que a biodiversidade tem um papel importante, várias atividades humanas, como a destruição do habitat, a sobreexploração dos recursos, a introdução de espécies invasoras, a eutrofização, as mudanças climáticas globais, entre outras, estão a alterar a composição das comunidades biológicas, fazendo com que as espécies estejam a extinguir-se a uma taxa sem precedentes (Cerrano e Bavestrello, 2009; Clynick et al., 2009). Registrar e avaliar esta perda de biodiversidade é indispensável, mas torna-se difícil, pois, como já foi referido anteriormente, conhece-se uma percentagem muito baixa das espécies existentes.

Segundo Liqueste et al. (2013), os oceanos e, particularmente, as zonas costeiras contribuem em mais de 60% para o valor económico total da biosfera. Assim, os ambientes marinhos comportam também uma grande variedade de serviços para os humanos, desde atividades recreativas à obtenção de alimento (Holmlund e Hammer, 1999). Estes serviços e atividades ficam diretamente condicionados pela exploração, a poluição e a destruição de habitats e, indiretamente, pelo clima e pelas perturbações relacionadas com a biogeoquímica dos oceanos (Dulvy et al., 2003; Worm et al., 2005). Recentes estudos parecem indicar que existe uma relação direta entre os serviços

proporcionados pelos ecossistemas e a biodiversidade que estes sustentam. Portanto a perda dessa biodiversidade poderá afetar diretamente todas as funções e serviços dos que se beneficia o homem (Worm et al., 2006; Stachowicz et al., 2007).

### 1.1. Habitats marinhos

Os oceanos, como foi referido anteriormente, são muito vastos, suportando, assim, uma grande variedade de habitats. Entende-se como habitat, o lugar específico no ambiente onde os organismos vivem, sendo afetado tanto por fatores abióticos como por fatores bióticos. Tratam-se de fatores abióticos, as características físicas e químicas do ambiente, que, no caso dos ambientes marinhos, são, por exemplo, o substrato e as condições climáticas e, como fatores bióticos, tem-se os próprios organismos e as relações entre eles (Raffaelli e Hawkins, 1996).

Os organismos distribuem-se pelas diferentes zonas dos oceanos. Sendo que a maior parte, cerca de 98%, dos organismos são bentónicos (habitam no fundo do oceano) e apenas 2% dos organismos são pelágicos (vivem no oceano aberto). A maior parte dos organismos bentónicos habita na franja intertidal ou em zonas sublitorais pouco profundas e apenas 1% habita abaixo dos 2000 m (Hickman et al., 1998). Embora estas percentagens estejam fortemente influenciadas pelo diferente conhecimento das diferentes áreas, dentro de cada zona do oceano existem diferentes formas de habitat e cada organismo adapta-se, de certa forma, ao local em que vive.

Em particular, a zona intertidal é um meio muito heterogéneo, habitado por uma grande variedade de formas de vida, entre as quais se incluem tanto macrófitas como animais sésseis e móveis (Araújo et al., 2005; Gestoso et al., 2010; Bertocci et al., 2012). Como tal, é dos habitats mais diversos do meio marinho. De todos os habitats marinhos, a zona intertidal é a mais acessível, sendo por isso também, a zona mais estudada. Pode ser constituída tanto por substrato rochoso como por sedimentos, estando situada na zona de interface entre a terra e o mar (Thompson et al., 2002). Assim, a zona intertidal está sujeita ao regime de marés, o que provoca mudanças drásticas nos valores de temperatura, radiação, dissecação e pressão osmótica (Valdivia et al., 2011). As zonas intertidais também apresentam grande dinamismo e, portanto, as suas comunidades estão sujeitas a importantes variações espácio-temporais (Araújo et al., 2005; Rubal et al., 2011; Veiga et al., 2013). Assim, as comunidades que habitam o intertidal toleram diferentes gradientes de stress (Raffaelli e Hawkins, 1996). Os organismos intertidais, como já foi referido, estão sujeitos a diversos fatores físicos, mas também estão sujeitos



a fatores biológicos como a competição ou a predação (Thompson et al., 2002). Particularmente, as zonas do cordão rochoso costumam ter muita vegetação de macroalgas, que são importantes, uma vez que servem de habitat para os organismos, nomeadamente a epifauna, ao mesmo tempo que aliviam o stress ambiental que os organismos sofrem durante a maré baixa, proporcionando, assim, abrigo da insolação, dissecação e ação das ondas (Thompson et al., 1996). Existem muitos outros locais de vegetação no oceano que servem de habitat para muitas espécies, como são o caso dos bancos de angiospérmicas e as florestas de kelp (Raffaelli e Hawkins, 1996).

Por outro lado, o intertidal é uma zona de costa onde se desenrolam diversas atividades humanas (Thompson et al., 2002), logo os organismos também estão sujeitos aos efeitos antropogénicos. Os maiores impactos desses efeitos situam-se próximos das áreas com maior densidade populacional, onde existem indústrias que são responsáveis pela maior contaminação e, também, onde têm impacto as atividades recreativas e comerciais de recolha de organismos, bem como a construção de estruturas artificiais de proteção da costa (Thompson et al., 2002). Como tal, é imprescindível ter conhecimento das comunidades destes locais, tanto a nível da composição, como da distribuição das espécies, para que se possa realizar uma gestão adequada e sustentada do litoral.

## 1.2. Algas como habitat

As algas são organismos tipicamente autotróficos e fotossintéticos que existem na maior parte dos habitats aquáticos e também em alguns terrestres. Existem diversos tipos morfológicos de algas, desde formas microscópicas unicelulares a grandes complexos multicelulares como são o caso dos Kelps. Elas também apresentam diversas estratégias de reprodução, desde uma simples divisão celular até estratégias complexas de reprodução sexuada (South e Whittick, 1987).

As algas podem estar divididas em procariotas, fazendo parte as Cyanophycota e as Prochlorophycota e em eucariotas, dividindo-se em Rhodophycota (algas vermelhas), Chromophycota (fazem parte algas castanhas), Euglenophycota e Chlorophycota (algas verdes) (South e Whittick, 1987).

As macroalgas marinhas são importantes produtores primários que estão presentes praticamente ao longo das costas de todo o mundo, constituindo a base das cadeias tróficas, nas que se incluem muitas espécies com relevância económica (Graham, 2004; Norderhaug et al., 2005). Por um lado, as macroalgas estão intimamente ligadas à cultura humana e aos sistemas económicos, pois proporcionam bens e serviços, como obtenção de alimento, usos medicinais ou resiliência contra perturbações naturais e antropogénicas (Rönnbäck et al., 2007). Por outro lado, as macroalgas também servem como habitat ou

funcionam como “ecological engineering species” (Christie et al., 2009). As “ecological engineering species” são organismos que tornam o habitat mais complexo, através da sua morfologia ou comportamento, influenciando, assim, a diversidade biológica e o funcionamento dos ecossistemas (Coleman e Williams, 2002). No caso, as macroalgas servem de suporte para diversas algas epífitas (Christie et al., 2009), bem como para uma variedade de animais sésseis e móveis (Colman, 1939; Christie et al., 2009), que se denominam epifauna. Assim, os sistemas com vegetação, geralmente abrigam uma maior abundância e diversidade de invertebrados, quando comparado com habitats não vegetados (Orth et al., 1984; Currás et al., 1993; Hemminga e Duarte, 2000; Taniguchi et al., 2003). Além disso, os sistemas de macroalgas de alta complexidade morfológica suportam uma maior abundância e diversidade de fauna que os sistemas menos complexos (Hull, 1997; Hauser et al., 2006; Hooper e Davenport, 2006; Bates e DeWreede, 2007). Embora os mecanismos responsáveis por essa relação positiva não sejam completamente compreendidos, muitos autores têm sugerido que uma maior complexidade morfológica aumenta a diversidade e abundância de epifauna ao reduzir a predação (Coull e Wells, 1983; Warfe e Barmuta, 2004), a competição (Edgard, 1983; Marx e Hermkind, 1985) e a perturbação física (Gregg e Rose, 1982) e, ao mesmo tempo, que faz aumentar o número de nichos (MacArthur, 1965; Morse et al., 1985; Willis et al., 2005) e a disponibilidade de alimento (Bologna e Heck, 1999; Orav-Kotta e Kotta, 2004).

As macroalgas mostram uma elevada variedade morfológica, diferindo em tamanho, complexidade e longevidade (Christie et al., 2009; Gestoso et al., 2010). No caso do tamanho, e segundo diversos autores, existe uma relação positiva entre o tamanho das macrofitas e a abundância e a diversidade da sua epifauna associada, pois quanto maior for o tamanho, maior será a área colonizável disponível para a fauna (Attrill et al., 2000; Hansen et al., 2010). Assim, diferentes estudos mostraram uma maior abundância e diversidade da epifauna associada a macroalgas, com o aumento do volume da alga, da biomassa ou da área da mesma (Anderson et al., 2005; Tuya et al., 2011).

Já no caso da complexidade, Christie et al. (2009) afirmaram que a estrutura do habitat regula a diversidade de espécies e o número de nichos, pois, diferentes formas ocasionarão diferentes microhabitats. A estrutura pode, também, ser alterada pela presença de algas epífitas, uma vez que estas vão levar a que a arquitetura da alga se torne mais complexa e conseqüentemente ao aumento do número de microhabitats diferentes (Russo, 1990; Cacabelos et al., 2010). A complexidade também tem efeito ao nível da disponibilidade de recursos, pois favorece a acumulação de partículas em suspensão na alga (Chemello e Milazzo, 2002). Por outro lado, segundo Christie et al.

(2009), a longevidade da macroalga poderá, em determinadas situações, afetar também a comunidade de fauna associada, sendo que a longevidade das algas está altamente dependente do seu ciclo de vida (se a alga é perene ou anual). As algas perenes criam um habitat tridimensional que pode persistir por muitos anos. No entanto, também existem algas perenes que reduzem consideravelmente o seu tamanho durante o Inverno e macroalgas anuais que ocorrem unicamente durante o período Primavera – Verão (Christie et al., 2009). Assim, em termos teóricos, considerando a longevidade, seria de esperar que as algas perenes albergassem uma comunidade de fauna associada mais abundante e diversa que as macroalgas anuais.

A maioria dos estudos sobre o efeito da complexidade morfológica das macroalgas na abundância e diversidade de epifauna estão focados em kelps e fucoídes que são espécies perenes, subtidais e intertidais, respectivamente (Norderhaug, 2004; Hooper e Davenport, 2006; Tuya et al., 2011). No entanto, as macroalgas anuais, apesar de poderem variar estruturalmente desde formas complexas a simples, podendo, inclusivamente, ser as macroalgas mais abundantes em muitas áreas, (Veiga et al., 2013), têm recebido menos atenção (Gee and Warwick, 1994; Guerra-García et al., 2009; Pacios et al., 2011). A proliferação destas macroalgas faz aumentar, anualmente e de forma significativa, o habitat disponível nas áreas intertidais rochosas, onde o espaço é um dos recursos mais limitantes (Dayton, 1971).

A maioria dos animais da epifauna mostra uma alta capacidade de dispersão para colonizar novos habitats (Jørgensen e Christie, 2003; Waage-Nielsen et al., 2003; Christie e Kraufvelin, 2004), mas também se encontraram diferenças na mobilidade entre os diferentes grupos da epifauna (Vahl, 1983; Christie et al., 2007). Assim, seria de esperar que as espécies epifaunais associadas a macroalgas estivessem afetadas pela longevidade da alga e pela taxa de colonização da epifauna. Além disso, diferentes estudos em costas rochosas mostram que as macroalgas anuais estão a substituir as espécies perenes como consequência da eutrofização (Vogt e Schramm, 1991; Worm e Lotze, 2006).

Com isto, os sistemas dominados por macroalgas são muito produtivos e fornecem valiosos bens e serviços (Rönnbäck et al., 2007). A eliminação do habitat formado por macroalgas, devido ao consumo excessivo ou supercrescimento de epífitas, pode levar ao colapso desses sistemas (Elnor e Vadas, 1990), embora o colapso não seja comum, uma vez que os sistemas dominados por macroalgas mostram uma alta resiliência devido a processos de auto-regulação (Christie et al., 2009). No entanto, a persistência e resiliência são dependentes da diversidade dos grupos funcionais mais importantes, tais

como herbívoros (Steneck et al., 2002; Duffy et al., 2003). Devido ao importante papel da epifauna na conservação dos sistemas dominados por macroalgas devemos melhorar a nossa compreensão sobre os fatores que controlam a sua abundância e diversidade, como a complexidade morfológica das macroalgas.

Para conhecer a complexidade morfológica é necessário caracterizar a estrutura do habitat. A complexidade estrutural do habitat pode ser medida a diferentes escalas, considerando desde uma simples alga até ao conjunto de todas as algas de uma poça, ou até mesmo considerando o intertidal no seu todo. Esta é uma medida que, apesar de ser reconhecida a sua importância, ainda foi pouco estudada, pois é difícil separar os efeitos da complexidade estrutural, daqueles que definem a quantidade de habitat (Johnson et al., 2003).

Quando são os próprios organismos marinhos a formar um habitat, tais como corais, esponjas, ou algas, estes geralmente têm atributos que facilitam a quantificação do volume ou área disponível para a fauna associada, mas os organismos não são só afetados pela quantidade de habitat, mas também são influenciados pelo arranjo estrutural do mesmo (Hauser et al., 2006). Inicialmente, vários estudos tentaram quantificar a complexidade estrutural, através da medição da quantidade de habitat disponível (ex. a biomassa, o volume ou a área) ou o número e disposição dos ramos (ex. Hacker e Steneck, 1990; Chemello e Milazzo, 2002), comparando macrófitas com morfologia diferente (ex. Cyr e Downing, 1988; Feldman, 2001). No entanto, tendo em conta apenas esses fatores, torna-se difícil estimar o arranjo estrutural real que ocupa a macroalga e os espaços disponíveis para a epifauna, pois este varia de acordo com a escala de medida (Bradbury et al., 1984). Além disso, uma maior quantidade de habitat não indica necessariamente uma maior complexidade do mesmo (Gee e Warwick, 1994; Attrill et al., 2000; Taniguchi et al., 2003). Assim, foi necessário encontrar formas de quantificar o arranjo estrutural, através das medidas fractais, o perímetro fractal ( $F_p$ ) e a área fractal ( $F_a$ ). De acordo com Gee e Warwick (1994) as medidas fractais são os melhores indicadores da complexidade do habitat, porque estes fornecem uma expressão numérica fácil de calcular que indica o grau de rugosidade da superfície, independente da natureza do habitat e relacionado com a escala em que o habitat pode ser percebido pelas hierarquias de tamanho dos animais que o ocupam.

Tendo em conta isto, o conhecimento da relação entre a complexidade do habitat com a diversidade e abundância da epifauna das macroalgas anuais deveria ser melhorado para se poder compreender plenamente o papel que desempenha a morfologia das macroalgas no controlo da abundância e diversidade da sua epifauna associada.

## 2. OBJETIVO E HIPÓTESES

O primeiro objetivo deste estudo foi explorar as diferenças nas medidas morfológicas, abundância e diversidade da epifauna entre macroalgas anuais de dois cordões rochosos diferentes. Em segundo lugar, exploramos o papel das medidas morfológicas das macroalgas na abundância e diversidade da epifauna entre as espécies estudadas. Para atingir estes objetivos foram usados, como organismos modelo, um conjunto de seis espécies de macroalgas intertidais anuais com uma morfologia “à priori” diferente. Como medidas morfológicas das algas foram incluídas a biomassa e as medidas fractais de forma a considerar, respectivamente, tanto os efeitos da quantidade de habitat como da sua complexidade.

As nossas hipóteses são que:

- i. As medidas morfológicas serão diferentes entre as espécies de macroalgas estudadas;
- ii. A abundância (número de indivíduos), diversidade (número de taxa) e a estrutura da comunidade da epifauna serão diferentes entre as espécies de macroalgas;
- iii. A abundância, diversidade e estrutura das comunidades de epifauna estarão significativamente correlacionadas com as medidas morfológicas das macroalgas.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado em duas praias da costa Norte portuguesa, a praia da Aguda (41°02'43.22"N e 08°39'10.31"W) e a praia da Foz (41°09'32.77"N e 08°41'11.33"W) (Figura 1). A costa Norte portuguesa caracteriza-se por ter um regime de marés semidiurna, com as marés maiores a atingir 3.5 – 4.0 m de altura (Dias et al., 2002). Com ondulação mais comum de direção oeste e noroeste e com uma faixa de variação entre 1,5 e 7 m (Rubal et al., 2011). A linha de costa é fragmentada pela presença de estuários e o tipo de substrato varia entre arenoso e rochoso, resultando em muitos casos na mistura de ambos. O substrato rochoso é uma mistura de granito e xisto.

Além disso, devido às correntes, esta área de estudo é submetida a um afloramento sazonal durante os meses da Primavera e Verão, que fornece nutrientes para os produtores primários (Lemos e Pires, 2004).

Estes locais ainda são definidos meteorologicamente por terem quatro estações do ano: na Primavera os valores médios de temperatura rondam os 15.5°C e a média de precipitação é 105 mm; no Verão a média de temperatura é de 19°C e a precipitação de 30 mm; no Outono a temperatura é cerca de 11°C e a precipitação de 180 mm; e, no Inverno, mantem-se a temperatura do Outono, cerca de 11°C, mas com precipitação de 168 mm (<http://www.meteo.pt/pt/oclima/climanormais/021>).

Em relação à temperatura da água do mar, esta varia entre 14° e 18°, para os meses mais frios e mais quentes, respetivamente (Lemos e Pires, 2004).

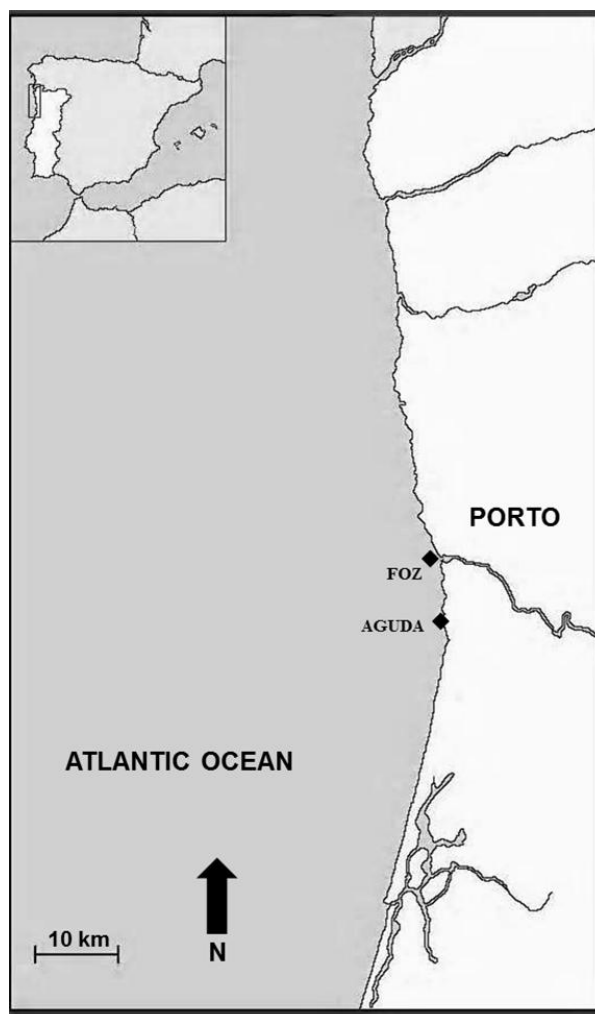


Figura 1. Mapa da costa Portuguesa, indicando a localização dos 2 locais de amostragem.

### 3.2. Amostragem de campo

Durante o mês de Setembro de 2012 foram recolhidas amostras de seis espécies diferentes de macroalgas: *Chondracanthus teedei* (Mertens ex Roth) Kützing, 1843; *Codium tomentosum* Stackhouse, 1797; *Dictyota dichotoma* (Hudson) J.V.Lamouroux de 1809; *Mastocarpus stellatus* (Stackhouse) Guiry, 1984; *Osmundea pinnatifida* (Hudson) Stackhouse, 1809 e *Stypocaulon scoparium* (Linnaeus) Kützing de 1843 (Figura 2). Estas espécies foram recolhidas para se proceder à identificação e quantificação da epifauna móvel assim como da sua morfologia. São macroalgas anuais (só desenvolvem as suas frondes durante os meses de Primavera-Verão). Além disso, elas são bastante frequentes na zona intertidal em rochas expostas ou em poças de maré ao longo da costa norte de Portugal (Araújo et al., 2006; Rubal et al., 2011; Veiga et al., 2013). Estas espécies de macroalgas apresentam características morfológicas distintas e pertencem a diferentes grupos funcionais. De acordo com a classificação de Littler e Littler (1984): *C. teedei*, *O. pinnatifida* e *C. tomentosum* são “Coarsely branched”, as duas primeiras

espécies pertencem ao grupo das Rhodophytas e a última ao grupo das Chlorophytas, apresentando todas ramos grossos; *D. dichotoma* é "sheet", pertence ao filo Heterokontophyta e apresenta folhagens ramificadas e com folhas; *M. stellatus* é "Thick leathery" pertence ao grupo das Rhodophytas e forma uma copa de folhas largas e grossas, um tipo de couro e, finalmente, *S. scoparium* é "Filamentous", pertence ao filo Heterokontophyta e mostra ramificação aglomerada e irregular.

As macroalgas foram recolhidas em poças de maré e armazenadas individualmente em sacos plásticos devidamente etiquetados. Foram recolhidas oito réplicas de cada uma das espécies de macroalgas aleatoriamente em dois cordões rochosos (separados 10s de kms). Chegadas ao laboratório cada macroalga foi preservada em formol corado com Rosa de Bengala para facilitar a triagem e identificação dos invertebrados.

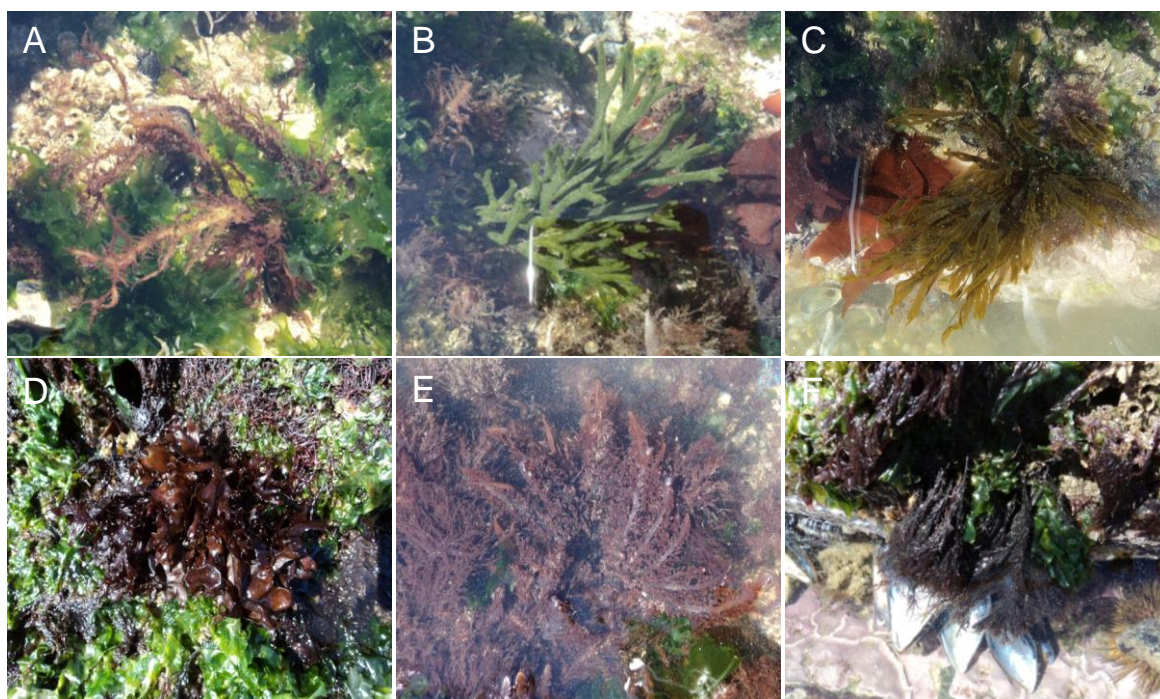


Figura 2. Imagens das diferentes macroalgas estudadas, no seu habitat natural. A- *Chondracanthus teedei*; B- *Codium tomentosum*; C- *Dictyota dichotoma*; D- *Mastocarpus stellatus*; E- *Osmundea pinnatifida*; F- *Stypocaulon scoparium*.

### 3.3. Diversidade de Invertebrados

Cada macroalga foi lavada com água da torneira numa peneira de 0,5 mm para a separação da epifauna. Todos os resíduos de invertebrados foram armazenados em etanol a 70% até a sua identificação. Posteriormente os invertebrados foram contabilizados e identificados até o menor nível taxonómico possível (geralmente espécie).



Todos os nomes científicos das macroalgas e dos invertebrados foram confirmados a partir da base de dados WORMS (<http://www.marinespecies.org/>).

#### 3.4. Quantificação das medidas morfológicas das macroalgas

Para caracterizar a morfologia de cada espécie de macroalga foram utilizadas três variáveis: a biomassa, que foi usada como medida da quantidade de habitat, e as dimensões fractais (perímetro fractal e área fractal), que foram usadas como medidas da complexidade do habitat.

Para isto, após a separação e identificação dos invertebrados, cada macroalga foi estendida sobre um fundo branco, ligeiramente comprimida e fotografada para quantificar a sua complexidade estrutural. Após este procedimento, cada uma das macroalgas foi seca numa estufa a 60° durante 48 horas para determinar a sua biomassa.

Seguindo os processos descritos por McAbendroth et al. (2005), cada fotografia foi convertida para uma imagem de formato TIFF, a qual foi, em seguida, transferida para uma escala de cinzentos, com a produção de uma imagem binária a preto e branco com pixels de largura de 0,03 mm. Foi utilizado o software de imagens J para calcular o perímetro e a área fractal de cada réplica (Figura 3).

As macroalgas não são verdadeiros objetos fractais, mas a utilização da geometria fractal provou ser muito útil para estimar a sua complexidade estrutural (ex. Gee e Warwick, 1994; Davenport et al., 1999). O perímetro fractal é uma medida do contorno das macroalgas, ou seja, o grau de convoluções das suas extremidades, assim, os valores mais elevados indicam mais divisões em escalas menores (McAbendroth et al., 2005). Enquanto que a área fractal é a medida dos espaços entre as ramificações, de modo a que os valores mais elevados indicam maior grau de ramificações (McAbendroth et al., 2005).

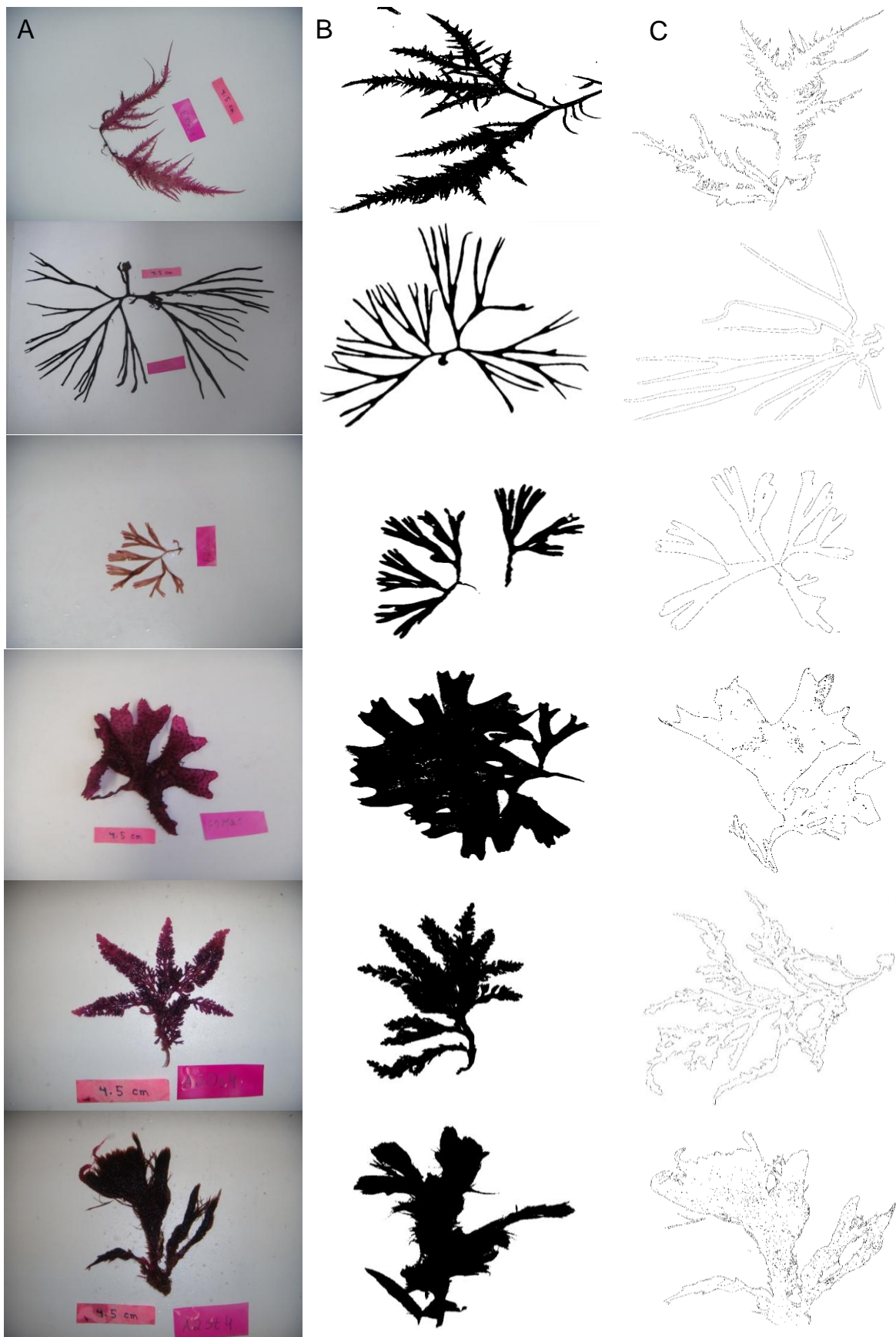


Figura 3. Imagens do tratamento das macroalgas para quantificação das medidas da complexidade do habitat. A- Alga estendida; B- Quantificação da Fa; C- Quantificação do Fp

### 3.5. Análise dos dados

Foi utilizada a análise de variância (ANOVA) para testar a hipótese de que a biomassa, a Fa e o Fp diferiram significativamente entre as espécies de macroalgas. Estas análises foram baseadas num modelo de uma via, incluindo espécie de macroalga como fator fixo com 6 níveis (ou seja, *C. teedei*, *C. tomentosum*, *D. dichotoma*, *M. stellatus*, *O. pinnatifida* e *S. scoparium*) com 16 réplicas cada. Além disso, também foram feitas análises de variância para testar as diferenças entre as espécies de macroalgas no número de indivíduos (N) e no número de taxa (S), considerando-se o total de invertebrados e os grupos taxonômicos mais frequentes individualmente (ou seja, Polychaeta, Crustacea e Mollusca). Para essas análises foi considerado um modelo de duas vias, incluindo os fatores: espécie de macroalga (fixo e ortogonal com seis níveis) e praia (aleatório, com dois níveis), com 8 réplicas. Antes de cada análise de variância, foram feitos testes de Cochran para verificar a homogeneidade das variâncias. Quando possível, os dados foram transformados em logaritmo para remover a heterogeneidade das variâncias. Quando isso não foi possível (isto é, biomassa de macroalgas) os dados não transformados foram analisados e os resultados foram considerados significativos se ( $P < 0,01$ ) (Underwood, 1997). Sempre que a ANOVA mostrou diferenças significativas ( $P < 0,05$ ), foi feito um teste *post hoc* de Student-Newman-Keuls (SNK) para explorar as diferenças entre todos os pares de espécies de macroalgas.

Também foi utilizada a análise multivariante permutacional de variância (PERMANOVA) (Anderson, 2001) com base na matriz de disimilaridade de Bray-Curtis, calculada a partir dos dados não transformados de todas as espécies encontradas e as suas abundâncias. Estas análises foram feitas para a comunidade total de invertebrados e para os grupos taxonômicos mais importantes. O modelo de análise foi o mesmo que o descrito para o caso das ANOVAs para a N e a S. Quando a PERMANOVA mostrou diferenças significativas ( $P < 0,05$ ), foi feita uma comparação de pares “pair-wise test” (999 permutações) para explorar as diferenças entre todos os pares de espécies de macroalgas.

A fim de explorar a relação entre as variáveis de resposta univariantes da epifauna (ou seja, N e S) e as medidas morfológicas das macroalgas (ou seja, biomassa, Fa e Fp), foram feitas análises de correlação. Devido à distribuição não-normal dos dados, foi utilizada a correlação de Spearman.

Também foi utilizada a regressão múltipla multivariante (DistLM) para testar a significância da relação entre todo o conjunto de medidas morfológicas das macroalgas e a estrutura da comunidade da epifauna. Antes de cada DistLM, foram feitos “draftsman

Plots” para verificar a assimetria das medidas morfológicas das macroalgas. Os dados foram transformados em logaritmo ( $x + 1$ ) para remover a assimetria. O DistLM ajusta a um modelo linear com base na matriz de semelhanças de Bray-Curtis das variáveis resposta (a estrutura das comunidades da epifauna total e dos principais grupos taxonômicos) com as variáveis preditoras (ou seja, biomassa, Fa e Fp). Como critério de seleção foi utilizada a rotina  $R^2$  e a contribuição de cada variável morfológica foi descrita pela quantidade de variação explicada. Todas as análises foram baseadas num processo de seleção "forward".

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Características morfológicas das macroalgas

Os valores das medidas fractais e da biomassa foram consideravelmente variáveis entre as espécies de macroalgas estudadas (Figura 4). A área fractal variou entre 1,70 para *C. tomentosum* e 1,90 para *S. scoparium*. Os valores do perímetro fractal variaram entre 1,14 para *S. scoparium* e 1,26 para *C. teedei*. No caso da biomassa, a variabilidade foi maior, com macroalgas muito pequenas, tais como *D. dichotoma* ou *C. teedei* com um peso médio de 0,49 e 1,15, respetivamente, e macroalgas com dimensões consideráveis, tais como *M. stellatus* e *S. Scoparium* com um peso médio de 7,03 e 2,95, respetivamente (Tabela A1).

Os resultados das análises ANOVA para as medidas morfológicas (ou seja, a biomassa, a Fa e o Fp) revelaram diferenças significativas entre as espécies de macroalgas (Tabela 1). As comparações *post hoc* mostraram também um importante grau de variabilidade entre as macroalgas para as três medidas morfológicas estudadas. Além disso, os resultados das três variáveis (ou seja, biomassa, Fa e Fp) não apresentaram nenhum padrão claro, isto é, macroalgas com valores significativamente mais elevados de biomassa não mostraram maiores valores de Fa ou Fp. Por exemplo, *M. stellatus* mostrou uma biomassa significativamente maior do que as restantes espécies (Figura 4A). No entanto, para a Fa, *S. scoparium* mostrou valores significativamente mais elevados enquanto que, *M. stellatus* apresentou valores semelhantes aos de *O. pinnatifida* mas, significativamente menores aos de *S. Scoparium* (Figura 4B). Finalmente, para o Fp, *C. teedei* e *O. pinnatifida* mostraram valores significativamente maiores do que todas as espécies de macroalgas restantes incluindo *M. stellatus* ou *S. scoparium* (Figura 4C).

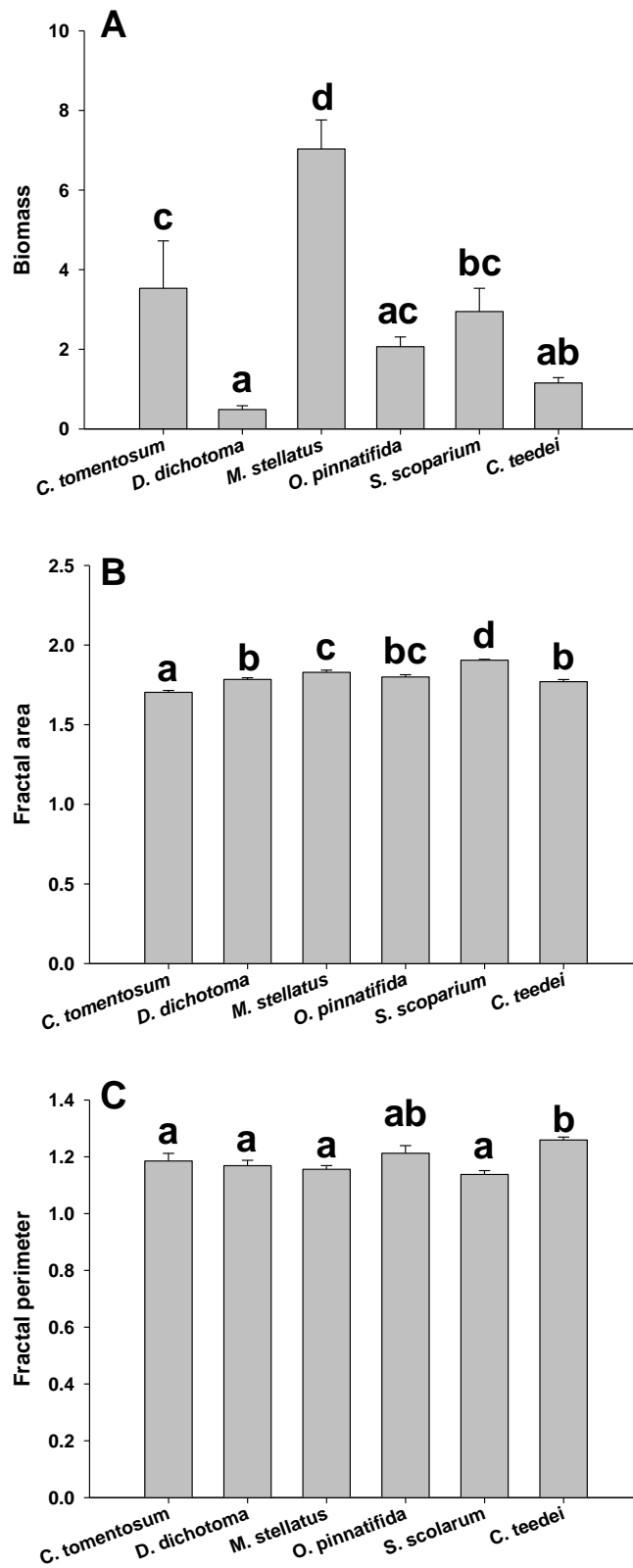


Figura 4. Valores médios ( $\pm$ ES) das medidas morfológicas das macroalgas. As diferentes letras indicam diferenças significativas entre as macroalgas ( $P < 0.05$ ) detetadas pelo teste SNK.

Source of variation	Df	Biomass		Fractal area		Fractal perimeter	
		MS	F	MS	F	MS	F
Algae	5	86.56	13.68**	0.072	32.51**	0.01	5.30**
Residual	90	6.33		0.00		0.00	
Total	95						
Cochran's test			0.60		0.23		0.31
Transformation			None		None		Ln(X+1)

Tabela 1. Sumário das ANOVAs das medidas morfológicas das macroalgas (biomassa, área fractal e perímetro fractal). \*\*:  $P < 0.001$

#### 4.2. Comunidade de invertebrados associados às macroalgas

Foram identificados um total de 19317 indivíduos pertencentes a 85 taxa (Tabela A2). Os grupos mais diversos e abundantes foram os Moluscos, com 33 taxa e 12328 indivíduos, seguindo-se os Crustáceos, com 26 taxa e 5576 indivíduos, e os Poliquetas, com 16 taxa e 431 indivíduos.

No caso dos moluscos, a espécie mais importante na praia da Aguda foi *Mytilus galloprovincialis*, enquanto que na praia da Foz foi *Rissoa* spp. Para os crustáceos, tanto na praia da Aguda, como na praia da Foz a espécie mais abundante foi *Dynamene bidentata*. Por fim, no caso dos poliquetas, as formas juvenis de *Nereis* spp. Foram as mais abundante nas duas praias.

As análises de variância indicaram uma interação significativa entre macroalga e praia para a N e a S de todo o conjunto de taxa e para os moluscos (Tabela 2). A ANOVA também mostrou uma interação significativa entre macroalga e praia para a N dos poliquetas, mas não foram detetadas diferenças significativas para a S neste táxon (Tabela 2). Por fim, não houve diferenças significativas entre macroalgas para a N e a S de crustáceos (Tabela 2).

Os resultados do teste *post hoc* para a interação alga x praia indicaram que a epifauna associada com *M. stellatus* mostrou uma N significativamente maior do que a associada com *C. teedei* na praia da Aguda, mas, nesta praia, não foram detetadas mais diferenças significativas entre macroalgas (Tabela 3). Além disso, a N e a S da epifauna associada com *S. scoparium* na praia da Foz, foram significativamente maiores das associadas às outras espécies de macroalgas, tendo-se verificado este padrão para todo o conjunto de taxa e também para os grupos mais importantes, excepto na N dos poliquetas, que não diferiu da associada com *M. stellatus* (Tabela 3).

Source of variation	Df	Total assemblage				Polychaeta				Crustacea				Mollusca			
		N		S		N		S		N		S		N		S	
		MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F
Beach	1	57.54	62.53**	666.76	26.52**	4.18	6.11*	0.09	0.11	39.89	46.43**	176.04	37.44**	48.49	34.92**	63.38	12.24**
Algae	5	7.33	2.21	226.47	2.87	4.61	2.59	3.89	2.20	2.30	2.05	27.64	2.53	20.44	2.69	50.67	3.26
Al x Be	5	3.32	3.60*	79.04	3.14*	1.78	2.6*	1.77	2.07	1.12	1.31	10.92	2.32	7.60	5.47**	15.53	3.00*
Residual	84	0.92		25.14		0.68		0.85		0.86		4.70		1.39		5.18	
Total	95																
Cochran's test		0.18		0.19		0.17		0.20		0.22		0.15		0.18		0.19	
Transformation		Ln(X+1)		None		Ln(X+1)		None		Ln(X+1)		None		Ln(X+1)		None	

Tabela 2. Sumário das ANOVAs para o número de indivíduos (N) e número de taxa (S) da epifauna das macroalgas, considerando a comunidade total e os grupos mais importantes. \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.001$

	N total assemblages		S total assemblages		N Polychaeta		N Mollusca		S Mollusca	
	Aguda	Foz	Aguda	Foz	Aguda	Foz	Aguda	Foz	Aguda	Foz
<i>Chondracanthus teedei</i>	a	a	a	a	a	a	a	ab	a	a
<i>Codium tomentosum</i>	ab	a	a	a	a	a	a	bc	a	b
<i>Dictyota dichotoma</i>	ab	a	a	a	a	a	a	a	a	a
<i>Mastocarpus stellatus</i>	b	a	a	a	a	b	a	bc	a	b
<i>Osmundea pinnatifida</i>	ab	a	a	a	a	a	a	ac	a	a
<i>Stypocaulon scoparium</i>	ab	b	a	b	a	b	a	d	a	c

Tabela 3. Resultados do teste *post hoc* das ANOVAs para a interação Alga x Praia, considerando a comunidade total e os grupos mais importantes. As letras diferentes indicam diferenças significativas entre as macroalgas nas 2 praias ( $P < 0.05$ ).



Os resultados da análise PERMANOVA para a estrutura de toda a comunidade também indicaram uma interação significativa entre macroalga e praia. O mesmo padrão foi encontrado para os principais taxa individualmente (ou seja, crustáceos, moluscos e poliquetas) (Tabela 4). Os resultados do teste pair-wise para a interação alga x praia (Tabela 5) revelaram que a estrutura de toda a comunidade epifaunal e a dos crustáceos mostraram diferenças significativas entre todas as espécies de macroalgas estudadas, com exceção de *M. stellatus* e *C. teedei* na praia da Foz, que foram semelhantes. No entanto, para os moluscos e os poliquetas, as diferenças entre macroalgas foram mais variáveis em função da praia (Tabela 5).

Source	df	Total assemblage			Polychaeta			Crustacea			Mollusca		
		MS	Pseudo-F	Unique Perms	MS	Pseudo-F	Unique Perms	MS	Pseudo-F	Unique Perms	MS	Pseudo-F	Unique Perms
Algae	5	17747.00	3.67*	997	5852.30	2.03	997	19396.00	6.23**	998	8836.20	1.53	994
Beach	1	13941.00	6.01**	998	10307.00	7.73*	998	6527.00	3.12**	998	26063.00	10.50**	999
Al x Be	5	4831.50	2.08**	999	2887.80	2.16*	999	3112.80	1.49*	998	5774.20	2.33**	996
Residual	84	2319.80			1334.20			2088.80			2482.20		
Total	95												

Tabela 4. Sumário das PERMANOVAs para a comunidade total e para os grupos mais importantes. \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.001$

Groups	Total assemblages				Polychaeta				Crustacea				Mollusca			
	Aguda		Foz		Aguda		Foz		Aguda		Foz		Aguda		Foz	
	t	Unique Perms	t	Unique Perms	t	Unique Perms	t	Unique Perms	t	Unique Perms	t	Unique Perms	t	Unique Perms	t	Unique Perms
Co, Di	1.53*	936	1.62**	927	1.66*	842	1.44	572	1.78*	919	1.57*	920	0.93	930	1.35	934
Co, Ma	2.09**	919	1.74**	935	1.63*	231	1.22	334	2.18**	920	1.74*	932	1.70*	892	1.83*	924
Co, Os	2.63**	929	2.28**	920	1.14	452	2.34*	815	3.15**	924	2.45**	938	1.10	921	1.86*	926
Co, Ch	2.65**	901	1.91**	934	1.94*	172	0.68	94	3.01**	922	1.64*	933	1.36	925	2.02*	930
Co, St	1.71*	925	2.89**	929	1.50	555	2.75*	824	1.46*	917	2.59**	939	1.45*	921	3.22**	934
Di, Ma	1.77**	934	1.41*	928	2.70*	371	0.96	531	1.80**	927	1.58*	927	1.63*	921	1.27	921
Di, Os	2.46**	918	2.19**	920	1.39	329	1.33	825	3.21**	928	2.67*	917	0.88	894	1.58	919
Di, Ch	1.89**	911	1.72**	930	3.32**	199	1.50	224	2.12*	930	1.52*	920	1.01	892	1.59*	932
Di, St	1.99*	922	2.54*	927	2.13*	735	1.99*	874	1.88*	940	2.08**	913	1.02	914	2.71**	919
Ma, Os	1.47*	921	1.51*	920	1.12	95	2.17*	689	1.63*	925	2.08*	936	1.12	920	1.00	918
Ma, Ch	1.99*	916	1.33	914	0.85	18	1.03	95	1.89*	907	1.13	887	2.02*	888	1.30	922
Ma, St	2.00**	921	2.43**	915	1.00	92	2.68*	821	1.75*	926	3.17**	924	1.55*	911	2.11*	932
Os, Ch	2.81**	924	2.79**	917	1.36	37	2.63*	545	3.75**	919	3.01*	938	1.21	901	2.00**	931
Os, St	2.50*	908	3.36**	932	1.13	306	1.46	914	2.67**	926	4.19**	926	0.99	917	2.55**	931
Ch, St	3.03**	939	3.64**	921	1.57	93	3.16*	620	3.00**	924	3.59**	927	1.58*	940	3.55*	930

Tabela 5. Resultados do teste pair-wise para a interação alga x praia, considerando a comunidade total e os grupos mais importantes. \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.001$

#### 4.3. Relação entre as medidas morfológicas das macroalgas e as comunidades de epifauna

As correlações de Spearman indicaram relações positivas e significativas entre a biomassa, a Fa e o Fp com a N e a S de toda a comunidade (Figura 5). No entanto, para os principais taxa, foram encontradas apenas correlações positivas e significativas entre a biomassa e a N dos poliquetas (Figura 6), entre a biomassa e a Fa com a N e a S dos crustáceos (Figura 7) e, finalmente, entre a biomassa e a N e a S dos moluscos (Figura 8).

A regressão múltipla multivariada (DistLM) mostrou que a proporção da variabilidade na estrutura das comunidades epifaunais e principais taxa, entre as macroalgas estudadas, explicada pelas medidas morfológicas das macroalgas foi significativa, mas relativamente baixa (Tabela 6). O Fp foi a única exceção, pois não esteve significativamente correlacionado com a estrutura das comunidades dos poliquetas e dos moluscos (Tabela 6).

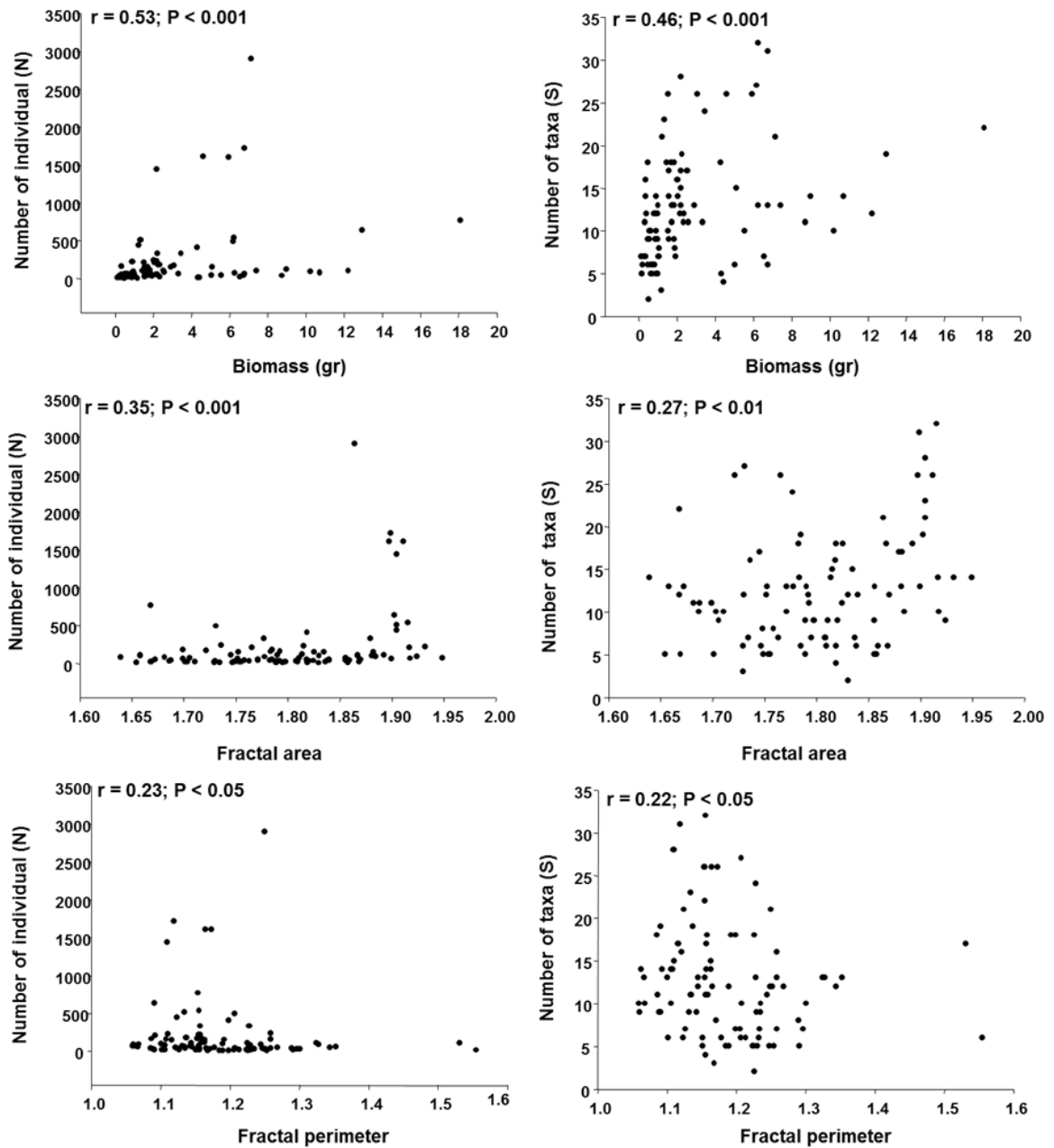


Figura 5. Correlações de Spearman entre as variáveis morfológicas das macroalgas e o número de indivíduos e o número de taxa da comunidade total.

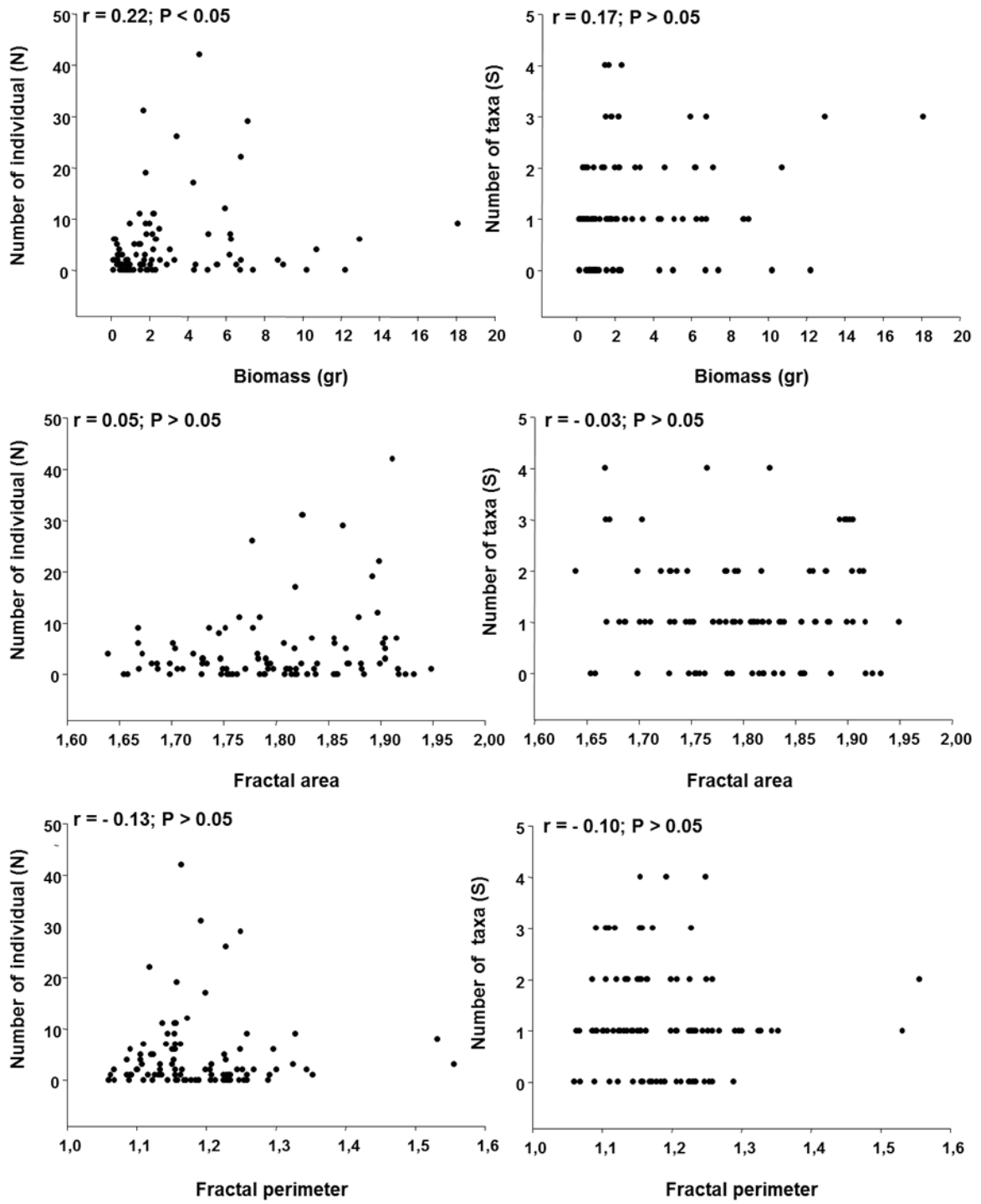


Figura 6. Correlações de Spearman entre as variáveis morfológicas das macroalgas e o número de indivíduos e o número de taxa dos poliquetas.

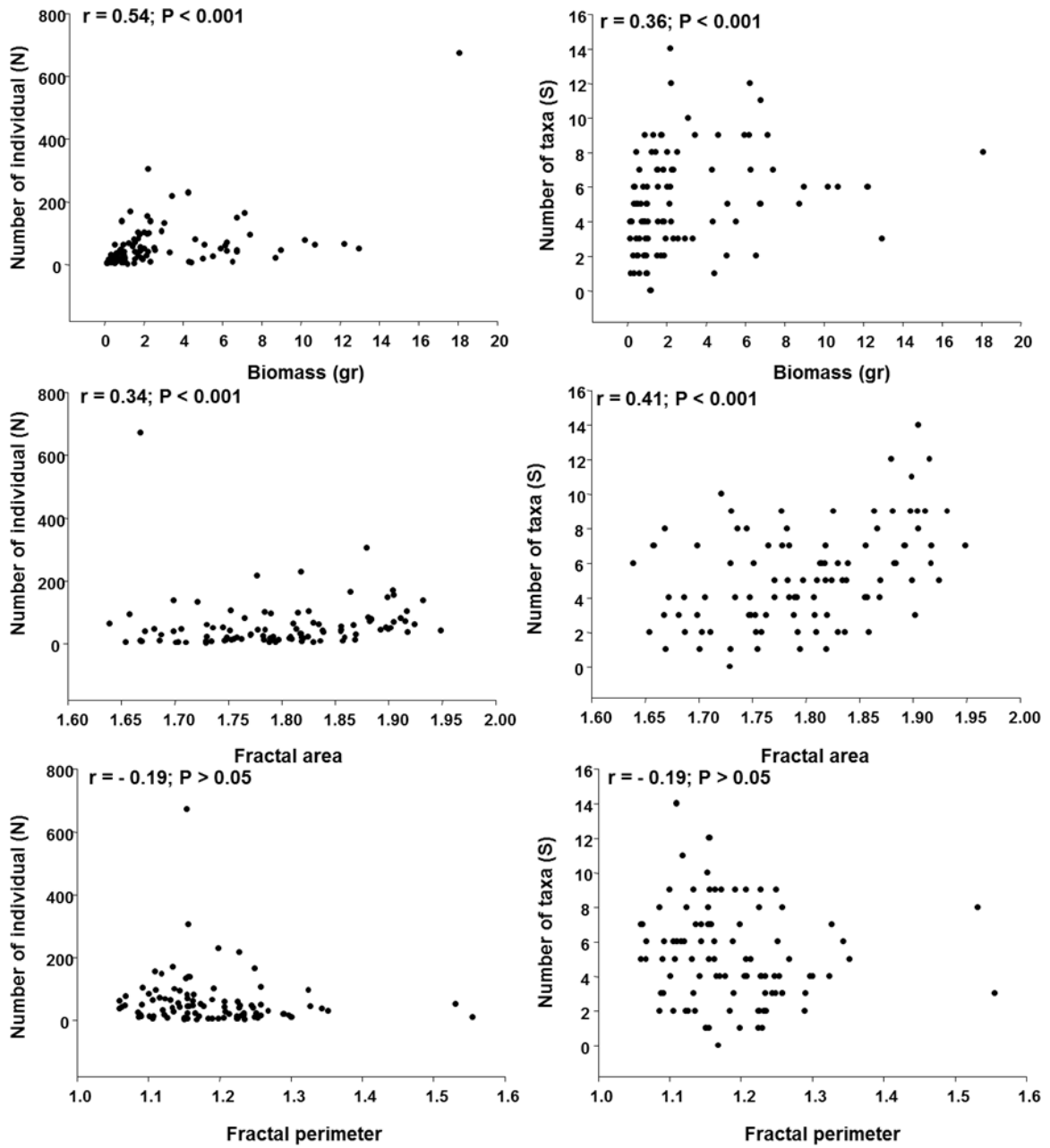


Figura 7. Correlações de Spearman entre as variáveis morfológicas das macroalgas e o número de indivíduos e o número de taxa dos crustáceos.

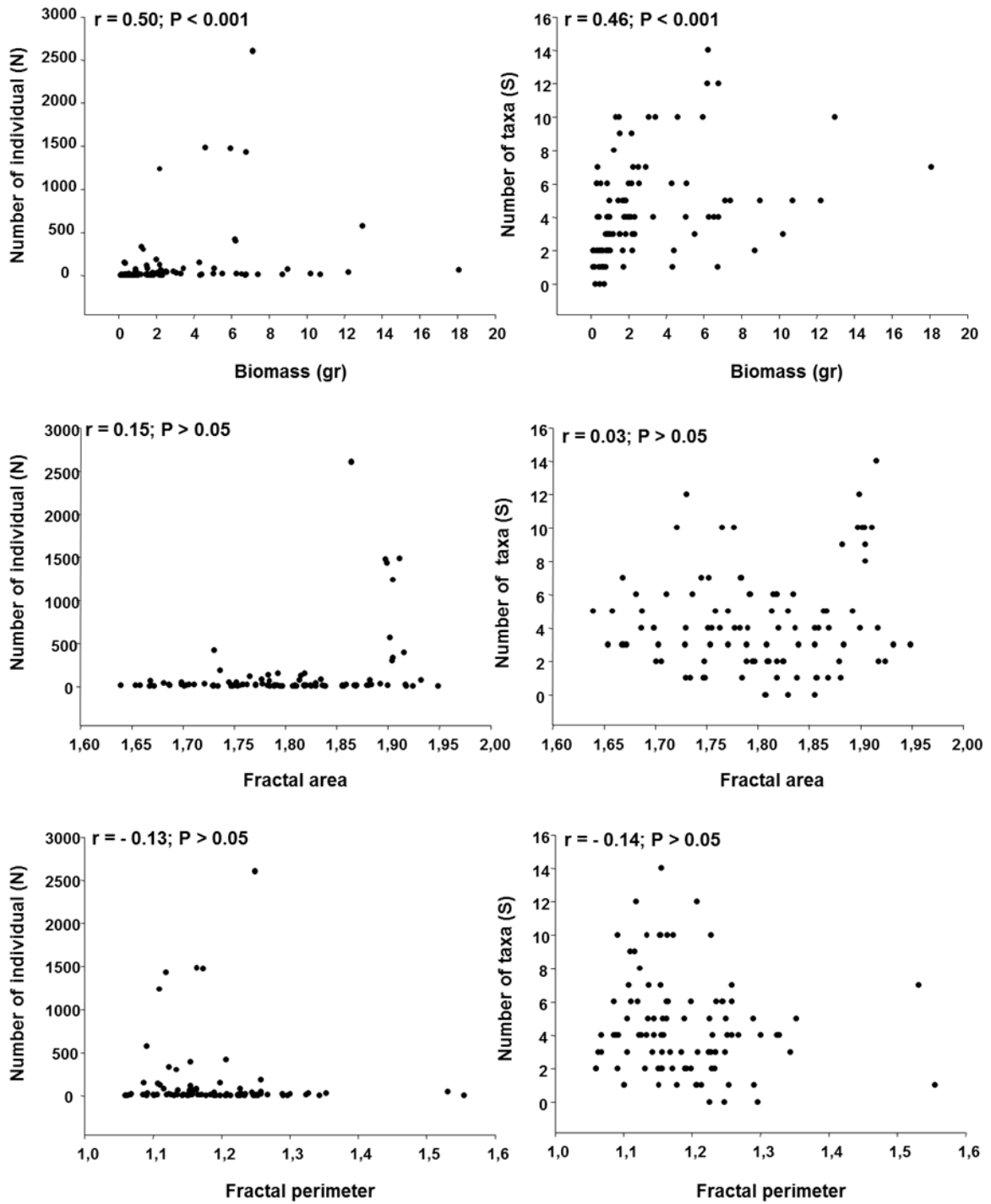


Figura 8. Correlações de Spearman entre as variáveis morfológicas das macroalgas e o número de indivíduos e o número de taxa dos moluscos.

Variable	Total assemblage		Polychaeta		Crustacea		Mollusca	
	Pseudo-F	Prop.	Pseudo-F	Prop.	Pseudo-F	Prop.	Pseudo-F	Prop.
Biomass	4.46**	0.05	3.20*	0.03	4.14**	0.04	6.35**	0.06
Fractal area	4.43**	0.04	2.73*	0.03	3.71**	0.04	3.35*	0.03
Fractal perimeter	1.81*	0.02	0.45	0.01	1.91*	0.02	1.30	0.01

Tabela 6. Resultados do teste da regressão múltipla multivariante (DistLM) sobre o efeito das medidas morfológicas das macroalgas na comunidade epifaunal. \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.001$



## 5. DISCUSSÃO

Desde há muito que a relação da fauna associada com o seu habitat tem sido estudada (Gunnill, 1982; Taylor e Cole, 1994; Parker et al., 2001; Chistie et al., 2009). Vários estudos têm mostrado que o tipo de habitat influencia a fauna associada (Attrill et al., 2000; Chemello e Milazzo, 2002; Tuya et al., 2011). Para o caso das macroalgas como habitat, muitos estudos têm sido realizados, a fim de testar o efeito da complexidade sobre a abundância e diversidade da sua epifauna associada. No entanto, a maioria destes estudos incluíram apenas medidas da quantidade de habitat (por exemplo, a biomassa, a área da superfície ou o volume), em vez de verdadeiras medidas de complexidade, e uma maior quantidade de habitat não é necessariamente indicativo de uma maior complexidade (Gee and Warwick, 1994; Attrill et al., 2000; Taniguchi et al., 2003). Foi, então, necessário encontrar uma maneira de quantificar a complexidade das macroalgas. Assim, as medidas fractais começaram a ser utilizadas. Apesar das macroalgas não serem verdadeiros objetos fractais, o uso de ferramentas de geometria fractal provou ser muito útil para estimar a sua complexidade (ex. Gee e Warwick, 1994; Hooper e Davenport, 2006).

Neste estudo foi utilizada a biomassa como indicador da quantidade de habitat e as medidas fractais (ou seja Fa e Fp), como medidas da complexidade das macroalgas, a fim de considerar ambos os efeitos de quantidade e arquitetura do habitat sobre a abundância e diversidade da sua epifauna associada.

Uma parte do primeiro objetivo deste estudo foi explorar as diferenças nas medidas morfológicas de seis espécies de macroalgas. A nossa hipótese foi então que as medidas morfológicas eram diferentes entre as espécies de macroalgas investigadas. Os resultados apoiaram parcialmente esta primeira hipótese, porque foram detetadas diferenças significativas entre as macroalgas nas três medidas morfológicas consideradas (ou seja, biomassa, Fa e Fp). Apenas duas espécies (*D. dichotoma* e *O. pinnatifida*) não apresentaram diferenças significativas para qualquer uma das três medidas morfológicas. Todos os outros possíveis pares de espécies de macroalgas mostraram diferenças significativas, pelo menos para uma das três medidas morfológicas.

A maior quantidade de habitat foi fornecida por *M. stellatus* que apresentou a maior biomassa. No entanto, foram obtidos resultados diferentes em termos das medidas fractais. *Stypocaulon scoparium* mostrou ser mais complexa em termos de Fa, enquanto que *C. teedei* foi a mais complexa em termos de Fp. Estes resultados apontam à necessidade de considerar medidas quantitativas para avaliar a complexidade

morfológica das macroalgas em contraste com alguns estudos com base na seleção de macroalgas com aparente morfologia diferente (ex. Hull, 1997). Além disso, as três medidas consideradas (ou seja, biomassa, Fa e Fp) não parecem ser redundantes, por exemplo, macroalgas com alto valor de biomassa não apresentaram necessariamente valores elevados ou baixos de Fa ou Fp. Por isso, a morfologia das algas parece ser o resultado de diferentes propriedades e, assim, a melhor maneira para caracterizá-la seria incluir diferentes medidas de complexidade, combinadas com medidas da quantidade de habitat.

Outra parte do primeiro objetivo deste estudo, foi também explorar as diferenças na abundância e diversidade entre a epifauna das macroalgas anuais de dois cordões rochosos. A nossa hipótese foi que a abundância, a diversidade e a estrutura das comunidades epifaunais seria diferente entre as espécies de macroalgas. Foram encontradas diferenças significativas na N, na S e na estrutura das comunidades epifaunais entre macroalgas e, assim, esta hipótese foi parcialmente confirmada pelos nossos resultados. Muitos estudos revelaram que a identidade das algas era um fator importante na estruturação das comunidades epifaunais (Christie et al., 1998; Kelaher, 2003; Wikström e Kautsky, 2007; Bates, 2009; Jones e Thornber, 2010). No entanto, os nossos resultados mostraram que as diferenças significativas nas variáveis resposta uni- e multivariantes encontradas entre macroalgas foram dependentes da praia (ou seja, a interação alga x praia foi significativa). Esta interação significativa pode ser explicada pela natureza anual das macroalgas estudadas. Estas algas estão ausentes durante o Outono e Inverno, crescendo durante o início da Primavera até o final do Verão e, portanto, elas não podem manter comunidades de invertebrados estáveis como as espécies perenes de macroalgas (Christie et al., 2009). Assim, as espécies anuais de macroalgas são inicialmente colonizadas por invertebrados do habitat circundante (Christie et al., 2009). Além disso, os cordões rochosos geralmente mostram uma estrutura de manchas (“patchiness”) com grande variabilidade a pequena escala (por exemplo, metros) (ex. Veiga et al., 2013). Estudos recentes também têm demonstrado a importância do habitat circundante, no controle da diversidade e da estrutura das comunidades de invertebrados em cordões rochosos (Jungerstam et al., 2014). Portanto, as diferenças encontradas entre as espécies de macroalgas numa praia podem ser explicadas por diferenças no habitat circundante. Por exemplo, os nossos resultados revelaram um maior número de diferenças significativas nas comunidades epifaunais entre as espécies de macroalgas da praia da Foz que nas da Aguda, isto pode indicar um habitat circundante mais homogêneo na Aguda.

A única exceção notável para a interação significativa entre espécie de macroalga e praia foram as variáveis de resposta univariantes para os crustáceos (N e S) e os poliquetas (S). O grupo dos crustáceos neste estudo foi dominado por peracaridos, especialmente anfípodos que têm demonstrado uma elevada capacidade de dispersão (Vahl, 1983; Poore, 2005; Christie et al., 2007). A capacidade dos crustáceos para poder rapidamente colonizar as macroalgas, independentemente da distância, pode resultar nesta ausência de diferenças na N e na S dos crustáceos entre macroalgas. No caso dos poliquetas, a ausência de diferenças significativas na S entre macroalgas e praias pode ser explicada pelo baixo número de espécies registado.

As análises multivariantes (PERMANOVA) confirmaram os resultados obtidos com as análises univariantes (ou seja, uma interação significativa alga x praia) para a estrutura de toda a comunidade e para os principais taxa, incluindo também os crustáceos e os poliquetas. Isto pode indicar a existência de diferenças na identidade e/ou na abundância relativa das espécies de crustáceos e poliquetas entre macroalgas e praias. Em contraste com as análises univariantes (N e S), o teste multivariante (pair-wise) indicou que quase todos os pares de macroalgas mostraram comunidades epifaunais significativamente diferentes. Estes resultados contrastantes entre análises uni- e multivariantes sugerem que as diferenças entre macroalgas foram principalmente devidas a diferenças na identidade e na abundância relativa das espécies epifaunais mais que na abundância e na diversidade total.

Portanto, os nossos resultados sugerem que diferentes espécies de macroalgas anuais abrigaram, também, diferentes comunidades epifaunais e que as diferenças no habitat circundante ou a capacidade de dispersão dos diferentes taxa, poderiam desempenhar um papel fundamental no controlo da estrutura destas comunidades.

A maior complexidade do habitat está relacionada com um maior número de ambientes que, por sua vez, estão associados com um maior número de organismos e de espécies (McAbendroth et al., 2005; Ferreira et al., 2013). O segundo objetivo deste estudo foi explorar o papel das medidas morfológicas das macroalgas no controlo das comunidades epifaunais. A nossa hipótese foi que a abundância, a diversidade e a estrutura das comunidades epifaunais estaríamos significativamente correlacionadas com as medidas morfológicas das macroalgas. A hipótese foi parcialmente confirmada pelos nossos resultados.

A macroalga mais complexa em termos de Fa (ou seja, *S. scoparium*) obteve também a maior abundância e diversidade de organismos. No entanto, a macroalga mais complexa em termos de Fp (ou seja, *C. teedei*) apresentou a menor abundância e diversidade. Este

resultado pode estar relacionado com o facto de que *C. teedei*, apesar de ser uma macroalga complexa, obteve a biomassa mais baixa, proporcionando, assim, uma baixa quantidade de habitat. Em concordância, a macroalga que forneceu a maior quantidade de habitat (ou seja *M. stellatus*) apresentou o segundo maior valor de abundância e diversidade de invertebrados. Portanto, os nossos resultados sugerem que tanto a quantidade como a complexidade do habitat parecem moldar a abundância e diversidade epifaunal.

As análises de correlação Spearman mostraram que a quantidade de habitat (biomassa) foi a variável que melhor se correlacionou com a abundância e a diversidade para toda a comunidade epifaunal e também para os principais grupos taxonomicos, excepto para a diversidade de crustáceos. De acordo com os nossos resultados, Attrill et al. (2000) já tinha verificado anteriormente, que a abundância e a diversidade dos organismos só era afetada pela quantidade de habitat, não pela complexidade das macrófitas. Estes resultados contrastam com estudos anteriores que mostraram que as medidas de complexidade foram melhor preditoras, do que as relacionados com a quantidade de habitat (ex. Hooper e Davenport, 2006; Tuya et al., 2011). No entanto, esses estudos concentraram-se principalmente em macroalgas perenes (ou seja kelps e fucoides). Kelps e fucoides podem viver por vários anos e, assim, abrigar comunidades estáveis de invertebrados, enquanto que as populações de invertebrados associados a macroalgas anuais limitam-se para apenas uma ou duas gerações. Devido a esta limitação de tempo, muitos processos biológicos (ex. competição ou predação), que poderiam ser afetados pela complexidade morfológica (ex. segregação de nicho ou proteção), desempenham um papel de menor importância modulando a estrutura das comunidades epifaunais em macroalgas anuais.

Resultados similares foram encontrados em experiências com substratos artificiais que imitaram macroalgas perenes (Cacabelos et al., 2010). Estes substratos artificiais foram rapidamente colonizados pela epifauna, mas a estrutura das suas comunidades foi significativamente diferente da encontrada em macroalgas naturais. Estas diferenças relacionaram-se com o tempo limitado que os substratos artificiais permaneceram no campo, em comparação com as macroalgas naturais (Cacabelos et al., 2010). No entanto, as medidas de complexidade (ou seja, medidas fractais) também estiveram significativamente correlacionadas com a abundância e a diversidade da comunidade epifaunal total e com os crustáceos, embora tenham explicado uma variabilidade menor do que a biomassa, com exceção da diversidade dos crustáceos, onde a Fa foi a variável melhor correlacionada. Hacker e Steneck (1990) demonstraram que o espaço entre as folhas era um fator importante na determinação da distribuição dos crustáceos. Portanto,

os nossos resultados estão de acordo com os resultados de Hacker e Steneck (1990), porque a Fa, que é uma medida do espaço entre as folhas, foi a melhor correlacionada com a diversidade dos crustáceos. Em contraste, Russo (1990) afirmou que a abundância e a distribuição dos crustáceos não foi diretamente afetada pela complexidade das macroalgas. No entanto, Russo (1990) utilizou, como medida de complexidade, o índice área de superfície/biomassa. Este índice não é uma medida real da complexidade, pois nem sempre representa adequadamente a ordem de complexidade que pode ser intuitivamente esperada na gama das diferentes formas de crescimento das algas (Gee e Warwick, 1994).

A correlação multivariante (ou seja, DistLM) confirmou os resultados das correlações univariantes (ou seja, correlação significativa com a biomassa e medidas fractais). Portanto, a biomassa parece ser a medida morfológica principal controlando a estrutura das comunidades epifaunais das macroalgas anuais em combinação com a Fa. De acordo com os nossos resultados, estudos anteriores já haviam apontado que não só a quantidade de habitat é importante para modular a abundância e diversidade de invertebrados, mas a complexidade também desempenha um papel significativo (Gee e Warwick, 1994; McAbendroth et al., 2005.). No entanto, ambas as análises uni- e multivariantes mostraram a falta ou a baixa influência do Fp. Estes resultados sugerem que o grau de convolução das macroalgas não parece ter qualquer efeito biológico significativo nas comunidades da epifauna.

## 6. CONCLUSÃO

Este estudo demonstrou a necessidade de incluir medidas da quantidade de habitat (biomassa) e da complexidade (Fa) para caracterizar adequadamente a morfologia das macroalgas. As diferentes espécies de macroalgas anuais abrigaram também diferentes comunidades epifaunais, mas estas diferenças foram dependentes da escala espacial e da capacidade de dispersão do grupo taxonómico considerado. Finalmente, tanto a quantidade, como a complexidade do habitat, desempenharam um papel importante, modulando os padrões de abundância e diversidade das comunidades epifaunais, embora, dependendo do grupo taxonómico, a quantidade de habitat foi mais relevante de uma forma generalizada.

## 7. REFERÊNCIAS

- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26, 32-46.
- Anderson, M.J., Diebel, C.B., Blom, W.M., Landers, T.J., 2005. Consistency and variation in kelp holdfast assemblages: Spatial patterns of biodiversity for the major phyla at different taxonomic resolutions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 320, 35-56.
- Araújo, R., Bárbara, I., Sousa-Pinto, I., Quintino, V., 2005. Spatial variability of intertidal rocky shore assemblages in the northwest coast of Portugal. *Estuar. Coast. Shelf S.* 64, 658-670.
- Araújo, R., Sousa-Pinto, I., Bárbara, I., Quintino, V., 2006. Macroalgal communities of intertidal rock pools in the northwest coast of Portugal. *Acta Oecol.* 30, 192-202.
- Attrill, M.J., Strong, J.A., Rowden, A.A., 2000. Are macroinvertebrate communities influenced by seagrass structural complexity? *Ecography* 23, 114-121.
- Bates, C.R., 2009. Host taxonomic relatedness and functional-group affiliation as predictors of seaweed-invertebrate epifaunal associations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 387, 125-136.
- Bates, C.R., DeWreede, R.E., 2007. Do changes in seaweed biodiversity influence associated invertebrate epifauna? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 344, 206-214.
- Benedetti-Cecchi, L., 2009. Mechanisms Underpinning Diversity–Stability Relationships in Hard Bottom Assemblages, in: Wahl, M. (Ed.). *Marine Hard Bottom Communities, Ecological Studies*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 391-407.
- Bertocci, I., Araújo, R., Incera, M., Arenas, F., Pereira, R., Abreu, H., Larsen, K., Sousa-Pinto, I., 2012. Benthic assemblages of rock pools in northern Portugal: seasonal and between-pool variability. *Sci. Mar.* 76, 781-789.
- Bologna, P.A.X., Heck, K.L., 1999. Macrofaunal associations with seagrass epiphytes: relative importance of trophic and structural characteristics. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 242, 21-39.
- Bradbury, R.H., Reichelt, R.E., Green, D.G., 1984. Fractals in ecology: methods and interpretation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 14, 295-296.

- Cacabelos, E., Olabarria, C., Incera, M., Troncoso, J.S., 2010. Effects of habitat structure and tidal height on epifaunal assemblages associated with macroalgae. *Estuar. Coast. Shelf S.* 89, 43-52.
- Cerrano, C., Bavestrello, G., 2009. Mass mortalities and extinctions, in: Wahl, M. (Ed.), *Marine Hard Bottom Communities, Ecological Studies*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 295-307.
- Chemello, R., Milazzo, M., 2002. Effect of algal architecture on associated fauna: some evidence from phytal molluscs. *Mar. Biol.* 140, 981-990.
- Christie, H., Fredriksen, S., Rinde, E., 1998. Regrowth of kelp and colonization of epiphyte and fauna community after kelp trawling at the coast of Norway. *Hydrobiologia* 375, 49-58.
- Christie, H., Jørgensen, N.M., Norderhaug, K.M., 2007. Bushy or smooth, high or low; importance of habitat architecture and vertical position for distribution of fauna on kelp. *J. Sea Res.* 58, 198-208.
- Christie, H., Kraufvelin, P., 2004. Mechanisms regulating amphipod population density within macroalgal communities with low predator impact. *Sci. Mar.* 68, 189-198.
- Christie, H., Norderhaug, K.M., Fredriksen, S., 2009. Macrophytes as habitat for fauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 396, 221-233.
- Clynick, B.G., Blockley, D., Chapman, M.G., 2009. Anthropogenic changes in patterns of diversity on hard substrata: an overview, in: Wahl, M. (Ed.), *Marine Hard Bottom Communities, Ecological Studies*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 247-256.
- Coleman, F.C., Williams, S.L., 2002. Overexploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 17, 40-44.
- Colman, J., 1939. On the faunas inhabiting intertidal seaweeds. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 24, 129-183.
- Coull, B.C., Wells, J.B.J., 1983. Refuges from fish predation: experiments with phytal meiofauna from the New Zealand rocky intertidal. *Ecology* 64, 1599-1609.
- Currás, A., Sánchez-Mata, A., Mora, J., 1993. Estudio comparativo de la macrofauna bentónica de un fondo de *Zostera marina* y un fondo arenoso libre de cubierta vegetal. *Cah. Biol. Mar.* 35, 91-112.



- Cyr, H., Downing, J.A., 1988. The abundance of phytophilous invertebrates on different species of submerged macrophytes. *Freshwater Biol.* 20, 365-374.
- Davenport, J., Butler, A., Cheshire, A., 1999. Epifaunal composition and fractal dimensions of marine plants in relation to emersion. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 79, 351-355.
- Dayton, P.K., 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 41, 351-389.
- Dias, J.M.A., Gonzalez, R., Garcia, C., Diaz-del Rio, V., 2002. Sediment distribution patterns on the Galicia-Minho continental shelf. *Prog. Oceanogr.* 52, 215-231.
- Duffy, J.E., Richardson, J.P., Canuel, E.A., 2003. Grazer diversity effects on ecosystem functioning in seagrass beds. *Ecol. Lett.* 6, 637-645.
- Dulvy, N.K., Sadovy, Y., Reynolds, J.D., 2003. Extinction vulnerability in marine populations. *Fish Fish.* 4, 25-64.
- Edgard, G.J., 1983. The ecology of south-east Tasmanian phytal animal communities. IV. Factors affecting the distribution of amphitoid amphipods among algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 70, 205-225.
- Elnor, R.W., Vadas, R.L. Sr, 1990. Inference in ecology: the sea urchin phenomenon in the Northwestern Atlantic. *Am. Nat.* 136, 108-125.
- Feldman, R.S., 2001. Taxonomic and size structures of phytophilous macroinvertebrate communities in *Vallisneria* and *Trapa* beds of the Hudson River, New York. *Hydrobiologia* 452, 233-245.
- Ferreiro, N., Giorgi, A., Feijoo, C., 2013. Effects of macrophyte architecture and leaf shape complexity on structural parameters of the epiphytic algal community in a Pampean stream. *Aquat. Ecol.* 47, 389-401.
- Gamfeldt, L., Bracken, M.E.S., 2009. The Role of Biodiversity for the Functioning of Rocky Reef Communities, in: Wahl, M. (Ed.), *Marine Hard Bottom Communities, Ecological Studies*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 361-373.
- Gee, J.M., Warwick, R.M., 1994. Metazoan community structure in relation to the fractal dimensions of marine macroalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 103, 141-150.

- Gestoso, I., Olabarria, C., Troncoso, J.S., 2010. Variability of epifaunal assemblages associated with native and invasive macroalgae. *Mar. Freshwater Res.* 61, 724-731.
- Graham, M.H., 2004. Effects of local deforestation on the diversity and structure of Southern California giant kelp forest food webs. *Ecosystems* 7, 341-357.
- Gregg, W.W., Rose, F.L., 1982. The effects of aquatic macrophytes on the stream microenvironment. *Aquat. Bot.* 14, 309-324.
- Guerra-García, J.M., Cabezas, P., Baeza-Rojano, E., Espinosa, F., García-Gómez, J.C., 2009. Is the north side of the Strait of Gibraltar more diverse than the south side? A case study using the intertidal peracarids (Crustacea: Malacostraca) associated to the seaweed *Corallina elongata*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 89, 387-397.
- Gunnill, F.C., 1982. Effects of plant size and distribution on the numbers of invertebrate species and individuals inhabiting the brown alga *Pelvetia fastigiata*. *Mar. Biol.* 69, 263-280.
- Hacker, S.D., Steneck, R.S., 1990. Habitat architecture and the abundance and body size-dependent habitat selection of a phytal amphipod. *Ecology* 71, 2269-2285.
- Hansen, J.P., Sagerman, J., Wikstrom, S.A., 2010. Effects of plant morphology on small-scale distribution of invertebrates. *Mar. Biol.* 157, 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. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 325, 93-100.
- Hemminga, M.A., Duarte, C.M., 2000. *Seagrass ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hickman, C.P., Roberts, L.S., Parson, A., 1998. *Principios integrales de Zoología*. McGraw-Hill/Interamericana de España, S.A.U.
- Holmlund, C.M., Hammer, M., 1999. Ecosystem services generated by fish populations. *Ecol. Econ.* 29, 253-268.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J.,

- Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3-35.
- Hooper, G.J., Davenport, J., 2006. Epifaunal composition and fractal dimensions of intertidal marine macroalgae in relation to emersion. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 86, 1297-1304.
- Hull, S.L., 1997. Seasonal changes in diversity and abundance of ostracods on four species of intertidal algae with differing structural complexity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 161, 71-82.
- Johnson, M.P., Frost, N.J., Mosley, M.W.J., Roberts, M.F., Hawkins, S.J., 2003. The area-independent effects of habitat complexity on biodiversity vary between regions. *Ecol. Lett.* 6, 126-132.
- Jones, E., Thornber, C.S., 2010. Effects of habitat-modifying invasive macroalgae on epiphytic algal communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 400, 87-100.
- Jørgensen, N.M., Christie, H., 2003. Diurnal, horizontal and vertical dispersal of kelp-associated fauna. *Hydrobiologia* 503, 69-76.
- Jungerstam, J., Erlandsson, J., McQuaid, C.D., Porri, F., Westerbom, M., Kraufvelin, P., 2014. Is habitat amount important for biodiversity in rocky shore systems? A study of South African mussel assemblages. *Mar. Biol.* 161, 1507-1519.
- Kelaher, B.P., 2003. Changes in habitat complexity negatively affect diverse gastropod assemblages in coralline algal turf. *Oecologia* 135, 431-441.
- Lemos, R.T., Pires, H.O., 2004. The upwelling regime off the west Portuguese coast, 1941–2000. *Int. J. Climatol.* 24, 511-515.
- Liquete, C., Piroddi, C., Drakou, E.G., Gurney, L., Katsanevakis, S., Charef, A., Enog, B., 2013. Current status and future prospects for the assessment of marine and coastal ecosystem services: a systematic review. *PLoS ONE* 8: e67737.
- Littler, M.M., Littler, D.S., 1984. Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 74, 13-34.
- MacArthur, R.H., 1965. Patterns of species diversity. *Biol. Rev.* 40, 510-533.

- Marx, J., Hermkind, W., 1985. Factors regulating microhabitat use by young juvenile spiny lobsters, *Panulirus argus*: food and shelter. *J. Crust. Biol.* 5, 650-657.
- McAbendroth, L., Ramsay, P.M., Foggo, A., Rundle, S.D., Bilton, D.T., 2005. Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? *Oikos* 111, 279-290.
- Morse, D.R., Lawton, J.H., Dodson, M.M., Williamson, M.H., 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body length. *Nature* 314, 731-733.
- Norderhaug, K.M., 2004. Use of red algae as hosts by kelp-associated amphipods. *Mar. Biol.* 144, 225-230.
- Norderhaug, K.M., Christie, H., Foss, J.H., Fredriksen, S., 2005. Fish - macrofauna interactions in a Kelp (*Laminaria hyperborea*) forest. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 85, 1279-1286.
- Orav-Kotta, H., Kotta, J., 2004. Food and habitat choice of the isopod *Idotea baltica* in the northeastern Baltic Sea. *Hydrobiologia* 514, 79-85.
- Orth, R.J., Heck, K.L., van Montfrans, J., 1984. Faunal communities in seagrass beds: a review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships. *Estuaries* 7, 339-350.
- Pacios, I., Guerra-García, J.M., Baeza-Rojano, E., Cabezas, M.P., 2011. The non-native seaweed *Asparagopsis armata* supports a diverse crustacean assemblage. *Mar. Environ. Res.* 71, 275-282.
- Parker, J.D., Duffy, J.E., Orth, R.J., 2001. Plant species diversity and composition: experimental effects on marine epifaunal assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 224, 55-67.
- Poore, A.G.B., 2005. Scales of dispersal among hosts in a herbivorous marine amphipod. *Aust. Ecol.* 30, 219-228.
- Raffaelli, D.R., Hawkins, S. 1996. Intertidal ecology. Chapman and Hall, London.
- Rönnbäck, P., Kautsky, N., Pihl, L., Troell, M., Söderqvist, T., Wennhage, H., 2007. Ecosystem goods and services from Swedish coastal habitats: identification, valuation, and implications of ecosystem shifts. *Ambio* 36, 534-44.

- Rubal, M., Veiga, P., Vieira, R., Sousa-Pinto, I., 2011. Seasonal patterns of tidepool macroalgal assemblages in the North of Portugal. Consistence between species and functional group approaches. *J. Sea Res.* 66, 187-194.
- Russo, A.R., 1990. The role of seaweed complexity in structuring Hawaiian epiphytal amphipod communities. *Hydrobiologia* 194, 1-12.
- Snelgrove, P.V., 1999. Getting to the bottom of marine biodiversity: sedimentary habitats. *Bioscience* 49, 129-138.
- South, G.R., Whittick, A., 1987. Introduction to phycology. Blackwell scientific publications. Osney Mead, Oxford.
- Stachowicz, J.J., Bruno, J.F., Duffy, J.E., 2007. Understanding the effects of marine biodiversity on communities and ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38, 739-766.
- Steneck, R.S., Graham, M.H., Bourque, B.J., Corbett, D., Erlandson, J.M., Estes, J.A., Tegner, M.J., 2002. Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environ. Conserv.* 29, 436-459.
- Taniguchi, H., Nakano, S., Tokeshi, M., 2003. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biol.* 48, 718-728.
- Taylor, R.B., Cole, R.G., 1994. Mobile epifauna on subtidal brown seaweeds in northeastern New Zealand. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 115, 271-282.
- Thompson, R.C., Crowe, T.P., Hawkins, S.J., 2002. Rocky intertidal communities: past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years. *Environ. Conserv.* 29, 168-191.
- Thompson, R.C., Wilson, B.J., Tobin, M.L., Hill, A.S., Hawkins, S.J., 1996. Biologically generated habitat provision and diversity of rocky shore organisms at a hierarchy of spatial scales. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 202, 73-84.
- Tuya, F., Larsen, K., Platt, V., 2011. Patterns of abundance and assemblage structure of epifauna inhabiting two morphologically different kelp holdfasts. *Hydrobiologia* 658, 373-382.

- Underwood, A.J., 1997. Experiments in Ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Vahl, O., 1983. Mucus drifting in the limpet *Helcion* (=Patina) *pellucida* (Prosobranchia, Patellidae). *Sarsia* 68, 209-211.
- Valdivia, N., Scrosati, R.A., Molis, M., Knox, A.S., 2011. Variation in community structure across vertical intertidal stress gradients: how does it compare with horizontal variation at different scales? *PLoS ONE* 6, e24062.
- Veiga, P., Rubal, M., Vieira, R., Arenas, F., Sousa-Pinto, I., 2013. Spatial variability in intertidal macroalgal assemblages on the North Portuguese coast: consistence between species and functional group approaches. *Helgol. Mar. Res.* 67, 191-201.
- Vogt, H., Schramm, W., 1991. Conspicuous decline of *Fucus* in Kiel Bay (Western Baltic): what are the causes? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69, 189-194.
- Waage-Nielsen, E., Christie, H., Rinde, E., 2003. Short-term dispersal of kelp fauna to cleared (kelp-harvested) areas. *Hydrobiologia* 503, 77-91.
- Warfe, D.M., Barmuta, L.A., 2004. Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* 141, 171-178.
- Wikström, S.A., Kautsky, L., 2007. Structure and diversity of invertebrate communities in the presence and absence of canopy-forming *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea. *Estuar. Coast. Shelf. S.* 72, 168-176.
- Willis, S.C., Winemiller, K.O., Lopez-Fernandez, H., 2005. Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia* 142, 284-295.
- Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J., Watson, R., 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem Services. *Science* 314, 787.
- Worm, B., Lotze, H.K., 2006. Effects of eutrophication, grazing, and algal blooms on rocky shores. *Limnol. Oceanogr.* 51, 569-579.
- Worm, B., Sandow, M., Oschlies, A., Lotze, H.K., Myers, R.A., 2005. Global patterns of predator diversity in the open oceans. *Science* 309, 1365-1369.

Páginas web e Base de dados

ipma (Instituto Português do Mar e da Atmosfera):

<http://www.meteo.pt/pt/oclima/climanormais/021>

WORMS (World Register of Marine Species): <http://www.marinespecies.org/>

ANEXO 1

Macroalgae	Biomass	Fractal area	Fractal perimeter
<i>Chondracanthus teedei</i>	1.15 ± 1.103	1.77 ± 0.013	1.26 ± 0.010
<i>Codium tomentosum</i>	3.53 ± 1.191	1.70 ± 0.011	1.19 ± 0.027
<i>Dictyota dichotoma</i>	0.49 ± 0.095	1.78 ± 0.010	1.17 ± 0.019
<i>Mastocarpus stellatus</i>	7.03 ± 0.727	1.83 ± 0.014	1.16 ± 0.013
<i>Osmundea pinnatifida</i>	2.07 ± 0.246	1.80 ± 0.014	1.21 ± 0.027
<i>Stypocaulon scoparium</i>	2.95 ± 0.582	1.91 ± 0.006	1.14 ± 0.014

Tabela A1. Resumo das medidas morfológicas das macroalgas (±ES).



	Aguda							Foz						
	Ch	Co	Di	Ma	Os	St	T	Ch	Co	Di	Ma	Os	St	T
<b>PHYLLUM ANNELIDA</b>														
CLASS POLYCHAETA														
<i>Lumbrineris funchalensis</i>	2	0	0	0	0	1	3	0	0	1	0	0	0	1
<i>Pholoe inornata</i>	0	3	2	1	0	0	6	0	1	0	0	2	0	3
<i>Syllidia armata</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nereis</i> spp.	2	7	18	6	23	22	78	14	10	29	18	78	92	241
<i>Autolytinae</i> indet.	0	2	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Brania arminii</i>	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Exogone (Exogone) naidina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Syllis</i> spp.	0	1	1	2	3	12	19	0	2	1	1	1	32	37
<i>Eulalia clavigera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2
<i>Eumida sanguinea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Mysta picta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Saccocirrus papillocercus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Sabellaria alveolata</i>	0	7	0	0	11	0	18	0	1	1	0	0	0	2
Sabellidae spp.	0	4	0	0	1	0	5	0	0	4	0	0	0	4
Cirratulidae sp.	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nicolea venustula</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<b>PHYLLUM ARTHROPODA</b>														
<b>Subphylum Chelicerata</b>														
CLASS ARACHNIDA														

	Aguda							Foz						
	Ch	Co	Di	Ma	Os	St	T	Ch	Co	Di	Ma	Os	St	T
<b>CLASS PYCNOGONIDA</b>														
<i>Achelia echinata</i>	0	0	1	1	0	1	3	0	4	0	0	0	9	13
<i>Anoplodactylus pygmaeus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2
Picnogonida sp.	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<b>Subphylum Crustacea</b>														
<b>CLASS MALACOSTRACA</b>														
<u>Order Decapoda</u>														
<i>Pilumnus hirtellus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Pirimela denticulata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<u>Order Amphipoda</u>														
<i>Nototropis guttatus</i>	0	0	7	0	1	18	26	6	7	14	5	3	85	120
<i>Peltocoxa damnoniensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3
<i>Guernea</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Lepidepecreum</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	21	22
<i>Stenothoe monoculoides</i>	0	0	7	0	0	22	29	2	1	8	21	1	106	139
<i>Caprella linearis</i>	1	5	1	0	1	6	14	8	54	1	0	5	26	94
<i>Microprotopus maculatus</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parajassa pelagica</i>	1	1	1	107	2	27	139	1	2	1	3	4	4	15
Aoridae spp.	1	5	4	36	18	4	68	4	19	65	22	4	252	366
<i>Microdeutopus chelifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	3	5
<i>Ampithoe ramondi</i>	0	0	3	0	3	27	33	0	2	0	0	0	1	3
<i>Apherusa jurinei</i>	10	7	10	31	47	256	361	4	78	5	6	79	56	228

	Aguda							Foz						
	Ch	Co	Di	Ma	Os	St	T	Ch	Co	Di	Ma	Os	St	T
<i>Apohyale prevostii</i>	0	0	0	22	4	17	43	0	7	3	2	6	1	19
<b><u>Order Cumacea</u></b>														
Cumacea spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<b><u>Order Isopoda</u></b>														
<i>Munna</i> sp	0	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	0	25	29
<i>Dynamene bidentata</i>	105	10	36	141	385	33	710	98	177	55	192	683	32	1237
<i>Dynamene</i> sp.	0	0	0	0	6	0	6	0	3	0	0	2	0	5
<i>Idotea balthica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Idotea granulosa</i>	2	4	0	35	15	5	61	0	0	0	1	0	0	1
<i>Idotea pelagica</i>	1	1	1	42	78	101	224	2	4	1	4	9	17	37
<b><u>Order Tanaidacea</u></b>														
<i>Tanais dulongii</i>	0	2	2	0	0	0	4	0	0	0	0	2	1	3
<b>CLASS MAXILLOPODA</b>														
Copepoda spp.	6	180	33	9	24	148	400	9	581	9	8	43	62	712
<b>CLASS OSTRACODA</b>														
Ostracoda spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	4	5
<b>Subphylum Hexapoda</b>														
<b>CLASS COLLEMBOLA</b>														
Collembola spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3
<b>CLASS INSECTA</b>														
Chironomidae spp.	0	0	1	2	6	12	21	0	4	1	2	5	11	23
<b>PHYLUM ECHINODERMATA</b>														
<b>Subphylum Asterozoa</b>														

	Aguda							Foz						
	Ch	Co	Di	Ma	Os	St	T	Ch	Co	Di	Ma	Os	St	T
<b>Subphylum Echinozoa</b>														
<i>Psammechinus miliaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	6	1	2	11
<b>PHYLUM MOLLUSCA</b>														
<b>CLASS BIVALVIA</b>														
<i>Hiatella arctica</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	5	7
<i>Venerupis corrugata</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Modiolula phaseolina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Musculus costulatus</i>	1	1	2	5	6	6	21	0	0	1	6	7	6	20
<i>Musculus discors</i>	0	0	0	1	0	1	2	0	0	0	0	1	0	1
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	0	7	1	91	122	67	288	2	6	5	33	21	170	237
Bivalvia sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<b>CLASS GASTROPODA</b>														
<i>Bittium reticulatum</i>	0	0	3	0	1	0	4	1	0	4	3	1	5	14
<i>Cerithiopsis barleei</i>	0	1	0	0	0	0	1	5	0	1	0	0	0	6
<i>Eatonina fulgida</i>	13	3	15	0	6	31	68	68	35	31	124	143	596	997
<i>Littorina</i> spp.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2
<i>Skeneopsis planorbis</i>	0	1	1	0	2	0	4	0	0	1	0	0	5	6
<i>Barleeia unifasciata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	43	43
<i>Cingula trifasciata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2
<i>Rissoa</i> spp.	2	7	64	2	25	20	120	11	53	161	319	199	6869	7612
<i>Rissoa parva</i>	4	1	64	7	42	15	133	24	29	61	564	127	1117	1922
<i>Setia pulcherrima</i>	0	0	1	1	0	0	2	0	1	0	0	0	218	219
<i>Nassarius incrassatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>Nassarius reticulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	4

	Aguda							Foz						
	Ch	Co	Di	Ma	Os	St	T	Ch	Co	Di	Ma	Os	St	T
<i>Odostomia</i> spp.	0	0	0	4	1	1	6	0	0	1	0	0	0	1
<i>Retusa obtusa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	16
<i>Retusa truncatula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Nudibranchia</i> spp.	0	2	0	1	0	1	4	0	14	0	1	0	1	16
<i>Runcina</i> sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
<i>Elysia viridis</i>	0	2	0	0	0	0	2	0	30	0	0	0	16	46
<i>Patella</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Patella pellucida</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Patella ulyssiponensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Tricolia pullus</i>	15	5	10	15	11	0	56	24	2	18	80	81	145	350
<i>Gibbula pennanti</i>	2	0	0	0	4	1	7	5	3	5	39	6	4	62
<i>Gibbula umbilicalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0	5
<i>Acanthochitona crinita</i>	0	1	1	0	1	0	3	0	0	1	1	1	1	4
<b>PHYLUM NEMATODA</b>														
Nematoda spp.	7	18	8	3	22	192	250	4	17	8	10	14	459	512
<b>PHYLUM PLATYHELMINTHES</b>														
Turbellaria spp.	8	2	12	5	5	13	45	5	3	4	15	7	0	34

Tabela A2. Lista das espécies encontradas nas macroalgas nas 2 praias e respetivo número de indivíduos incluindo o número total (T) de cada espécie por praia.

ANEXO 2. Artigo *in press* no Journal of Experimental Marine Biology and Ecology doi:  
10.1016/j.jembe.2014.12.016.