

A INFLUÊNCIA DE CARACTERÍSTICAS OCEANOGRÁFICAS NA TRAJETÓRIA  
SUCESSIONAL DAS INCRUSTAÇÕES BIOLÓGICAS NA REGIÃO DE  
RESSURGÊNCIA DE CABO FRIO, RIO DE JANEIRO

**BRUNO PEREIRA MASI**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE - UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ

OUTUBRO – 2012

**A INFLUÊNCIA DE CARACTERÍSTICAS OCEANOGRÁFICAS NA TRAJETÓRIA  
SUCESSIONAL DAS INCRUSTAÇÕES BIOLÓGICAS NA REGIÃO DE  
RESSURGÊNCIA DE CABO FRIO, RIO DE JANEIRO**

**BRUNO PEREIRA MASI**

**Tese apresentada ao Centro de Biociências  
e Biotecnologia, da Universidade Estadual  
do Norte Fluminense, como parte das  
exigências para obtenção do título de  
Doutor em Ecologia e Recursos Naturais**

**Orientador: Prof. Ricardo Coutinho**

**(Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira IEAPM)**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE - UENF**

**CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ**

**OUTUBRO – 2012**

A INFLUÊNCIA DE CARACTERÍSTICAS OCEANOGRÁFICAS NA TRAJETÓRIA  
SUCESSIONAL DAS INCRUSTAÇÕES BIOLÓGICAS NA REGIÃO DE  
RESSURGÊNCIA DE CABO FRIO, RIO DE JANEIRO

**BRUNO PEREIRA MASI**

**Tese apresentada ao Centro de Biociências  
e Biotecnologia, da Universidade Estadual  
do Norte Fluminense, como parte das  
exigências para obtenção do título de  
Doutor em Ecologia e Recursos Naturais.**

Aprovada em 23 de outubro de 2012.

Comissão Examinadora:

---

Prof. Bernardo Antonio Perez da Gama - UFF

Doutor em Biotecnologia Vegetal - UFRJ

---

Prof. Carlos Eduardo Novo Gatts - UENF

Doutor em Engenharia Metalúrgica de Materiais - UENF

---

Prof. Luís Felipe Skinner - UERJ

Doutor em Biociências Nucleares - UERJ

---

Prof. Ricardo Coutinho - IEAPM

Doutor em Biologia – University of South Carolina

## Lista de artigos

Esta tese é baseada nos seguintes artigos, referenciados no texto, através de capítulos em numeração romana:

- I. Bruno P. Masi, Ilana R. Zalmon & Ricardo Coutinho, 2012. Trajetória sucessional das incrustações biológicas em painéis na ilha de Cabo Frio, Arraial do Cabo, RJ. Submissão no periódico *Estuarine and Coastal Shelf Scienc.*
- II. Bruno P. Masi, Ilana R. Zalmon & Ricardo Coutinho, 2012. Efeitos de fatores estruturadores da comunidade na trajetoria sucessional das incrustações biológicas na ilha de Cabo Frio, Arraial do Cabo. Submissão no periódico *JEMBE.*
- III. Bruno P. Masi, Ilana R. Zalmon & Ricardo Coutinho, 2012. Análise sucessional de comunidades incrustantes em painéis em Arraial do Cabo através de matriz de transição. Submissão no periódico *Ecological Modelling.*

A colaboração do autor incluiu a preparação de campo, coleta, triagem, análise de dados e a parte principal do planejamento e da escrita de todos os artigos. Os estudos foram planejados em conjunto com os co-autores, que também foram envolvidos na avaliação dos resultados.

## **Agradecimentos**

Ao orientador Prof. Dr. Ricardo Coutinho pelo incentivo e apoio fundamentais para a realização deste estudo.

A Prof<sup>a</sup>. Dra. Ilana Rosental Zalmon que tanto me incentivou e participou de forma fundamental para a realização do presente estudo.

A todos que ainda estão ou que passaram pela equipe do Laboratório de Biotecnologia do Instituto de Estudos Do Mar Almirante Paulo Moreira que participaram dos trabalhos de campo e laboratório, imprescindíveis em todas as etapas do trabalho: Msc. José Eduardo Arruda Gonçalves, Msc. Marianna Lannari, Msc. Lilian Hage, Dra. Luciana Laje, Dr. Júlio César Monteiro, Msc. Carlos Gustavo, Dra. Maria Helena Baeta entre outros.

Aos professores e amigos da Universidade Estadual do Norte Fluminense fundamentais no desenvolvimento do estudo através de discussões científicas e não científicas fundamentais para o crescimento intelectual e formação o que inclui o Prof. Dr. Carlos Eduardo Rezende, Prof. Dr. Carlos Novo Gatts, Prof. Dr. Paulo Pedrosa, Profa. Dra. Marina Suzuki, Msc. Jomar Marques, Mestrando Frederico Pinto de Brito, Msc. Thiago Rangel, Braulio Cherene, Msc. Fabricio Saleme de Sá, Msc. Marcos Franco entre outros.

A minha família e a minha namorada Jéssica da Cunha Gonçalves, que acompanharam e participaram através dos incentivos e credibilidade a minha formação.

## Sumário

Lista de artigos .....	iii
Agradecimentos .....	iv
Resumo .....	viii
Abstract .....	ix
Introdução geral .....	1
Capítulo I – Trajetória sucessional das incrustações biológicas na região de ressurgência de Arraial do Cabo	5
Resumo .....	5
Introdução .....	6
Materiais e métodos .....	7
Área de estudo .....	7
Desenho amostral .....	8
Temperatura .....	9
Comunidade incrustante .....	9
Análise de dados .....	10
Resultados .....	10
Temperatura .....	10
Trajetória da comunidade incrustante .....	11
Discussão .....	16
Referências .....	20
Capítulo II – Efeitos de fatores estruturadores da comunidade na trajetória sucessional das incrustações biológicas na praia do Farol, Região de Cabo Frio	23
Resumo .....	23
Introdução .....	24

Materiais e métodos .....	28
Área de estudo .....	28
Estrutura Multiexperimental de Bioincrustação .....	29
Desenho experimental .....	29
Parâmetros ambientais .....	31
Amostragem da comunidade incrustante .....	32
Amostragem da comunidade ictica .....	32
Análise de dados .....	33
Resultados .....	33
Composição das associações incrustantes .....	35
Efeito da profundidade .....	37
Efeito da luz .....	40
Efeito da predação .....	43
Discussão .....	46
Referências .....	54
Capítulo III – Análise sucessional de comunidades incrustantes em painéis em Arraial do Cabo através de matriz de transição	58
Resumo .....	58
Introdução .....	60
Materiais e métodos .....	62
Desenho experimental .....	63
Amostragem das associações incrustantes .....	63
Construção da matriz de transição .....	64
Turnover dos grupos .....	64
Coeficiente de complexidade .....	65
Probabilidade de transição: propriedades dos grupos .....	65

Resultados .....	65
Discussão .....	70
Referências .....	75
Discussão geral .....	78

## Resumo

O presente estudo tem como propósito verificar a trajetória sucessional da comunidade incrustante na praia do Farol localizado na Ilha de Cabo Frio onde ocorrem eventos de ressurgência sazonais, através de experimentos utilizando painéis de PVC. Três enfoques foram dados no presente estudo: (1) a descrição da trajetória sucessional em intervalos mensais; (2) o efeito de fatores estruturadores da comunidade incrustante ao longo de períodos trimestrais e (3) a análise do modelo sucessional a partir de matrizes de probabilidade de transição. Os estudos foram realizados a partir de amostragens por fotografia subaquática e os organismos estimados através de métodos de pontos de intercessão. Parâmetros ambientais foram avaliados como a temperatura ao longo do período de imersão dos painéis a cada hora e a diferença na intensidade de luz entre tratamentos. A temperatura, particularmente, indicou o número de eventos de ressurgência em que as respectivas associações foram submetidas. A identificação de duas associações ao término de um ano revela que mesmo em condições ambientais iguais, trajetórias diferentes podem ser evidenciadas. A sazonalidade de características oceanográficas locais não mascara a existência de grupos funcionais dominantes ao longo de trajetórias sucessionais divergentes, caracterizando uma heterogeneidade de habitats local e possibilitando rejeitar o modelo clássico de sucessão ordenado e direcional. O estudo manipulativo sugere que cada fator físico ou processo biológico pode alterar as vias de sucessão e conseqüentemente a sucessão da comunidade. O modelo sucessional atuante na comunidade incrustante dependerá da determinante que atua em magnitudes diferentes em cada etapa de sua trajetória. Se comunidades apresentam uma tendência a um tipo de trajetória seja ela convergente, divergente, paralela ou cíclica esta pode ser modificada se o modelo sucessional que atua mudar ao longo do tempo. As comparações de propriedades sucessionais através das matrizes de transição globais são informativas, porém nota-se que a matriz de transição pode se alterar a cada passo no tempo. A formação de manchas, representando múltiplos pontos estáveis proporciona uma distribuição em um padrão de mosaico, comum em habitats no sublitoral. Mudanças da matriz no tempo foram evidentes limitando a utilização de matrizes de transição globais.

## **Abstract**

This study aims to verify the fouling community succession trajectory located on the Farol beach in Cabo Frio Island, where seasonal upwelling events occur, through experiments using PVC panels. Three approaches were taken in this study: (1) the description of the succession trajectory at monthly intervals, (2) test the effects on the factors structuring the fouling community over three months and (3) the analysis of successional model from transition probability matrices. The studies were conducted on samples from underwater photography and percentage cover estimated by methods of points of contact. Environmental parameters such as temperature and light intensity were evaluated. The temperature was recorded at each hour and the difference in light intensity was observed between treatments. The temperature, in particular, indicated the number of upwelling events in their associations that were submitted. The identification of two associations evidenced at the end of one year shows that even under ambient conditions equal, different paths can be identified. The seasonality of local oceanographic features not mask the existence of dominant functional groups along the successional trajectory and different successional trajectories were found characterizing the heterogeneity of habitats allowing local and reject the classical model of orderly succession and directional. The study suggests that each factor manipulative physical or biological process may alter the sequence and hence the process of the communities. The model successional fouling active in the community depend on determining which operates in different magnitudes in each step of its trajectory. If communities have a tendency to kind of trajectory (e.g. convergent, divergent, parallel or cyclical) this can be changed if the successional model that acts to change over time. Comparisons of properties succession through the global transition matrices are informative, however it is noted that the transition matrix may change every time step, instead of being constant. The formation of patches, representing multiple stable points provides a distribution in a mosaic pattern, common in subtidal habitats. Matrix changes over time were evident limiting the use of global transition matrices for fouling communities.

## Introdução geral

O desenvolvimento de uma comunidade por meio da substituição de espécies ao longo do tempo é denominado de sucessão ecológica. O conceito de sucessão ecológica tem sido empregado basicamente por dois motivos principais: prever como uma comunidade mudará ao longo do tempo e para colaborar com o entendimento dos processos responsáveis por tais mudanças (Bram *et al.*, 2005).

A teoria clássica da sucessão ecológica foi originalmente derivada de estudos em comunidades terrestres (Clements, 1916; Gleason, 1927) e tem sido atualmente aplicada para muitos outros tipos de comunidades, incluindo aquelas no ambiente marinho (Gunnarsson e Hauksson, 2009; Cifuentes *et al.*, 2010; Pacheco *et al.*, 2011).

O desenvolvimento experimental tem sido uma ferramenta importante para entender os processos que atuam no desenvolvimento da comunidade. As incrustações biológicas oferecem um sistema proveitoso para estudos ecológicos devido à presença do espaço como recurso limitante facilmente definido, a relativa facilidade no que diz respeito à manipulação experimental e a alta permuta de espécies em um breve espaço de tempo (Bram *et al.*, 2005).

A estrutura da comunidade bêntica em substratos consolidados é influenciada por vários fatores, como profundidade (Qvarfordt *et al.*, 2006), luz (Glasby, 1999; Irving & Connell, 2002), processos de transporte oceanográficos (Pineda *et al.*, 2010), recrutamento (Cifuentes *et al.*, 2007) e relações ecológicas (Connell, 1999), os quais variam no espaço e no tempo. Nestas comunidades, distúrbios normalmente criam oportunidades para o estabelecimento e transição de espécies. Distúrbio, neste caso, é definido como uma força externa, proveniente de fatores abióticos ou bióticos, que torna o substrato disponível para a eventual colonização (Platt & Connell, 2003).

A influência da profundidade na sucessão tem sido estudado em mais detalhe na última década e os resultados mostram padrões variados (Smith e Witman, 1999; Garrabou *et al.*, 2002; Qvarfordt *et al.*, 2006). Profundidade e o correspondente nível de luz influenciam, direta ou indiretamente, a estrutura da comunidade e o

assentamento de várias espécies incluindo briozoários (revisado por Moura, Boaventura *et al.*, 2006). Diferentes graus de sombreamento podem explicar diferenças na cobertura de muitos epibiontes se desenvolvendo em habitat naturais e artificiais. Existem evidências claras de que o sombreamento pode influenciar a cobertura de muitas taxa (Glasby, 1999). A influência negativa do sombreamento na cobertura das algas é resultado do decréscimo da taxa fotossintética (Glasby, 2001). A sedimentação no ambiente marinho tem sido menos investigada que outros fatores físicos, mas é potencialmente um dos principais fatores influenciando a estrutura, biomassa e metabolismo de associações bênticas (Balata *et al.*, 2007). Experimentos em painéis artificiais abordando os efeitos da sedimentação e luz foram realizados por Maughan (2001) e mostraram a presença de um maior número de espécies na face inferior do painel em relação à superior. Por outro lado, a sedimentação pode determinar efeitos severos não só na composição e abundância relativa de associações de macroalgas, mas também na alternância de diferentes estágios de histórias de vida dos organismos (Balata *et al.*, 2007).

A ressurgência costeira é descrita como um processo bidimensional onde águas frias e ricas em nutrientes são transportadas até a superfície devido à divergência do afastamento de águas costeiras, favorecido pelo vento, e pelo transporte de Ekman (Song *et al.*, 2011). Ecossistemas de ressurgência costeira representam excelentes sistemas para estudos comparativos da variação do recrutamento e para testar hipóteses em geral sobre a influência do suprimento em comunidades marinhas (Navarrete *et al.*, 2008). A maioria dos organismos bênticos possui um complexo ciclo de vida que inclui um estágio larval planctônico e um estágio adulto bêntico. Sabe-se, desde 1950, que a variabilidade espacial e temporal na quantidade de larvas na coluna d'água pode exercer uma forte influência na quantidade de recrutas, e conseqüentemente na abundância de indivíduos adultos de populações que compõem a comunidade em costões rochosos (López e Coutinho, 2008). A ecologia do suprimento larval ou *supply-side ecology* é definida como o efeito do suprimento de larvas ou propágulos na entrada de novos indivíduos na população ou na comunidade (Lewin, 1986). No modelo conceitual proposto por (Lawton, 1987), a sucessão ecológica se baseia apenas na sobrevivência ao acaso de diferentes espécies e na colonização também ao acaso por novas espécies.

Assim, a sucessão ecológica decorreria de padrões estocásticos dos processos larvais como produção, sobrevivência, dispersão e comportamento larval na coluna de água. Em regiões cuja taxa de assentamento é baixa, esse modelo pode ser vislumbrado, entretanto em uma área com alta taxa de assentamento, os eventos pós-assentamento e pós-recrutamento são mais determinantes (Pineda *et al.*, 2010).

O efeito de predadores na estrutura de associações ecológicas tem sido estudado em muitos habitats marinhos, sendo os peixes os principais predadores, particularmente para a epibiota no substrato consolidado (Connell e Anderson, 1999). Segundo Connell (2001), poucos estudos têm rejeitado o modelo em que a predação por peixes proporciona um efeito substancial em presas na região sublitorânea. Contudo o mesmo autor questiona a relevância da predação frente aos demais processos chave. A predação é um ato comportamental definido e direto diferente de outras interações, como competição e mutualismo que, por exemplo, não envolvem comportamentos individuais da mesma forma que a predação, já que seus resultados emergem somente de suas conseqüências ecológicas (McMahon *et al.* 2011). Na literatura, o efeito da predação é avaliado através de experimentos que incluem painéis artificiais com e sem gaiolas de exclusão, o que possibilita verificar similaridades ou dissimilaridades na comunidade incrustante. O estudo do efeito da predação pode ser complementado se avaliado o comportamento alimentar direto do predador nos painéis artificiais através do estudo da taxa de alimentação (Connell, 1999).

A ecologia teórica fornece paradigmas, sugere o desenvolvimento experimental e permite o desenvolvimento de modelos matemáticos (Kareiva, 1989). A ecologia, assim como outros ramos da ciência, tem se dedicado incansavelmente à utilização de métodos quantitativos e modelos matemáticos que expliquem fenômenos de forma objetiva e permitam o conhecimento acerca de regras gerais ou “leis” que governem os sistemas estudados (Garrabou *et al.*, 2002). O modelo matricial é um método simples, mas poderoso para descrever alterações em populações ou em comunidades (Gotelli, 2009). Como uma ferramenta para uma análise comparativa de comunidades bênticas marinhas, um modelo matricial foi utilizado a fim de extrair informações da sucessão ecológica no habitat marinho em

três níveis: propriedades das espécies, propriedades das comunidades e propriedades de perturbações, (Hill *et al.*, 2004). O resultado obtido possibilitou a previsão de estados durante a sucessão e ainda uma comparação do nível de distúrbio, o que torna mais fácil a compreensão em termos de fragilidade do ambiente.

O objetivo geral dessa tese foi verificar a influência de características oceanográficas e de fatores físicos e biológicos na trajetória sucessional das incrustações biológicas em painéis artificiais na ilha de Cabo Frio.

## CAPÍTULO I

### TRAJETÓRIA SUCESSIONAL DAS INCRUSTAÇÕES BIOLÓGICAS NA REGIÃO DE RESSURGÊNCIA DE ARRAIAL DO CABO, RJ.

Bruno P. Masi<sup>1,2</sup>, Ilana R. Zalmon<sup>2</sup> & Ricardo Coutinho<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>IEAPM – Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira, Departamento de Oceanografia, Divisão de Biotecnologia, rua Kioto 253, 28930-000, Arraial do Cabo, RJ, Brasil.

<sup>2</sup>UENF – Universidade Estadual do Norte Fluminense, Av. Alberto Lamego 2000, 28013-602, Campos dos Goytacazes, RJ, Brazil.

#### **Resumo**

O presente estudo foi realizado a fim de descrever padrões sucessionais de organismos incrustantes na praia da Ilha do Farol, região do Cabo Frio, RJ. Ao longo de um ano de imersão, painéis foram amostrados por fotografia subaquática para que fosse estimada a composição dos organismos mensalmente e através de pontos de contato foi registrada a porcentagem de cobertura dos organismos, permitindo a avaliação do processo sucessional através de grupos funcionais. A variabilidade na composição das associações incrustantes em cada período amostral aumentou ao longo da trajetória sucessional, devido ao complexo padrão espacial onde fatores como interações ecológicas como competição e predação e estresse ambiental como eventos de ressurgência foram responsáveis por gerar e manter o padrão de mosaico. A identificação de duas associações evidenciadas ao término de um ano, uma caracterizada por Filamentosas, Hidrozoários e Cirrípedes e outra principalmente por Calcárias articuladas, revela que mesmo em condições ambientais iguais, trajetórias diferentes podem ser evidenciadas. A sazonalidade de características oceanográficas locais não mascara a existência de grupos funcionais dominantes ao longo de trajetórias sucessionais divergentes, caracterizando uma heterogeneidade de habitats local e possibilitando rejeitar o modelo clássico de sucessão ordenado e direcional.

## Introdução

O termo incrustação biológica ou bioincrustação é geralmente utilizado para organismos que colonizam substratos artificiais (Cifuentes *et al.*, 2007). As incrustações biológicas oferecem um sistema proveitoso para estudos ecológicos devido à presença do espaço como recurso limitante facilmente definido, a relativa facilidade no que diz respeito à manipulação experimental e a alta permuta de espécies em um curto espaço de tempo (Bram *et al.*, 2005).

Um grande número de estudos situados na interface da ecologia bêntica e oceanografia identificaram alguns dos principais fenômenos na costa que podem controlar ou moldar a organização das comunidades bentônicas (revisado por Wieters *et al.*, 2009). Entre estes, destaca-se a ressurgência costeira que é o fenômeno em que águas profundas, frias e ricas em nutrientes chegam a superfície próximo a costa (Valentin, 1987).

Em geral, nos poderíamos separar a interferência da ressurgência costeira sobre a comunidade bêntica em três aspectos: o primeiro se refere ao transporte e a dispersão larval uma vez que os ciclos de vida marinha geralmente envolvem uma fase larval planctônica dispersiva, em que as larvas são transportadas por circulações costeiras enquanto tornam-se competentes para a fase adulta (Mitarai *et al.*, 2008; Pineda *et al.*, 2007; Pineda *et al.*, 2010). Os mecanismos físicos envolvidos no transporte de larvas para a costa abrangem uma ampla gama de escalas temporais e espaciais e estes mecanismos incluem a ressurgência, ventos e correntes de superfície, ondas lineares internas (*linear internal waves*) e internos furos de maré (*internal tidal bores*) (Ladah *et al.*, 2005). O segundo é relativo a influência que o enriquecimento de nutrientes e disponibilidade de partículas em suspensão na coluna d'água devido a presença da ressurgência. Estudos sugerem que o crescimento inicial da macroalga do gênero *Ulva* na região de Cabo Frio é estimulado devido ao enriquecimento de nutrientes durante e logo após eventos de ressurgência (Guimaraens *et al.*, 2005). A disponibilidade de alimentos é um dos fatores ambientais cruciais que afetam a dinâmica de organismos bênticos filtradores (Coma *et al.*, 2000). O terceiro aspecto é a variação da temperatura, um dos fatores mais importantes para a regulação de processos biológicos em organismos

desprovidos de homeostasia termal (Kordas *et al.*, 2011). Exemplos da influência da temperatura em diferentes níveis de comunidade são citados por Kordas *et al.* (2011), principalmente na densidade da estrela do mar *Pisaster* e em relações ecológicas, onde a força de predação é aumentada pela maior temperatura. Conseqüentemente, tais efeitos da temperatura podem exercer um importante papel no processo sucessional de comunidades bêmicas (Mccook, 1997; Menge *et al.*, 2004; Wieters *et al.*, 2009). Os aspectos descritos acima mostram que um ambiente caracterizado pela ressurgência sazonal oferece uma oportunidade única para avaliar a influência de flutuações temporais das condições oceanográficas costeiras nas comunidades bêmicas.

Em locais como a praia da Ilha de Cabo Frio em Arraial do Cabo a ressurgência pode proporcionar a ocorrência de características oceanográficas peculiares como a formação de um domo termal marcante logo abaixo da superfície. O presente estudo tem como objetivo verificar a presença deste termoclina e testar a hipótese em que trajetórias sucessionais distintas são geradas se associações incrustantes se encontram submetidas a massas distintas ao longo do ano.

## **Materiais e métodos**

### *Área de estudo*

O estudo foi realizado na Praia do Farol na ilha de Cabo Frio, Arraial do Cabo, sudeste do Rio de Janeiro (Figura 1). Esta região foi escolhida devido à ocorrência de eventos de ressurgência causados por ventos nordeste predominantes, características topográficas e geográficas do fundo marinho e da linha da costa (Valentin *et al.*, 1987). Duas estações podem ser definidas na região do Cabo Frio: o período de não ressurgência no outono-inverno que é caracterizado por águas quentes, com temperaturas geralmente acima de 21 °C e o período de primavera-verão onde as condições de ressurgência são caracterizadas por temperaturas abaixo de 18 °C (Guimaraens *et al.*, 2005). Taxas de sedimentação na zona de ressurgência de Cabo Frio variam desde 0,26 mm.ano<sup>-1</sup> a 0,66 mm.ano<sup>-1</sup> (Mahiques *et al.*, 2005).

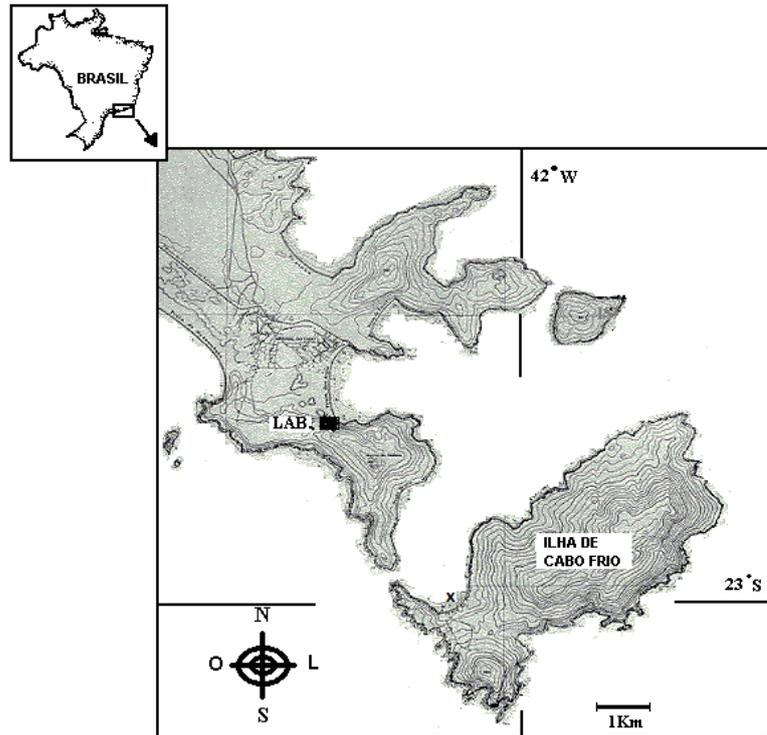


Figura 1. Localização da área de estudo (x) na Praia do Farol, ilha de Cabo Frio, Arraial do Cabo, RJ, Brasil.

#### *Desenho amostral*

Cinco estruturas apoiadas por um bloco de cimento e um tubo de 4,5 m que se estendia do fundo à superfície foram construídas com o propósito de suportar os painéis experimentais. Em cada tubo, quatro painéis de PVC (20 × 15 cm) foram fixados na posição horizontal a aproximadamente a 5 m de profundidade (Figura 2).

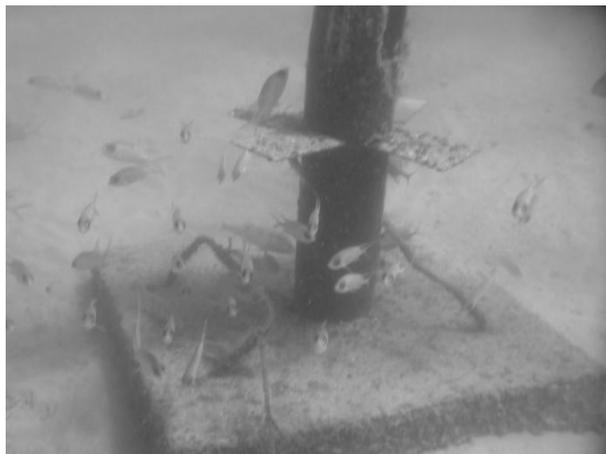


Figura 2. Estrutura Multi-experimental de Bioincrustação (EMBI) utilizada no presente estudo para suportar os painéis de PVC.

### Temperatura

Sensores DS1921H/Z Thermochron® iButtons® registraram a temperatura a cada hora simultaneamente na profundidade exata do experimento durante todo o período de imersão. A precisão do sensor foi testada em campo e mostrou erro de  $\pm 0,5$  °C.

### *Comunidade incrustante*

A amostragem da comunidade incrustante foi realizada por mergulho autônomo através de fotografias “*in situ*” o que evitou possíveis interferências geradas por manipulação dos painéis experimentais, além de fornecer um registro permanente dos dados. Para a amostragem não destrutiva, foi utilizada uma câmera fotográfica digital de 12 megapixel modelo DC1200 SeaLife no modo macro, projetado para focalizar a distâncias curtas e fixas.

Baseado na literatura (Steneck e Dethier, 1994; De Messano *et al.*, 2009), foram definidos grupo funcionais mutuamente exclusivos que representassem comunidades diferentes e discretas: Biofilme 1, Biofilme 2, Calcárias articuladas, Calcárias crostosas, Filamentosas, Esponjas, Hidrozoários, Bivalves, Cirrípedes e Briozoários incrustantes. Biofilmes 1 e 2 foram diferenciados através da identificação dos principais organismos formadores do biofilme. O grupo algas calcárias (Corallinales, Rhodophyta) incrustantes de taxonomia difícil, não foi identificado,

permanecendo no texto apenas como grupo funcional e os outros foram identificados nos mais baixos níveis taxonômicos possíveis. Os painéis foram imersos em julho de 2009 e a partir desta data foram realizadas amostragens mensais da comunidade incrustante, a cada mês por um período de 12 meses.

As fotos foram analisadas utilizando o software Coral Point Count with Excel extensions CPCe (Kohler e Gill, 2006), em que uma área retangular é selecionada na imagem digital com 100 pontos distribuídos em grade (10 linhas e 10 colunas) e o percentual de pontos que cobre cada grupo funcional é estimado, sendo calculada a abundância relativa da biota.

#### *Análise de dados*

Os dados biológicos foram analisados utilizando métodos multivariados proporcionados por meio do pacote PRIMER v.6 (Clarke e Warwick, 2001), o que inclui análise de agrupamento (*Group average*) com os dados de porcentagem de cobertura, escalonamento multidimensional não-métrico (n-MDS), análise de similaridade (ANOSIM) e o método da porcentagem de similaridade (SIMPER), baseados no índice de similaridade de Bray-Curtis.

## **Resultados**

### *Temperatura*

Os registros da temperatura evidenciaram a ocorrência de eventos de ressurgência, ou seja, temperaturas iguais ou inferiores a 18 °C na área de estudo do 2º ao 8º mês de imersão dos painéis, o que corresponde respectivamente ao período de 19 de setembro do ano de 2009 a 25 de março de 2010 (Figura 3). Durante este período, eventos de relaxamento da ressurgência ocorreram em maior frequência no 6º mês de imersão (janeiro de 2010), enquanto no 3º mês (outubro de 2009) foi registrada a maior quantidade de eventos de ressurgência. Os dados revelam que a temperatura variou de 13,5 °C a 31,5 °C.

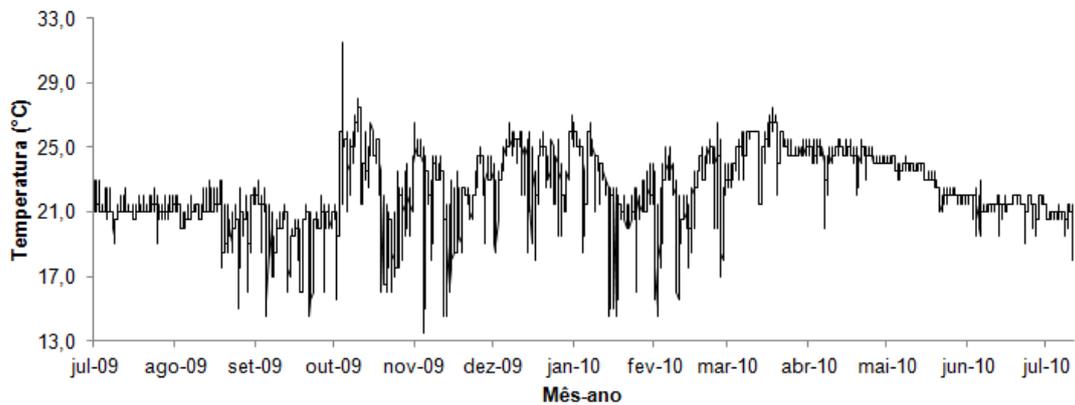


Figura 3. Temperatura registrada a 3,5 m ao longo do período de imersão dos painéis experimentais na praia do Farol, da ilha de Cabo Frio.

#### *Trajétória da comunidade incrustante*

Ao longo do período de 12 meses de imersão dos painéis experimentais foram identificados 21 táxons, compostos por duas diatomáceas, quatro macroalgas e 15 macroinvertebrados (Tabelas 1 e 2). Os grupos funcionais mais representativos (>10% de cobertura em qualquer amostragem mensal) foram caracterizados por Biofilme 1, Biofilme 2, Calcárias articuladas, Calcárias crostosas, Filamentosas, Esponjas, Hidrozoários, Bivalves e Cirrípedes. Calcárias crostosas e Briozoários incrustantes constituíram os grupos mais raros (<10%).

Tabela 1. Lista taxonômica de diatomáceas e macroalgas seus respectivos grupos funcionais.

<b>Táxon</b>	<b>Grupos funcionais</b>
<b>Diatomáceas</b>	
<i>Nitzschia</i> spp	Biofilme 1
<i>Navicula</i> spp	Biofilme 2
<b>Macroalgas</b>	
<b>Divisão Rhodophyta</b>	
<i>Jania</i> sp.	Calcárias articuladas
-	Calcárias crostosas
<b>Divisão Phaeophyta</b>	
Família Ectocarpaceae	Filamentosas
<b>Macroinvertebrados</b>	
<b>Phylum Porífera</b>	
<i>Amorphinopsis</i> sp.	Esponjas
<i>Dysidea etherea</i>	Esponjas
<i>Oceanapia nodosa</i>	Esponjas
<i>Mycale microsigmatosa</i>	Esponjas
<b>Phylum Cnidária</b>	
<i>Pennaria</i> sp.	Hidrozoários
<i>Obelia dichotoma</i> .	Hidrozoários
<b>Phylum Mollusca</b>	
<i>Perna perna</i>	Bivalves
<b>Phylum Arthropoda</b>	
<i>Megabalanus coccopoma</i>	Cirrípedes
<i>Balanus amphitrite</i>	Cirrípedes
<i>Balanus trigonus</i>	Cirrípedes
<b>Phylum Ectoprocta</b>	
<i>Schizoporella errata</i>	Briozoários incrustantes

A partir da porcentagem de cobertura média dos grupos ao longo da trajetória sucessional (Figura 4) é possível identificar mudanças em suas respectivas abundâncias relativas ao longo dos 12 meses de imersão. Inicialmente o grupo Biofilme 1 marcou o mês-1 de imersão, seguindo-se do mês-2 ao mês-6 o grupo Filamentosa; do mês-7 ao mês-10 predominou o grupo Cirrípede e nos meses subsequentes, o grupo Calcária articulada passou a ser o grupo mais abundante.

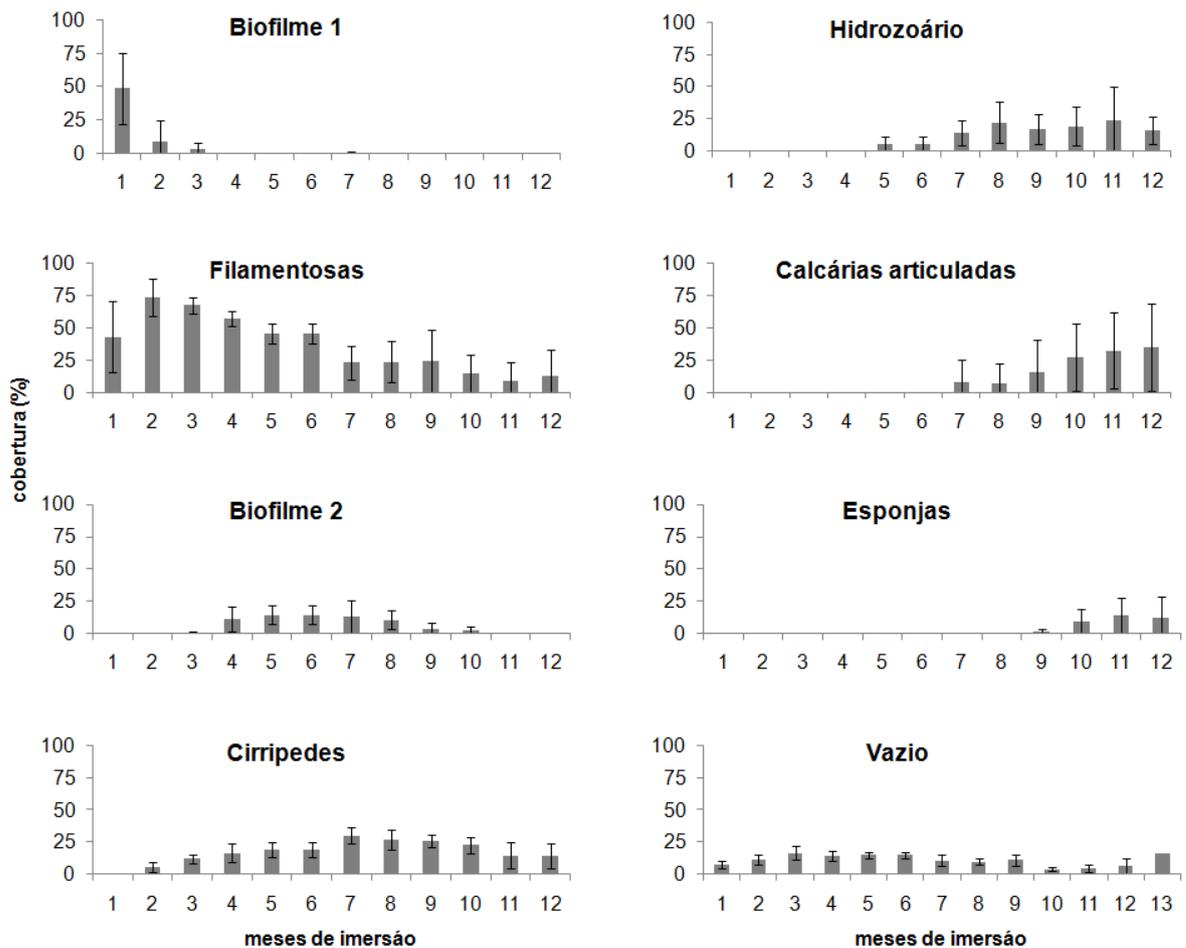


Figura 4. Porcentagem de cobertura dos grupos funcionais que compõem a comunidade incrustante ao longo do período de imersão de 12 meses na praia do Farol, Arraial do Cabo.

Na Figura 5 observa-se a ordenação das unidades amostrais em função do tempo. A disposição destas unidades proporciona informações sobre suas semelhanças ecológicas, evidenciando-se que ao longo do período de imersão (1 a 12 meses), as unidades amostrais em cada tempo apresentam-se progressivamente mais dispersas e, portanto, mais diferentes.

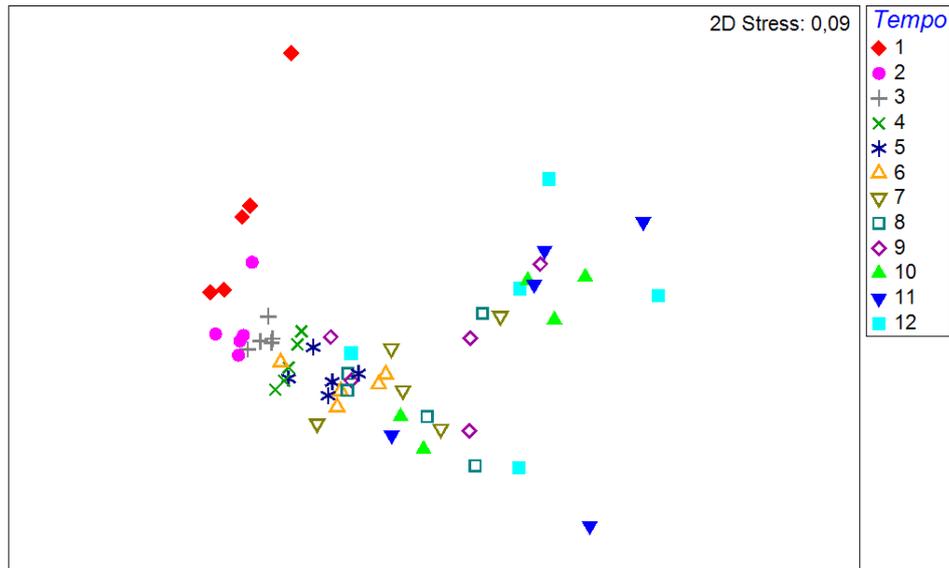


Figura 5. Procedimento n-MDS incluindo as unidades amostrais ao longo dos 12 meses de imersão dos painéis experimentais na praia do Farol em Arraial do Cabo no estado do Rio de Janeiro (similaridade de Bray-Curtis); N = 5 em cada mês.

Para a interpretação dos estágios sucessionais foi realizada a média das unidades amostrais e em seguida métodos multidimensionais indicaram a discriminação dos estágios sucessionais, que englobam meses similares a um nível de 80% de similaridade (Figura 6). Inicialmente, dois grandes grupos a um nível de 40% de similaridade (SIMPER) diferiram devido a maior abundância de Biofilme 1 e Filamentosa nos seis meses iniciais de imersão e devido ao predomínio de Calcária articulada, Hidrozoário e Cirrípede nos meses seguintes.

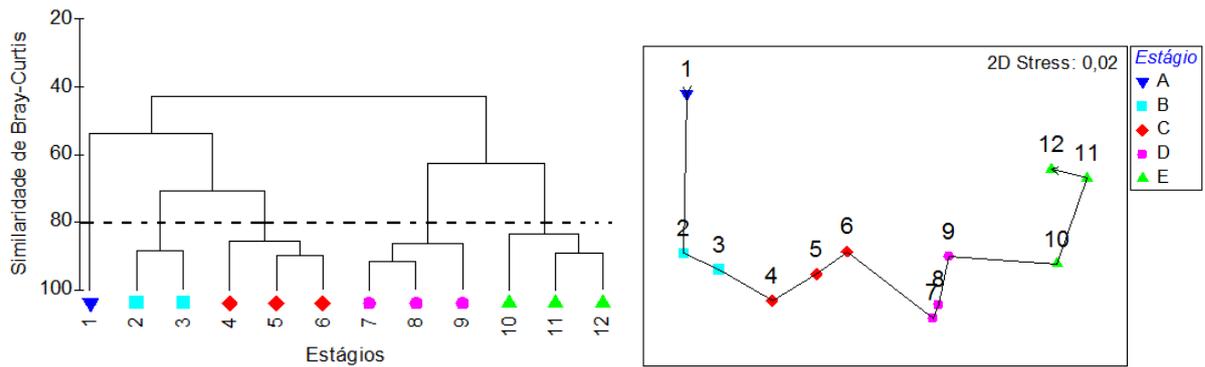


Figura 6. Análise de agrupamento (UPGMA) a partir de valores médios de cobertura dos grupos funcionais em cada mês de imersão, indicando os estágios sucessionais por cores, a um nível de similaridade de 80 %. Procedimento n-MDS indicando os respectivos estágios da trajetória sucessional (indicados por cores e letras), baseado no dendrograma (similaridade de Bray-Curtis)

A um nível de 80% de similaridade foram caracterizados cinco estágios sucessionais (Figura 6). O primeiro (A;  $S\Delta = 62,3\%$ ), incluiu o mês-1 de imersão, foi caracterizado por Filamentosas com maior porcentagem de cobertura média (58%) e contribuição de 66,5% para o grupo, seguido de Biofilme 1 (36,3%) com contribuição de 27%. O segundo estágio sucessional (B;  $S\Delta = 91,5\%$ ), que incluiu o mês-2 e o mês-3, foi caracterizado por Filamentosas contribuindo em 88,56%. O terceiro estágio (C;  $S\Delta = 40,4\%$ ) incluiu o mês-4 ao mês-6 e foi caracterizado por Filamentosas com 50,9% de contribuição, seguido de Vazio contribuindo com 16,2% e Cirrípedes com 14,5%. O quarto estágio sucessional (D;  $S\Delta = 61\%$ ) abrangeu do mês-7 ao mês-9, incluindo a maior parte dos grupos funcionais (Figuras 5 e 6). Foi caracterizado por Hidrozoários com 51% de cobertura e contribuição de 66,5% para a similaridade, seguido de Filamentosas (12,1%) e Calcárias crostosas que apesar de raras (< 2% de cobertura), contribuem com 9,3% para a similaridade do grupo. O quinto estágio (E;  $S\Delta = 47,8\%$ ) incluiu os três últimos meses de imersão (Figura 6), em que todos os grupos funcionais estiveram presentes, a exceção de Biofilme 1 e 2. Neste estágio destacam-se os Hidrozoários contribuindo com 50,3% para a similaridade do grupo, Esponjas com 29,5% e Briozoários incrustantes com 9,7%. Apesar de não contribuírem de forma expressiva, as Calcárias articuladas

apresentaram nos últimos meses porcentagem de cobertura de 27, 32 e 35 %, respectivamente.

É importante citar que ao final de um ano de imersão duas associações bêmicas foram identificadas: uma (2 painéis experimentais;  $S\Delta = 55\%$ ) onde os grupos que contribuíram para a similaridade foram Hidrozoários (41,82%), Cirrípedes (30,91%) e Filamentosas (18,8%) e outra (3 painéis experimentais;  $S\Delta = 59,33\%$ ) em que Calcárias articuladas (79,21%) e Hidrozoários (7,3%) contribuíram para a similaridade. A dissimilaridade média entre as duas associações ( $D\Delta = 70,17\%$ ) foi verificada devido a diferença na abundância de Calcárias articuladas (41,57%), Filamentosa (20,31%), Esponja (12,47%) e Hidrozoários (10,45%).

Os cinco estágios sucessionais diferiram significativamente (ANOSIM:  $R = 0,518$ ;  $p = 0,001$ ). As comparações múltiplas evidenciaram diferenças significativas revelando que os estágios tornam-se menos diferentes ao longo da trajetória, a partir da estatística em comparações seqüenciais entre estágios (ANOSIM: A vs B  $r = 0,659$ , B vs C = 0,539, C vs D = 0,311 e D vs E = 0,268;  $p = 0,001$ ).

## **Discussão**

Alguns ecossistemas litorâneos estão sujeitos à variabilidade ambiental devido características oceanográficas particulares como, por exemplo, a ressurgência sazonal na região do Cabo Frio. A intensidade e a freqüência com que a ressurgência sazonal ocorre influencia na variabilidade ambiental e conseqüentemente no nível de estresse que a comunidade é submetida.

O registro da temperatura a cada hora no presente estudo tornou possível verificar de forma mais apurada a influencia dos eventos de ressurgência no local. Enquanto De Messano *et al.* (2006) observou a temperatura variando entre 19 e 23,6 °C no presente estudo observamos que apresentou maior amplitude, variando de 13,5 °C a 31,5 °C. A variação da temperatura e conseqüentemente de parâmetros hidrológicos associados aos eventos de ressurgência foi consideravelmente maior quando observada em uma resolução menor (horas), conferindo ao local maior estresse ambiental. Por outro lado, a descontinuidade dos

eventos de ressurgência no local não permite que a comunidade incrustante seja submetida a um estresse ambiental por muito tempo.

O gradiente temporal da composição das amostras, mostrados através de métodos multivariados, é caracterizado por uma seta contínua diferente do padrão que inclui um padrão circular sazonal que diminui ao longo do tempo encontrado por Qvarfordt *et al.* (2006). Ciclos de vida de organismos marinhos mostram padrões sazonais de crescimento, reprodução e abundância (Coma *et al.*, 2000). A formação de duas associações distintas e adicionalmente o aumento da variabilidade entre unidades amostrais sugerem uma trajetória divergente demonstrando a distribuição de diferentes manchas normalmente encontradas em comunidades do sublitoral onde muitos fatores como interações ecológicas e estresse ambiental são responsáveis por gerar e manter o padrão de mosaico (Menge *et al.*, 2005). Ao realizar as comparações entre estágios sucessionais nota-se que a estatística *r* indica uma grau de separação cada vez menor o que não quer dizer que as associações são menos similares, mas sim que a cada estágio consecutivo as unidades amostrais tornam-se cada vez menos similares dentro de cada estágio. O isolamento de associações proporcionado pelos painéis experimentais compromete a conectividade espacial, característica comum a comunidade bêntica e desta forma adiciona individualidade a história de vida das associações.

No aspecto temporal podemos dividir as associações em antes e após os 6 meses de imersão. Antes dos 6 meses de imersão estas são caracterizadas por biofilme e alga filamentosa. O biofilme, formado por matéria orgânica e microorganismos tais como bactérias e diatomáceas servem como um substrato atraente para a colonização de formas filamentosas (Park *et al.*, 2001, Fonsêca-Genevois *et al.*, 2006). As diatomáceas *Nitzschia* e *Navicula* foram os principais organismos componentes dos biofilmes 1 e 2 identificados também por De Messano *et al.* (2009) ocorrendo em painéis experimentais no mesmo local. Algas filamentosas são caracterizadas pelas taxas elevadas de crescimento e reprodução que lhes confere estratégia de organismos oportunistas, geralmente presentes em fases iniciais de sucessão (Széchy e Sá, 2008; Steneck e Dethier, 1994). A redução destas filamentosas ao longo do período de imersão pode estar relacionada à

herbivoria por peixes, que segundo Ceccarelli *et al.*, (2011) é um importante mecanismo que influencia na sucessão. Durante todo o período de imersão foi observada a frequente ocorrência do peixe *Stephanolepis hispidus* (Actinopterygii, Monacanthidae) se alimentando de organismos incrustados nos painéis. Suas mordidas retirando algas filamentosas eram evidentes principalmente durante os primeiros meses de imersão (observação pessoal). Por outro lado, a permanência das macroalgas filamentosas, presentes ao longo de todo o desenvolvimento é dada por meio do rápido crescimento após o consumo do talo por peixes.

Após 6 meses de imersão as associações são caracterizadas por hidrozoários, cirrípedes e calcárias articuladas. Apesar dos hidrozoários tipicamente dominarem os estágios iniciais da comunidade de invertebrados (Sebens, 1986), estes organismos estiveram presentes desde o período intermediário, 5-6 meses até o final do estudo. Foi possível verificar inicialmente a presença de *Obelia dichotoma* como em De Messano *et al.* (2009) e posteriormente do gênero *Pennaria*. Segundo Jara *et al.* (2006) o distúrbio, proporcionado através da remoção de biomassa em áreas circulares aleatórias, tem um efeito positivo sobre a abundância de *Obelia dichotoma*. As algas calcárias articuladas caracterizaram uma das associações formadas ao término de um ano de imersão mostrando um domínio crescente do substrato. Segundo Figueiredo *et al.* (2004), as comunidades bênticas podem ser caracterizadas como mais estáveis por apresentarem uma maior abundância de algas coriáceas e calcárias articuladas (ex. *Jania* spp.), típicas de final de sucessão, corroborando nossos resultados. Durante as últimas observações foram registradas a presença de esponjas e o briozoário *Schizoporella errata* descrito em estágios avançados de sucessão como um competidor por interferência excelente devido a sua capacidade para excluir outras espécies a partir do espaço que ocupa (Sutherland, 1978). A presença de competidores dominantes rapidamente pode homogeneizar a comunidade através da exclusão competitiva canalizando a sucessão (Cifuentes *et al.*, 2010).

Através do estudo foi possível concluir que a sazonalidade de características oceanográficas locais não mascara a existência de grupos funcionais dominantes ao longo da trajetória sucessional (ex. calcárias articuladas e esponjas). Trajetórias

sucessionais divergentes foram evidenciadas caracterizando a heterogeneidade de habitats local e possibilitando rejeitar o modelo clássico de sucessão ordenado e direcional de Clements (1916). As informações obtidas através da observação da trajetória sucessional da comunidade incrustante em painéis experimentais na praia do Farol na Ilha de Cabo Frio em Arraial do Cabo sob influência de ressurgência oferece informações importantes para que estudos experimentais sejam delineados e executados futuramente.

## Referências

- Ceccarelli, D. M., Jones, G. P., & McCook, L. J. (2011). Interactions between herbivorous fish guilds and their influence on algal succession on a coastal coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 399 (1), 60-67. Elsevier B.V.
- Cifuentes, M., Krueger, I., Dumont, C. P., Lenz, M., & Thiel, M. (2010). Does primary colonization or community structure determine the succession of fouling communities? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 395(1-2), 10-20. Elsevier B.V.
- Clarke, KR, Warwick RM (2001). Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition. PRIMER-E, Plymouth.
- De Messano, L. V. R., Sathler, L., Reznik, L. Y., & Coutinho, R. (2009). The effect of biofouling on localized corrosion of the stainless steels N08904 and UNS S32760. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 63 (5): 607-614.
- Ferreira, C. E. L. (2001). Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environmental Biology of Fishes*, Volume 61, Number 4 (2001), 353-369.
- Ferreira, C. E. L., Peret, A. C., & Coutinho, R. (1998). Seasonal grazing rates and food processing by tropical. *Journal of Fish Biology*, Volume 53, Issue Supplement sA, pages 222–235.
- Figueiredo, M. A. O., Beatriz, M., Barreto, B., & Reis, R. P. (2004). Caracterização das macroalgas nas comunidades marinhas da Área de Proteção Ambiental de Cairuçu, Parati, RJ - subsídios para futuros monitoramentos. *Revista Brasil. Bot.*, São Paulo, v. 27, n. 1, p.11-17.
- Fonsêca-Genevois, V., & Somerfield, P. (2006). Colonization and early succession on artificial hard substrata by meiofauna. *Marine Biology*, 148, 1039–1050.

- Greene, J., & Grizzle, R. (2007). Successional development of fouling communities on open ocean aquaculture fish cages in the western Gulf of Maine, USA. *Aquaculture*, 262(2-4), 289–301.
- Guimaraens A. M., Moraes, A. D. & Coutinho R. (2005). Modeling *Ulva* spp. dynamics in a tropical upwelling region. *Ecological Modelling*, 188, 448-460.
- Jara, V. C., Miyamoto, J. H. S., Da Gama, B. A. P., Molis, M., Wahl, M., & Pereira, R. C. (2006). Limited evidence of interactive disturbance and nutrient effects on the diversity of macrobenthic assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 308, 37-48.
- Kordas, R. L., Harley, C. D. G., & O'Connor, M. I. (2011). Community ecology in a warming world: The influence of temperature on interspecific interactions in marine systems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400(1-2), 218-226.
- Ladah, L. B., Tapia, F. J., Pineda, J., & López, M. (2005). Spatially heterogeneous , synchronous settlement of *Chthamalus* spp . larvae in northern Baja California, Mar. Ecol. Prog. Ser. (302): 177–185.
- López, M. S., & Coutinho, R. (2008). Acoplamento Plâncton-Bentos: O Papel Do Suprimento Larval Na Estrutura Das Comunidades Bentônicas De Costões Rochosos. *Oecologia Australis*, 12 (04): 575-601.
- Mahiques, M. M.; Bicego, M. C.; Silveira, I. C. A.; Sousa, S. H. D. M.; Lourenco, R. A.; Fukumoto, M. M. (2005). Modern sedimentation in the Cabo Frio upwelling system, Southeastern Brazilian shelf. *An. Acad. Bras. Ciênc.*, v. 77, n. 3, p. 535-548.
- Menge, B. a., Blanchette, C., Raimondi, P., Freidenburg, T., Gaines, S., Lubchenco, J., Lohse, D. (2004). Species Interaction Strength: Testing Model Predictions Along an Upwelling Gradient. *Ecological Monographs*, 74(4), 663–684.

- Mitarai, S., Siegel, D., & Winters, K. (2008). A numerical study of stochastic larval settlement in the California Current system. *Journal of Marine Systems*, 69 (3-4): 295-309.
- Park, S. R., Kang, Y. H., & Choi, C. G. (2011). Biofilm: A crucial factor affecting the settlement of seaweed on intertidal rocky surfaces. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 91(1): 163–167.
- Satheesh, S., & Wesley, S. G. (2011). Influence of submersion season on the development of test panel biofouling communities in a tropical coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 94 (2): 155–163.
- Sebens, K. (1986). Spatial relationships among encrusting marine organisms in the New England subtidal zone. *Ecological Monographs*, 56 (1): 73-96.
- Skinner, L., Siviero, F. & Coutinho R. (2007). Comparative growth of the intertidal barnacle *Tetraclitastalactifera* (Thoracica: Tetraclitidae) in sites influenced by upwelling and tropical conditions at the Cabo. *Rev. Biol. Trop*: 55 (June): 71-78.
- Steneck, R.S. & Dethier, M.N., 1994. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69: 476-498
- Sutherland, J. P. (1978). Functional roles of *Schizoporella* and *Styela* in the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecology*, 59 (2): 257–264.
- Valentin, J. L., André, D. L., & Jacob, S. A. (1987). Hydrobiology in the Cabo Frio (Brazil) upwelling: two-dimensional structure and variability during a wind cycle. *Continental Shelf Research*, 7(1): 77–88.
- Wieters, E. A., Broitman, B. R., & Branch, G. M. (2009). Benthic community structure and spatiotemporal thermal regimes in two upwelling ecosystems: comparisons between South Africa and Chile. *Limnol. Oceanogr.*, 54(4), 1060-1072.
- Yan, T., Yan, W., Dong, Y., Wang, H., Yan, Y., & Liang, G. (2006). Marine fouling of offshore installations in the northern Beibu Gulf of China. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 58(2), 99-105.

## CAPÍTULO II

### EFEITOS DE FATORES ESTRUTURADORES DA COMUNIDADE NA TRAJETORIA SUCESSIONAL DAS INCRUSTAÇÕES BIOLÓGICAS NA PRAIA DO FAROL, REGIÃO DO CABO FRIO

Bruno P. Masi<sup>1,2</sup>, Ilana R. Zalmon<sup>2</sup> & Ricardo Coutinho<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>IEAPM – Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira, Departamento de Oceanografia, Divisão de Biotecnologia Marinha, Rua Kioto 253, 28930-000, Arraial do Cabo, RJ, Brasil.

<sup>2</sup>UENF – Universidade Estadual do Norte Fluminense, Av. Alberto Lamego 2000, 28013-602, Campos dos Goytacazes, RJ, Brazil.

#### **Resumo**

O presente estudo foi realizado com objetivo de descrever padrões sucessionais de grupos funcionais de organismos incrustantes na praia da Ilha do Farol, região do Cabo Frio, RJ. Três hipóteses foram testadas: 1) a termoclina é originada por eventos de ressurgência sazonal e por isto a profundidade influencia na trajetória da comunidade incrustante; 2) a redução na intensidade de luz natural, relacionada à orientação do substrato, influencia na composição da comunidade incrustante e conseqüentemente na trajetória sucessional e; 3) a dieta de peixes associados ao substrato inclui organismos incrustantes o que influencia na composição da comunidade bêntica e conseqüentemente na trajetória sucessional das comunidades. Ao longo de um ano de imersão painéis foram amostrados por fotografia para que fosse estimada a composição dos organismos mensalmente. Através de pontos de contato a porcentagem de cobertura dos organismos foi estimada permitindo a avaliação do processo sucessional através dos grupos funcionais. A comunidade íctica foi avaliada através de senso visual qualitativo. A partir do presente estudo é possível concluir que as mudanças de características hidrológicas causadas pela profundidade em um ambiente submetido a eventos de ressurgência sazonal, possibilita a formação de múltiplos estados estáveis no sistema. Além da ressurgência que proporcionou diferentes massas d'água, a

intensidade luminosa foi um fator determinante influenciando toda a trajetória sucessional da comunidade incrustante. O estudo sugere que cada fator físico ou processo biológico pode alterar as vias de sucessão da comunidade, e que o modelo sucessional atuante dependerá da determinante que atua em magnitudes diferentes em cada etapa de sua trajetória. Se comunidades apresentam uma tendência a um tipo de trajetória (ex. convergente, divergente, paralela ou cíclica) esta pode ser modificada ao longo do tempo da maior ou menor influencia de um determinado fator.

## **Introdução**

A sucessão ecológica é o processo direcional de mudança gradual na composição e abundância de organismos em uma determinada escala espacial ao longo do tempo (Connell and Slatyer 1977, Tilman 1990). O conceito de sucessão ecológica é fundamental no desenvolvimento da ecologia de comunidades e tem sido estudado com base em observações seqüenciais *in loco* em unidades de tempo específicas, por manipulação experimental e/ou modelos conceituais (revisado por Prach & Walker, 2011). Comunidades bênticas proporcionam um sistema útil para o estudo da sucessão ecológica pelo espaço ser um recurso limitante facilmente definido, pela relativa facilidade de manipulação experimental e pela troca de espécies durante períodos de tempo curtos (Dean & Hurd, 1980).

Dentre os mecanismos envolvidos na sucessão ecológica em comunidades bênticas é possível destacar os de facilitação, inibição e tolerância (Connell & Slatyer, 1977), os múltiplos pontos estáveis (Sutherland & Karlson, 1977), os modelos de colonização aleatória (Lawton, 1987) e o de competição entre indivíduo (Huston & Smith, 1987), baseado em condições de equilíbrio dinâmico através de estratégias adaptativas (Tilman, 1990).

Comunidades bênticas podem ser vistas como um mosaico de manchas em diferentes estágios sucessionais (Menge *et al.*, 2005). A primeira aplicação substancial sobre a idéia de múltiplos estados estáveis em ecologia de comunidades marinhas foi proposta por Sutherland (1974) em que diferenças na história de vida podem ser produzidas por perturbações que causam mudanças permanentemente

contínuas. O clímax temporário citado por Sutherland & Karlson (1977) ocorre em virtude de história de vida de seus componentes ou devido à presença de inúmeras espécies potencialmente dominantes. A história de vida de uma comunidade é determinada através de respostas adaptativas individuais (Tilman, 1990).

Segundo Sutherland (1987), a trajetória sucessional de uma comunidade bêntica depende da disponibilidade de recursos, da capacidade e habilidade reprodutiva e da possibilidade de se adaptar as mudanças do ambiente. Vários estudos experimentais têm identificado os fatores ambientais e processos biológicos que explicam padrões de mudanças nas comunidades bênticas marinhas, como, por exemplo, o papel do estresse ambiental (Sousa, 2001), da profundidade (Qvarfordt *et al.*, 2006; Stark, 2008), sedimentação e luz (Irving & Connell, 2002), sombreamento (Glasby, 1999) e predação (Connell, 1999).

Padrões de sucessão em associações de substrato consolidado variam de acordo com a profundidade da água (revisado por Bram *et al.*, 2005). Tal efeito na composição e estrutura de comunidades bênticas foi observado em substratos artificiais no Mar Báltico por Qvarfordt *et al.* (2006) e em Ryder Bay na Península Antártica por Stack (2008). Segundo Bram *et al.*, no sul da Califórnia (2005), a profundidade afeta a intensidade do recrutamento além da distribuição e cobertura de espécies tardias, mas não influencia na sequência do desenvolvimento inicial da comunidade. Segundo Glasby, (1999a) outros fatores como, por exemplo, a posição relativa à costa e o fundo marinho devem ser considerados como fatores de influência em experimentos que testam o efeito da profundidade, em virtude da conectividade, ou o isolamento, ser há muito reconhecida como um fator fundamental na distribuição das espécies (MacArthur & Wilson 1967).

O aumento da profundidade pode diminuir a propagação de luz no ambiente marinho. A luz é um importante fator determinante para a estrutura e função da comunidade fitobentônica, influenciando na biomassa, produtividade e composição taxonômica (revisado por Rier *et al.*, 2006). Por outro lado, observações indicam que invertebrados marinhos são dominantes em superfícies sombreadas (Glasby 1999b), o que é explicado através de observações do comportamento larval, e considerando que muitos invertebrados marinhos apresentam comportamento fotonegativo

(Pawlik, 1992). Observações quantitativas ao longo de dois anos na taxa de recrutamento da esponja *Paraleucilla magna* no Rio de Janeiro mostraram que apesar da possível influência de outros fatores, a prevalência da espécie em habitats sombreados pode estar relacionada com a escolha das larvas (Padua *et al.*, in press).

Em ecossistemas bênticos costeiros, as flutuações ambientais como disponibilidade de alimento e temperatura decorrem em grande parte da sazonalidade (Coma, 2000). Segundo Hinrichsen (2009), as variáveis oceanográficas físicas de maior importância para a biologia e comportamento das espécies são a temperatura superficial do mar, a mistura de águas de profundidades distintas, a termoclina entre profundidades, a força da ressurgência, correntes oceânicas superficiais e o gelo marinho. A temperatura tem um papel fundamental na biologia de organismos marinhos influenciando diretamente no seu metabolismo (Hinrichsen, 2009). Na região de Cabo Frio, localizada na costa sudeste do Brasil, ocorre o fenômeno da ressurgência sazonal de águas frias provenientes do Sul. O crescimento inicial da macroalga *Ulva* nesta região, após um período de ressurgência, é estimulado por meio do aumento da concentração de nutrientes na coluna d'água (Guimaraens *et al.*, 2005).

O modo como cada organismo lida com o meio abiótico e biótico determina de forma individual a história de vida de um organismo (sobrevivência, crescimento e reprodução) influenciando conseqüentemente na trajetória sucessional da comunidade. No litoral sul da Austrália, taxas reduzidas de sedimentação têm efeitos positivos sobre a porcentagem de cobertura e biomassa de tufo de algas (*Feldmannia* spp.) (Irving & Connell, 2002a). Efeitos diretos do sedimento em macroalgas inclui o sufocamento (*smothering*) e o escorreamento (*scouring*) (Airoldi & Cinelli, 1997). Desta forma o sedimento representa também um fator de influência para a composição da comunidade bêntica dependendo da taxa de sedimentação local.

Os efeitos de predadores na estrutura de comunidades marinhas foi investigado em diferentes habitats, destacando-se os peixes como os principais predadores, particularmente sob a comunidade bêntica de substratos consolidados

naturais (Connell & Anderson, 1999) e artificiais (Hackradt *et al.*, 2011). A importância relativa da predação em diferentes estágios sucessionais da comunidade depende da relação entre a força da interação e a magnitude da taxa de recrutamento (Vieira *et al.*, 2012). A intensidade de predação e seus efeitos na composição de associações bêmicas podem estar fortemente relacionados aos tipos de predadores presentes (Connell & Anderson, 1999).

Sabe-se que a implantação de estruturas artificiais gera em um novo habitat para a comunidade bêmica/incrustante, mas ao mesmo tempo pode ser atrativo para a comunidade íctica. Substratos marinhos artificiais são estruturalmente complexos, suportando uma variedade de habitats. A complexidade da arquitetura é considerada uma característica central para determinar a estrutura da comunidade íctica associada a tais ambientes (Hackradt *et al.*, 2012).

Experimentos manipulativos em substratos artificiais podem identificar mudanças em associações de organismos incrustantes restritas ao tempo e espaço em que são observadas. Atualmente, o grande desafio de estudos ecológicos com comunidade incrustante é explicar a magnitude de atuação dos fatores estruturadores da comunidade. A abordagem “multi-experimental” torna possível verificar o quanto cada fator ou processo biológico influencia para a diferença entre agrupamentos ecológicos ao longo do tempo por meio de experimentos simultâneos que possibilitam o acesso idêntico às características do ambiente. Além disso, experimentos em ecossistemas de ressurgência possibilitam uma maior evidência da conexão entre os processos pelágicos e bentônicos (Mazzuco & Coutinho 2012, *in press*).

No presente estudo, objetivou-se investigar a magnitude da influência de alguns fatores estruturadores de comunidades incrustantes sob influência de ressurgência tropical, através do acompanhamento das trajetórias sucessionais em painéis experimentais submetidos a diferentes tratamentos. Para tal, foi investigado simultaneamente o efeito da profundidade, a posição do substrato e a predação por peixes. São testadas três hipóteses:

H<sub>1</sub>. Na área de estudo a termoclina é originada por eventos de ressurgência sazonal e por isto a profundidade estudada influencia na trajetória da comunidade incrustante.

H<sub>2</sub>. A redução na intensidade de luz natural, relacionada à orientação do substrato, influencia na composição da comunidade incrustante e conseqüentemente na trajetória sucessional.

H<sub>3</sub>. Peixes, por meio da predação, influenciam na composição da comunidade bêntica e conseqüentemente na trajetória sucessional das comunidades.

## **Materiais e métodos**

### *Área de estudo*

O presente estudo foi realizado no período de Julho de 2009 à Julho de 2010 no campo de teste experimental do Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira (IEAPM), localizado na praia do Farol, na Ilha de Cabo Frio, costa sudeste do Brasil (Figura 1). A praia do Farol (23°00'04.46" S, 42°00'20.19" O) é uma pequena enseada de areia cercada por costões rochosos, onde eventos de ressurgência são freqüentes e intensos. Sistemas meteorológicos na região do Cabo Frio são responsáveis por acarretar fenômenos oceanográficos locais e alterações de vento e na direção de correntes (Valentin, 1987). Eventos discretos de ressurgência podem ocorrer durante todo o ano, mas são mais intensos e freqüentes durante os meses de primavera-verão (Guimaraens *et al.*, 2005). Taxas de sedimentação na zona de ressurgência de Cabo Frio variam desde 0,26 mm.ano<sup>-1</sup> a 0,66 mm.ano<sup>-1</sup> (Mahiques *et al.*, 2005).

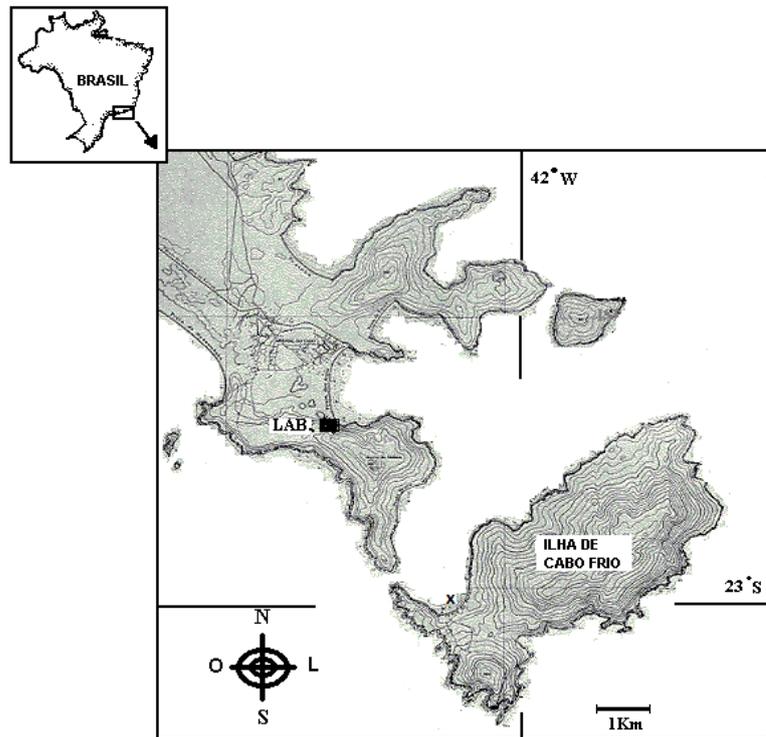


Figura 1. Localização da área de estudo na Praia do Farol (x), ilha de Cabo Frio, Arraial do Cabo, RJ, Brasil.

### *Estrutura Multiexperimental de Bioincrustação*

Foram construídas cinco unidades multi-experimentais fixas ao fundo para permitir a instalação de painéis artificiais oferecendo um novo habitat para a comunidade incrustante (Figura 2). Cada unidade suportava quatro painéis experimentais de PVC (20 x 15 cm) dispostos na posição horizontal em duas profundidades distintas, aproximadamente 1,5 e 3,5 m de profundidade. A estrutura era formada por um tubo de PVC, cujas dimensões apresentavam 5 m de altura e 20 cm de diâmetro, apoiado em um bloco de cimento de aproximadamente 350 kg. As unidades multi-experimentais foram colocadas a 10 m de distancia umas das outras, paralelamente a linha da praia.

### *Desenho experimental*

O desenho multi-experimental aborda três efeitos testados através dos respectivos tratamentos:

*Efeito da profundidade.* O desenho experimental consistiu no tratamento profundidade, que incluiu dois níveis: 1) profundidade de 1,5 m, em que o painel foi inserido horizontalmente na porção superior da estrutura experimental fixa ao fundo; e 2) profundidade de 3,5 m, em que o painel foi inserido horizontalmente na porção inferior da estrutura experimental.

*Efeito da luz e da sedimentação.* A colonização e o desenvolvimento de associações de organismos incrustantes foi testado através do tratamento orientação, que incluiu dois níveis: 1) face virada para cima (*up-facing*) e 2) face virada para baixo (*down-facing*). Diferenças na intensidade de luz foi medida em cada nível do tratamento.

*Efeito da predação por peixe.* O desenho experimental que avaliou o efeito da predação de peixe, a 3,5 m de profundidade, apresentou três níveis: 1) painel aberto (*Open*), acessado livremente por peixes; 2) painéis em gaiolas inteiras (*Full cage*) para a exclusão de peixes e 3) painéis em gaiolas parciais (*Partial cage*) para controle do próprio artefato de exclusão, ou seja, as gaiolas. A eficácia destas foi examinada através da comparação entre painel aberto (*open*) e gaiola parcial (*partial*). Os painéis foram deixados imersos durante seis meses sem qualquer tratamento e ao completar este período foram inseridas as gaiolas, a fim de verificar somente efeitos na comunidade já estabelecida. As gaiolas inteiras e parciais foram construídas com telas plásticas de malha de 1cm<sup>2</sup>, de modo a impedir o acesso dos peixes, exceto juvenis pequenos e famílias como Blenniidae e Gobiidae, que segundo Connell (2001) não são normalmente predadores de epibiota sésil. Foram executados protocolos de limpeza física das gaiolas retirando os organismos fixados à tela a cada 10 dias aproximadamente.

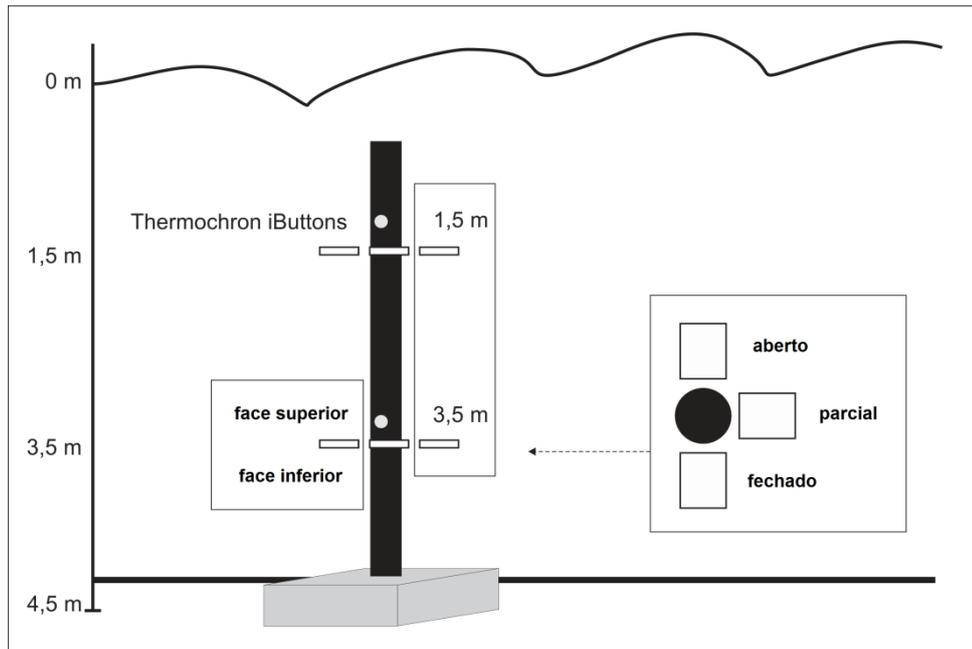


Figura 2. Desenho da estrutura multi-experimental de bioincrustação utilizada no presente estudo. Os tratamentos são representados com seus respectivos níveis: Profundidade: 1,5 e 3,5 m; Orientação: face superior e face inferior; Predação: aberto, gaiola parcial e gaiola fechada.

### *Parâmetros ambientais*

A temperatura foi monitorada com o objetivo identificar a presença de massas d'água distintas distribuídas espacialmente na coluna d'água e temporalmente por períodos de ressurgência. Desta forma, sensores DS1921H/Z Thermochron® iButtons® registraram a temperatura a cada hora simultaneamente nas profundidades exatas do experimento durante todo o período de imersão dos painéis, de julho de 2009 à julho de 2010

A intensidade luminosa foi quantificada próxima a superfície do painel oferecida para a colonização da comunidade incrustante. Desta forma, o coeficiente de extinção da luz foi calculado por meio de medições (1,5 m e 3,5 m com N=28; down-facing e up-facing com N=28) “*in situ*” utilizando um Li-cor (LI-1000) acoplado a um sensor LI-193SA Underwater Spherical Quantum Sensor. Este fornece uma dimensão adicional às medidas de Radiação Fotossinteticamente Ativa (PAR, 400-

700 nm) subaquática, uma vez que as medidas de fluxo de fótons são adquiridas de todas as direções.

#### *Amostragem da comunidade incrustante*

Os painéis experimentais foram imersos no dia 17 de julho de 2009 e as amostragens da comunidade incrustante foram realizadas em quatro períodos: 19 de outubro de 2009 (mês-3), 17 de janeiro de 2010 (mês-6), 15 de abril de 2010 (mês-9) e 27 de julho de 2010 (mês-12). Através de fotografias *in situ*, mergulhadores realizaram as amostragens não destrutivas, o que evitou possíveis interferências geradas por manipulação dos painéis experimentais e forneceu um registro fotográfico permanente dos dados. A amostragem por fotografia envolveu uma câmera digital de 12 megapixel modelo DC1200 SeaLife em modo macro, projetada para distâncias curtas e fixas.

A nomenclatura taxonômica seguiu o “ITIS - Integrated Taxonomic Information System” (ITIS, 2009). Baseado em De Messano *et al.* (2009), foram definidos grupo funcionais ou taxonômicos discretos. As algas Calcárias incrustantes (Corallinales, Rhodophyta), cujo grupo apresenta taxonomia difícil, foram identificadas exclusivamente como grupo funcional.

As fotos foram analisadas utilizando o software Coral Point Count with Excel extensions CPCe (Kohler & Gill, 2006), em que uma área retangular é selecionada na imagem digital com 100 pontos distribuídos em grade (10 linhas e 10 colunas) e o percentual de pontos que cobre cada grupo funcional é estimado. Desta forma, é calculada a abundância relativa da biota.

#### *Amostragem da comunidade íctica*

Para a amostragem da comunidade íctica utilizou-se o método de observação estacionária visual (adaptado de Brotto *et al.*, 2007). Para o registro qualitativo, o mergulhador permaneceu registrando a comunidade durante 5 minutos a uma distância de 3 metros. Os peixes foram agrupados em categorias tróficas segundo Ferreira *et al.* (2004), baseado na dieta principal dos adultos. O comportamento de interação foi classificado em alimentação, quando predando os organismos nos

painéis, abrigo quando parado acima ou próximo aos painéis experimentais e sem interação quando visualizado apenas nadando próximo à estrutura. Acredita-se que o registro qualitativo da amostragem, unido a categoria trófica definida através da literatura torna possível verificar o potencial de influência dos peixes sobre a comunidade bêntica.

### *Análise de dados*

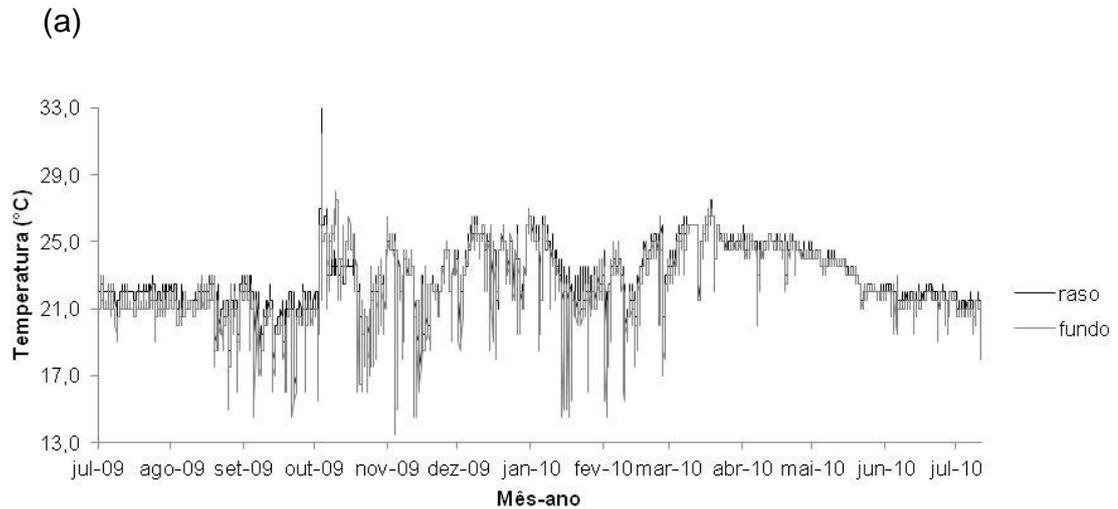
A formação do domo termal entre as profundidades estudadas foi avaliada através da diferença entre temperaturas medidas simultaneamente nas duas profundidades de estudo 1,5 e 3,5 m. Valores iguais a 0 indicam homogeneidade da coluna d'água enquanto que valores negativos e positivos indicam a heterogeneidade vertical da coluna d'água. A temperatura foi avaliada através do número de eventos de ressurgência medidos em cada mês de estudo, ao longo do período de imersão dos painéis. Para a análise da diferença entre as médias de intensidade de luz nos tratamentos profundidade e orientação do substrato foi aplicado o teste-t de Student.

Os dados sobre a composição da comunidade incrustante foram analisados utilizando métodos multivariados proporcionados por meio do pacote PRIMER 6 (Clarke e Warwick, 2001). A análise de similaridade (ANOSIM) foi utilizada para testar diferenças na composição da comunidade entre tratamentos profundidade, orientação do substrato e predação. Através do método de ordenamento multidimensional não-métrico (nMDS) foi possível a visualização de diferenças nos tratamentos. A adequação da representação das amostras no nMDS foi verificada através do valor de estresse. A contribuição individual dentro e entre grupos para a similaridade foi observada através da análise exploratória SIMPER. Foi utilizado o índice de similaridade de Bray-Curtis.

### **Resultados**

Ao longo do período de imersão dos painéis foram realizados 9010 registros da temperatura nas duas profundidades de estudo, 1,5m e 3,5m. A temperatura mínima e máxima a 1,5 m, 15° e 33°C, foram maiores que a 3,5 m, 13,5° e 31,5° C, respectivamente.

Eventos de ressurgência ocorreram desde setembro de 2009 a março de 2010, o que corresponde ao período de primavera-verão. É possível observar que a frequência de eventos de ressurgência no fundo é superior (259) ao raso (93) (Figura 2.3).



(b)

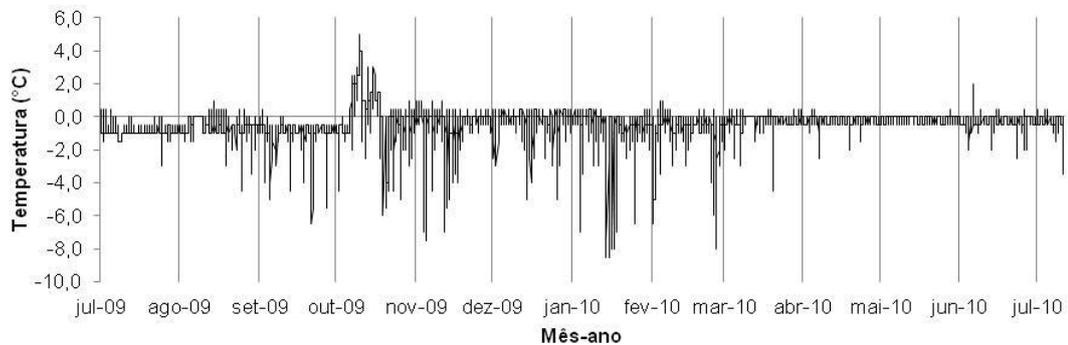


Figura 3. (a) Frequência de eventos de ressurgência, temperatura igual ou menor que 18 °C, nas duas profundidades de estudo 1,5 e 3,5 m ao longo do período de imersão dos painéis experimentais e a (b) diferença de temperatura entre profundidades (fundo-raso) indicando a heterogeneidade da coluna d'água ao longo do período de imersão dos painéis experimentais na praia do Farol, da ilha de Cabo Frio.

A intensidade de luz alcançou valor médio de  $792,9 \pm 52,5 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$  na face superior do painel experimental a 1,5 m enquanto que a 3,5 m foi de  $797,2 \pm 43,3$

$\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ . Não houve diferença na intensidade de luz entre os tratamentos 1,5 e 3,5 m de profundidade ( $p=0,82$ ) (Figura 2.4a).

Quando verificada a intensidade de luz na face superior e inferior do painel na profundidade de 3,5 m identificamos uma redução da luz de  $792,9 \pm 52,5 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$  para  $156,5 \pm 11,2 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ , sendo diferentes significativamente ( $p=0,00$ ) (Figura 2.4b).

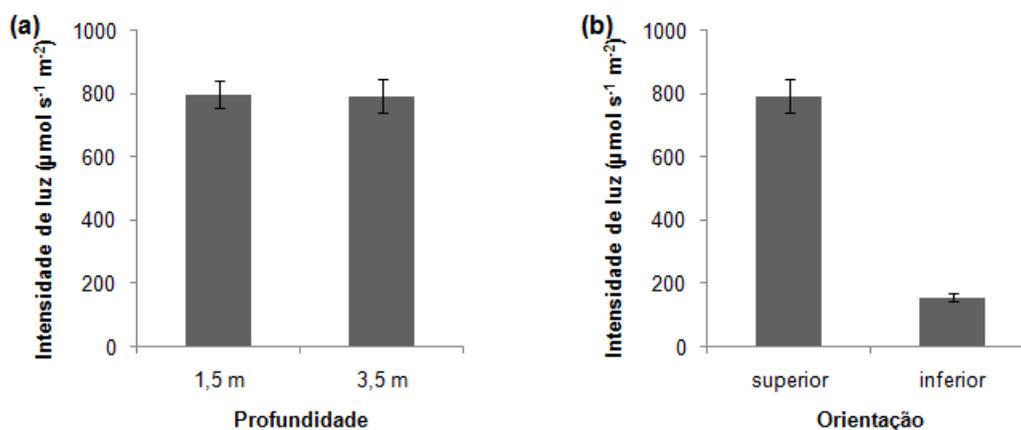


Figura 4. Intensidade de luz ( $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ ) junto aos painéis experimentais na praia da Ilha de Cabo Frio considerando (a) as profundidades 1,5 e 3,5 m e (b) as orientações do substrato face superior e inferior dos painéis a 3,5 m de profundidade.

#### Composição das associações incrustantes

As associações incrustantes estabelecidas nos painéis experimentais foram compostas por 13 grupos taxonômicos e funcionais. As diatomáceas *Nitzschia* e *Navicula* e a macroalga calcária articulada representada pelo gênero *Jania* sp. não foram registradas nas associações estabelecidas na face inferior dos painéis. As macroalgas filamentosas representadas pela família Ectocarpaceae, as esponjas *Amorphinopsis* sp., *Dysidea etherea*, *Oceanapia nodosa* e *Mycale microsigmatosa*, os hidrozoários *Pennaria* sp. e *Obelia dichotoma* e os cirrípedes *Megabalanus coccopoma*, *Balanus amphitrite* e *Balanus trigonus* ocorreram em todas as associações independente do tratamento. As diatomáceas *Nitzschia* e *Navicula* e a macroalga calcária articulada representada pelo gênero *Jania* sp. não foram

registradas nas associações estabelecidas na face inferior dos painéis. A macrófita corticada representada por *Codium spongiosum* foi observada na face inferior dos painéis e naqueles submetidos a gaiolas inteiras a 3,5 m de profundidade. O bivalve *Perna perna* e os gastrópode *Anachis* e *Stramonita haemastoma* foram observados em associações submetidas a gaiola inteira e parcial no experimento que avalia o efeito da predação. Os briozoários incrustantes *Savignyella lafonti* e *Schizoporella errata* foram ausentes a 1,5 m de profundidade e a ascídia colonial representada por *Symplegma herdmania* e *Didemnum* foram observadas a 1,5 m de profundidade e nos painéis onde foram inseridas as gaiolas inteiras (Tabela 1).

A discriminação entre Biofilme 1 e Biofilme 2 foi realizada por dois motivos: (1) as manchas observadas no substrato a olho nu apresentavam cores distintas, mais claros para Biofilme 1 e mais escuros para Biofilme 2 e (2) ocorreram em estágios diferenciados da trajetória sucessional: Biofilme 1 quando o substrato foi imerso e Biofilme 2 no decorrer da trajetória sucessional.

Tabela 1. Grupos funcionais registrados nos painéis experimentais na ilha de Cabo Frio no período de julho de 2009 a julho de 2010. A presença em cada tratamento é indicada pelo sinal + enquanto que a ausência pelo sinal -. Os grupos estão indicados ao longo do texto através do código registrado na segunda coluna da tabela.

Grupos	Código	1,5 m	3,5 m	Face superior	Face Inferior	Painel aberto	Gaiola inteira	Gaiola Parcial
Biofilme 1	BI	+	+	+	-	+	+	+
Biofilme 2	MI	+	+	+	-	+	+	+
Calcária articulada	CA	+	+	+	-	+	+	+
Calcária crostosa	CR	+	+	+	+	+	+	-
Filamentosa	FI	+	+	+	+	+	+	+
Macrófita corticada	MC	-	-	-	+	-	+	-
Espunja	ES	+	+	+	+	+	+	+
Hidrozoário	HI	+	+	+	+	+	+	+
Bivalve	BI	-	-	-	-	-	+	+
Gastrópode	GA	-	-	-	-	-	+	+
Cirrípede	CI	+	+	+	+	+	+	+
Briozoário incrustante	BI	-	+	+	+	+	+	+
Acídia colonial	AC	+	-	-	-	-	+	-

### *Efeito da profundidade*

Quando testada a diferença entre tratamentos em cada etapa separadamente, foi possível verificar diferenças significativas entre associações a 1,5 e 3,5 m de profundidade no mês-3 (ANOSIM:  $R = 0,81$ ;  $P = 1,8\%$ ) e no mês-6 (ANOSIM:  $R = 0,462$ ;  $P = 3,6\%$ ). Já no mês-9 (ANOSIM,  $R = 0,21$ ;  $P = 16,1\%$ ) e no mês-12 (ANOSIM,  $R = 0,174$ ;  $P = 21,4\%$ ) não foram verificadas diferenças significativas. Tais diferenças podem ser visualizadas no procedimento n-MDS, em que as unidades amostrais a 3 e 6 meses de imersão se encontram mais próximas entre si que aos 9 e 12 meses (Figura 2.5).

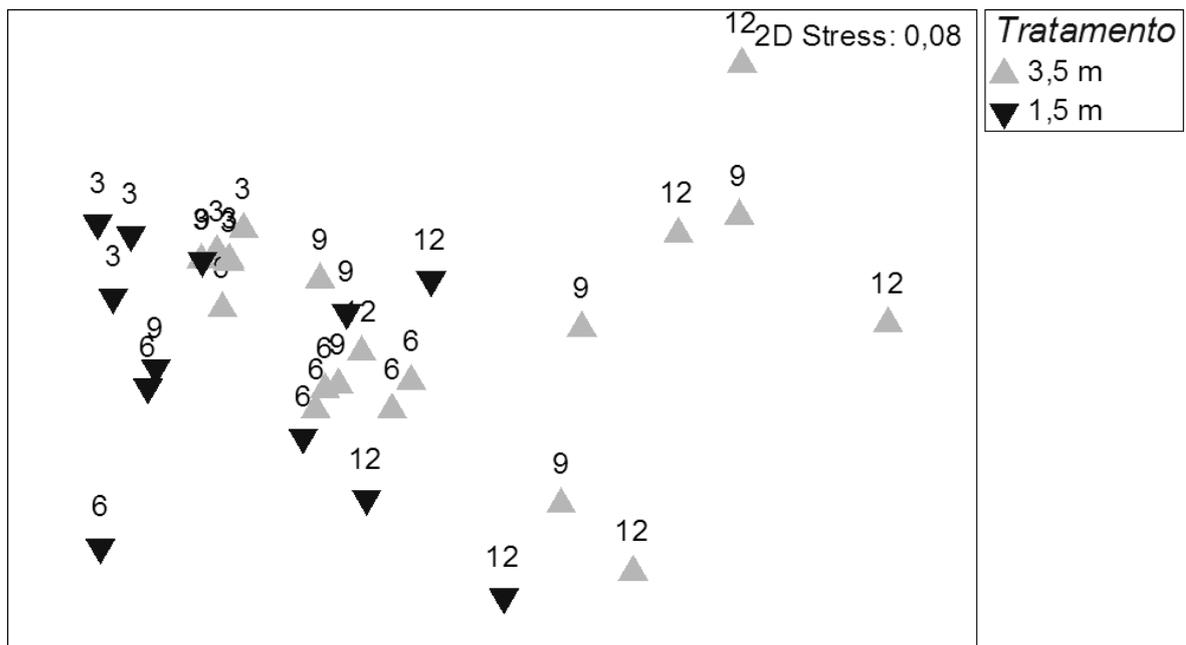


Figure 5. Comparação da comunidade incrustante amostrada em painéis dispostos a 1,5 m e 3,5 m de profundidade ao longo das trajetórias sucessionais. O escalonamento multidimensional foi baseado no índice de similaridade de Bray-Curtis.

A dissimilaridade entre as associações nas profundidades de 1,5 e 3,5 m apresentou uma tendência crescente ao longo da trajetória sucessional (SIMPER; mês 3 = 22,7%; mês 6 = 35,3%; mês 9 = 50,5%; mês 12 = 58,6%). No total, sete grupos contribuíram para a dissimilaridade entre profundidades.

O grupo das macroalgas filamentosas mostrou tendências diferenciadas na porcentagem de cobertura em cada profundidade. A 1,5 m a abundância variou ao longo do tempo com maiores valores no mês 3 e no mês 9, enquanto que a 3,5 m é possível observar um decréscimo contínuo do mês 3 para o mês 12. As maiores contribuições do grupo Filamentosa para a dissimilaridade entre tratamentos ocorreram no mês 3 (36,1%) e no mês 9 (32,9%).

O Biofilme 2 apresentou seus maiores valores de cobertura no mês 6, contribuindo com 37,5% para a dissimilaridade entre profundidades. Aos 3 e 9 meses, o grupo contribuiu, respectivamente, com 12% e 10,2%, para tal

dissimilaridade. Na profundidade de 1,5 m é possível observar um aumento bem acentuado na respectiva cobertura no mês 6 em relação a 3,5 m (Figura 2.6).

Os cirrípedes apresentaram tendências semelhantes ao longo do período de imersão, alcançando maiores valores no mês-9 onde contribuiu para a dissimilaridade em 15,5%. As maiores contribuições foram registradas no mês-3 (27%) e no mês-6 (21%). No mês-3 o grupo foi observado apenas a 3,5 m de profundidade. No último mês a contribuição para a dissimilaridade entre tratamentos foi baixa (8,1%).

O grupo dos hidrozoários contribuiu para a dissimilaridade entre profundidades a partir do mês-6 (mês-6 = 22,7%; mês-9 = 14,6%; mês-12 = 14,4%). A 1,5 m de profundidade há um aumento brusco na porcentagem de cobertura do mês-9 para o mês-12, enquanto que a 3,5 m é possível verificar uma tendência para a estabilidade logo aos 6 meses de imersão.

Os grupos das macroalgas calcárias articuladas contribuiu para a dissimilaridade entre profundidades no mês 9 (15,7%) e mês 12 (28,7%). No mês 9 o grupo foi registrado somente a 3,5 m de profundidade. Apesar do aumento na abundância a 1,5 m, esta tendência é mais evidente a 3,5 m. As esponjas contribuíram para a dissimilaridade apenas no último mês de imersão (mês 12 = 10,6%) seguindo uma tendência crescente de cobertura, e mais abundante também a 3,5 m de profundidade.

O espaço disponível denominado como Vazio aumentou ao longo da trajetória sucessional a 1,5 m de profundidade alcançando maior cobertura no mês-9, decrescendo na etapa seguinte devido a presença de algas que são facilmente removidas enquanto que a 3,5 m de profundidade, o espaço disponível no substrato apresentou uma tendência descendente ao longo da trajetória sucessional.

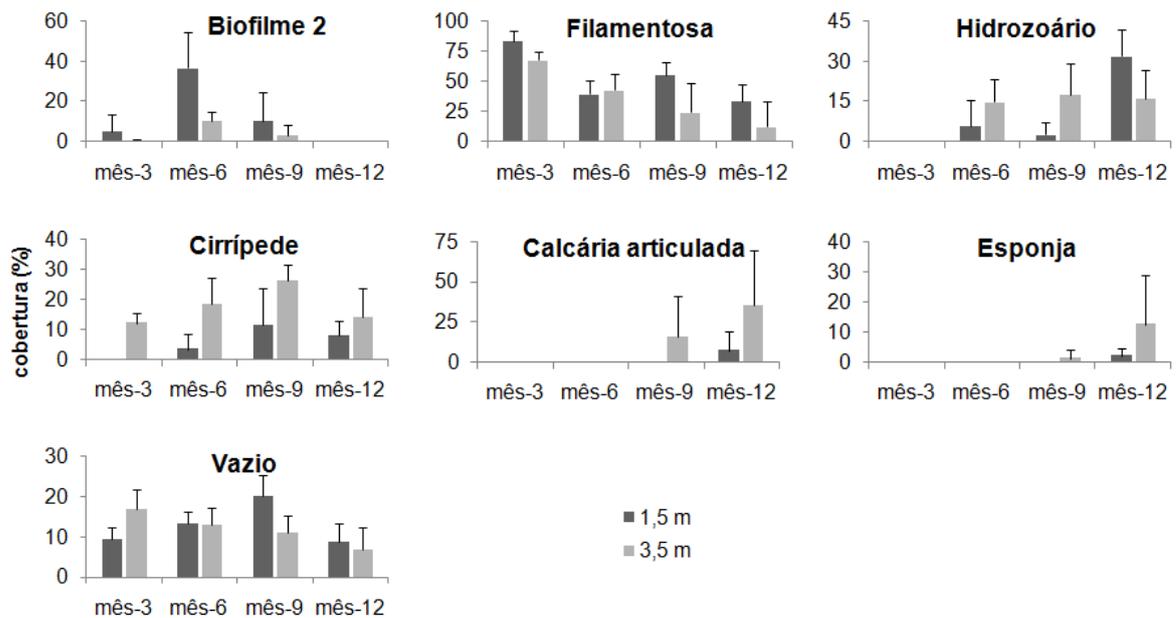


Figura 6. Porcentagem de cobertura dos organismos que contribuíram para a dissimilaridade entre 1,5 e 3,5 m de profundidade em 3, 6, 9 e 12 meses de imersão.

A variabilidade na abundância dos organismos entre as unidades amostrais, tanto na profundidade de 1,5 m quanto a 3,5 m é visível desde o início do período de imersão e aumenta ao longo do tempo. Por exemplo, o grupo calcária articulada aos 12 meses de imersão apresentou cobertura igual a 78% em uma das unidades amostrais a 3,5 m de profundidade enquanto que em outras duas unidades amostrais, simplesmente não foi registrada (Figura 2.6).

#### *Efeito da luz*

Através do teste ANOSIM foi possível registrar a ocorrência de diferenças significativas entre a face superior e inferior dos painéis experimentais em todos os tempos: mês-3 (ANOSIM:  $R = 0,898$ ;  $P = 0,8\%$ ), mês-6 (ANOSIM:  $R = 0,99$ ;  $P = 0,8\%$ ), mês-9 (ANOSIM:  $R = 0,62$ ;  $P = 1,6\%$ ) e mês-12 (ANOSIM:  $R = 0,714$ ,  $P = 0,8\%$ ). A estatística R indica que o grau de separação entre tratamentos foi maior no mês-6 e o menor no mês-9.

No procedimento n-MDS foi possível verificar as unidades amostrais mais unidas dentro de cada tratamento no mês-3 e mês-6 enquanto que nos meses seguintes as unidades amostrais se tornaram mais dispersas no gráfico. As

trajetórias sucessionais das associações nas diferentes faces dos painéis não revelam uma convergência (Figura 2.7)

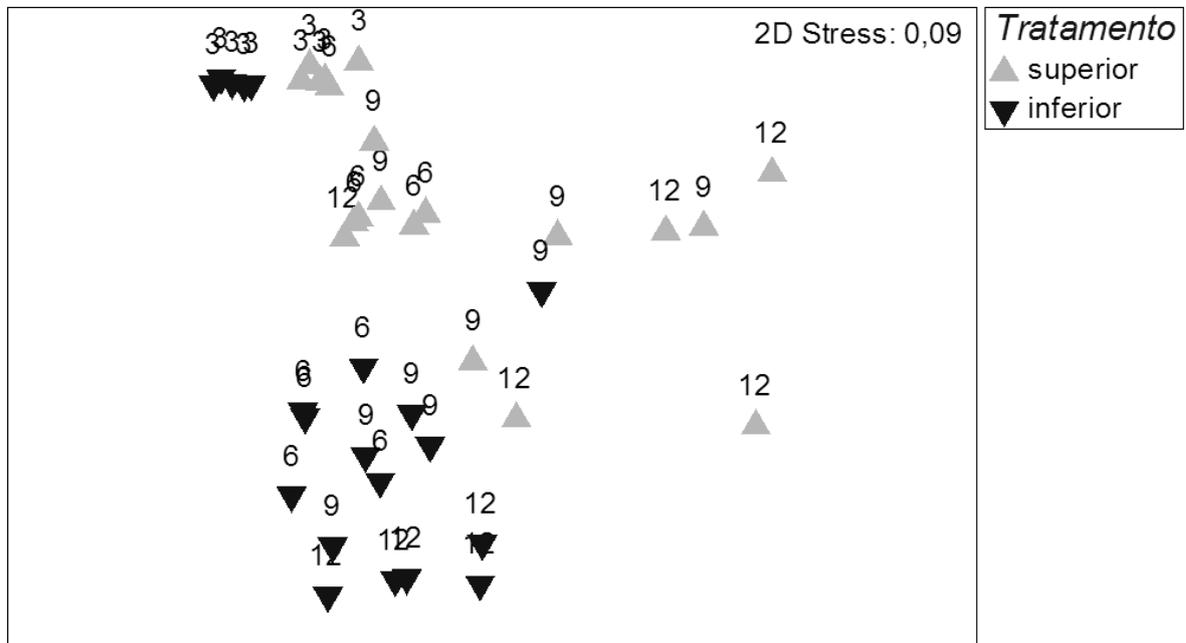


Figura 7. Comparação das comunidades incrustantes amostradas em faces voltadas para cima (*up-facing*) e para baixo (*down-facing*) a 3,5 m de profundidade ao longo das trajetórias sucessionais. Na figura estão indicadas as unidades amostrais em cada tratamento. O escalonamento multidimensional foi baseado no índice de similaridade de Bray-Curtis.

A dissimilaridade entre as faces superiores e inferiores apresentaram uma tendência crescente ao longo da trajetória sucessional (SIMPER: mês-3 = 22,16%; mês-6 = 54,4%; mês-9 = 59,4%; mês-12 = 72,2%). Dentre os grupos taxonômicos/funcionais registrados, 9 contribuíram para tal dissimilaridade.

O grupo formado por algas filamentosas apresentou uma tendência para a diminuição da porcentagem de cobertura ao longo da trajetória sucessional em ambas as profundidades. No entanto, o decréscimo foi mais acentuado na face inferior do mês-3 para o mês-6. O grupo foi importante para a dissimilaridade em todas as etapas, embora diminuindo ao longo do tempo de estudo (mês-3 = 48,3%; mês-6 = 21,1%; mês-9 = 16,1%; mês-12 = 8,3%).

O grupo dos hidrozoários foi abundante na face inferior dos painéis principalmente no mês-6, contribuindo com 42,3% para a dissimilaridade entre tratamentos. Na face superior há uma tendência para a estabilização da abundância relativa a partir do mês-6. A contribuição do grupo para a dissimilaridade no estágio referente ao mês-9 foi de 19,5% enquanto que no mês-12 foi de 24,2%. O grupo Biofilme 2 foi mais abundante no mês-6, contribuindo com 9,4% para a dissimilaridade entre faces.

Os cirrípedes foram mais abundantes na face superior ao longo de trajetória sucessional e em ambas as faces apresentaram maior porcentagem de cobertura no mês-9. A maior contribuição para a dissimilaridade do grupo ocorreu nos meses 3 (12,5%), 6 (12,5%) e 9 (14,5%).

O grupo Briozoário incrustante apresentou uma tendência para o acréscimo de cobertura ao longo do tempo na face inferior enquanto que na face superior permaneceu em média inferior a 5%. Sua contribuição para a dissimilaridade entre associações aumentou ao longo da trajetória sucessional (mês-9 =14,1%; mês-12 = 21,7%).

O grupo das algas calcárias crostosas apresentou uma abundância média superior a 10% na face inferior do painel apenas no mês-9, quando contribuiu em 10,3% para a dissimilaridade entre faces experimentais. Já as calcárias articuladas foram exclusivas na face superior dos painéis aumentando consideravelmente do mês-9 para o mês-12, com contribuições para a dissimilaridade entre tratamentos de 13,3% e 24,2%, respectivamente.

O espaço disponível no substrato foi mais abundante na face superior em todos os períodos estudados apresentando um decréscimo ao longo do tempo. Já na face inferior o espaço disponível atingiu cobertura média de 5,2% no mês-9 decrescendo subsequentemente.

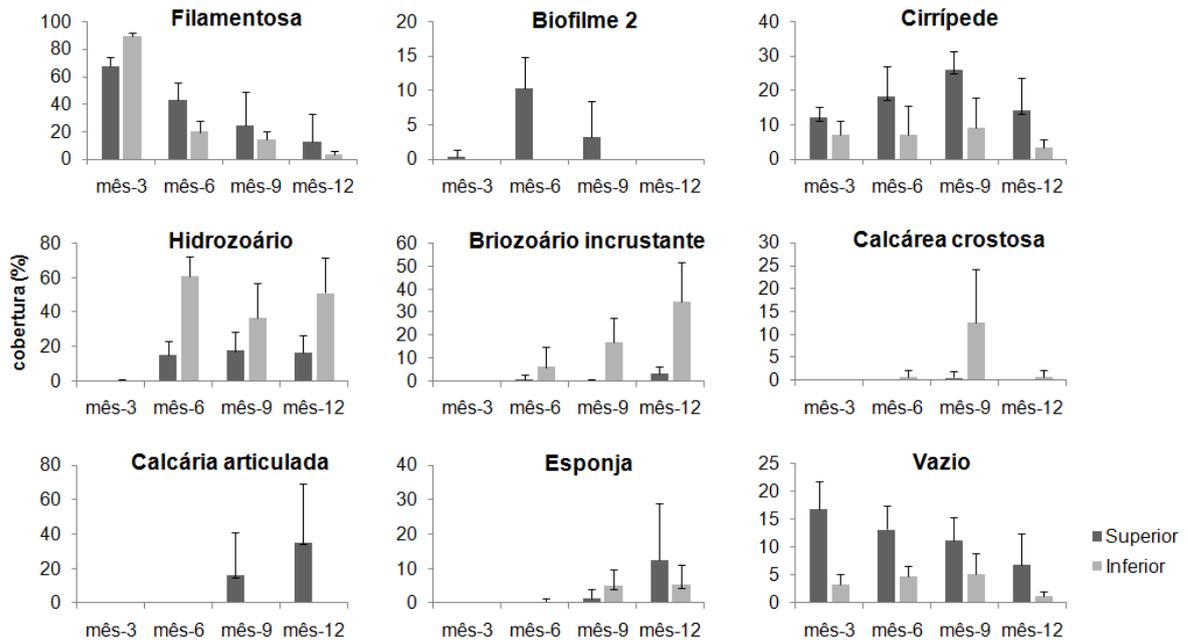


Figura 8. Porcentagem de cobertura dos organismos que contribuíram para a dissimilaridade entre face superior e inferior a 3,5 m de profundidade em 3, 6, 9 e 12 meses de imersão.

### *Efeito da predação*

Ao longo do período de estudo da comunidade incrustante dos painéis experimentais foram realizadas amostragens qualitativas da comunidade íctica presente nas imediações da estrutura multi-experimental de bioincrustação, resultando no registro de doze táxons distribuídos em doze famílias distintas. Com relação ao grupo trófico foram observados 5 onívoros, 3 invertívoros, 2 carnívoros, 2 herbívoros e 1 piscívoro.

Tabela 2. Espécies presentes nas imediações da estrutura multi-experimental de bioincrustação, família a que pertencem, grupo trófico e interação. Fonte: <sup>1</sup>Ferreira *et al.* (2001), <sup>2</sup>Ferreira *et al.* (2004), <sup>3</sup>Gibran & Moura (2012).

<b>Espécie</b>	<b>Família</b>	<b>Grupo trófico</b>	<b>Comportamento</b>
<i>Holocentrus adscensionis</i>	Holocentridae	Carnívoro <sup>1</sup>	Alimento
<i>Pseudupeneus maculatus</i>	Mullidae	Invertívoro <sup>1</sup>	Alimento
<i>Stephanolepis hispidus</i>	Monacanthidae	Onívoro <sup>1</sup>	Alimento
<i>Caranx</i> sp.	Carangidae	Piscívoro <sup>2</sup>	Sem interação
<i>Haemulon aurolineatum</i>	Haemulidae	Invertívoro <sup>1</sup>	Abrigo
<i>Halichoeres poeyi</i>	Labridae	Invertívoro <sup>2</sup>	Sem interação
<i>Diplectrum formosum</i>	Serranidae	Carnívoro <sup>3</sup>	Sem interação
<i>Kyphosus sectatrix</i>	Kyphosidae	Herbívoro <sup>1</sup>	Sem interação
<i>Abudefduf saxatilis</i>	Pomacentridae	Onívoro <sup>1</sup>	Alimento
<i>Diplodus argenteus</i>	Sparidae	Onívoro <sup>1</sup>	Alimento
<i>Acanthurus bahianus</i>	Acanthuridae	Herbívoro <sup>1</sup>	Sem interação
<i>Parablennius pilicornis</i>	Blenniidae	Onívoro <sup>3</sup>	Abrigo
<i>Coryphopterus</i> sp.	Gobiidae	Onívoro <sup>1</sup>	Abrigo

Em relação à comunidade incrustante, as associações foram caracterizadas principalmente por algas filamentosas aos 3 e 6 meses. Aos 9 meses, os painéis abertos foram predominadas por cirrípedes enquanto que o painel com gaiola inteira e parcial por hidrozoários. Aos 12 meses o painel aberto foi caracterizado por algas calcárias articuladas, na gaiola inteira por algas calcárias e esponjas e na gaiola parcial por esponjas e hidrozoários (Figura 2.8).

Quando comparadas as associações entre tratamentos aos 9 (ANOSIM, R = 0,231; p = 2,7%) e 12 meses (ANOSIM, R = 0,339; P = 2,2%) foram verificadas diferenças significativas. A efetividade do artefato com o propósito de verificar possíveis influências no efeito da predação foi realizada comparando-se os tratamentos painel aberto com gaiola parcial, o que resultou em diferenças significativas aos 9 (ANOSIM Pairwise Test; r = 0,356; P = 1,6%) e 12 meses (ANOSIM Pairwise Test; r = 0,448; P = 2,4%). Diferenças significativas também foram registradas entre painel aberto e fechado aos 9 meses (ANOSIM Pairwise Test; r = 0,366; P = 3,2%).

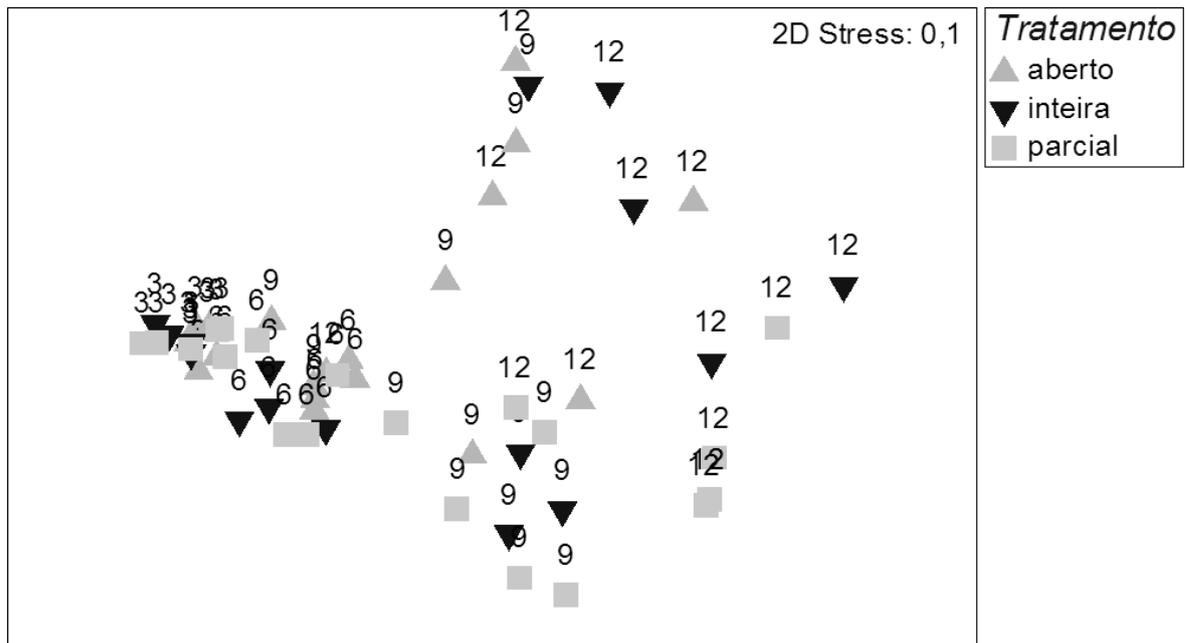


Figura 9. Análise de ordenação nMDS das associações incrustantes no tratamento predação a 3,5 m de profundidade ao longo do período de imersão (3, 6, 9 e 12 meses). O escalonamento multidimensional foi baseado no índice de similaridade de Bray-Curtis.

Comparando o painel aberto com gaiola parcial aos 9 e 12 meses, as dissimilaridades foram de 52,5 e 66,6%, respectivamente. Os grupos que contribuíram para tais valores foram Hidrozoário (33,3% e 15,2%), Filamentosa (20,8% e 9,7%), Calcária articulada (15,1% e 26,2%) e Cirrípede (9,7% e 8,5%). O grupo Esponja foi o que mais contribuiu aos 12 meses de imersão (28,8%).

Ao compararmos os painéis aberto com gaiola fechada, verificou-se que as associações diferiram em 58,7 e 59,6% respectivamente aos 9 e 12 meses. Os grupos que mais contribuíram foram: Hidrozoário (27,3 e 9,7%), Calcária articulada (22,3 e 26,4%), Filamentosa (10,1 e 19,1%) e Cirrípede (14,1 e 9,9%), respectivamente. No mês 12, o grupo Esponja (22,0%) apresentou uma elevada contribuição para a dissimilaridade entre tratamentos.

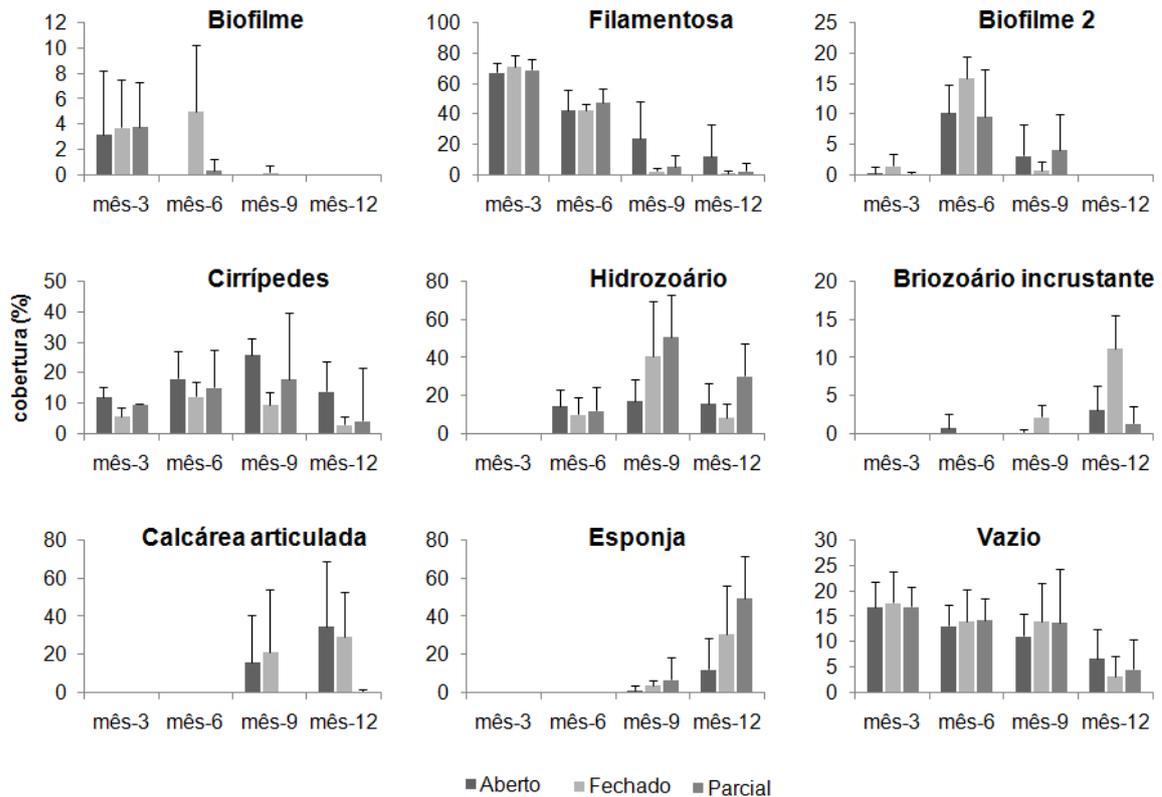


Figura 10. Porcentagem de cobertura dos organismos que contribuíram para a dissimilaridade entre painéis abertos, em gaiola parcial e fechada a 3,5 m de profundidade antes (mês-3 e mês-6) e após (mês-9 e mês-12) o emprego dos artefatos.

## Discussão

A abordagem multi-experimental como a do presente estudo maximiza a obtenção de informações gerais sobre os principais fatores estruturadores de uma comunidade ecológica, permitindo a realização de testes que abordam um único fator destacando aqueles a serem considerados em testes múltiplos futuros (Roberts *et al.*, 2010; Connell, 2001). Em sucessão ecológica, três componentes devem ser considerados segundo Prach & Walker (2011): o modelo, os estágios e a trajetória. Neste estudo, os efeitos de fatores estruturadores da comunidade incrustante foram analisados abordando estes componentes.

Considerando o efeito da profundidade ao longo da trajetória sucessional das associações, foram verificadas diferenças significativas na comunidade incrustante a

1,5 e 3,5 m, aos 3 e 6 meses de imersão. Estes estágios correspondem aos meses primavera-verão onde ocorreu o maior número de eventos de ressurgência e conseqüentemente oscilações verticais de termoclina. Estas oscilações, segundo Valentin (1987), induzem a formação temporária de um domo termal causando a intrusão de águas profundas frias e ricas em nutrientes. A influência da ressurgência foi mais freqüente a 3,5 m, atribuída as condições hidrológicas mais variáveis, que por sua vez foram refletidas na composição dos organismos bênticos.

Fatores ambientais, como fotoperíodo, intensidade de luz, disponibilidade de alimentos, oxigênio, salinidade e temperatura influenciam os organismos marinhos (Coma *et al.*, 2000). A variabilidade espacial (profundidade) e temporal (ressurgência sazonal) de padrões hidrológicos observada na área de estudo pode causar perturbações através da variação de temperatura, da disponibilidade de alimento e do suprimento de larvas. Segundo Menge (2000), alterações oceanográficas com conseqüências ecologicamente significativas como a variação no fornecimento de alimento pode ocorrer em regimes sazonais de ressurgência.

A temperatura é um dos fatores fundamentais em padrões e processos biológicos, atuando sobre as taxas bioquímicas e fisiológicas vitais manifestadas na sobrevivência, no crescimento e na reprodução dos organismos (Kordas *et al.*, 2011). A comunidade incrustante no presente estudo foi formada por macroalgas e filtradores sésseis pecilotérmicos, cuja temperatura interna varia consideravelmente como consequência da variação na temperatura ambiente e, portanto são fortemente influenciados por fatores físicos em seu ambiente local (Coma *et al.*, 2000). Skinner *et al.* (2007) citam que, para muitas espécies, temperaturas mais elevadas podem ter maior influência sobre o crescimento do que a alta disponibilidade de alimentos em águas frias. A temperatura ambiente desempenha um importante papel na determinação de “quando” e “onde” as espécies podem sobreviver (Drinkwater *et al.*, 2010).

O fornecimento de nutrientes para micro e macroalgas bênticas, para o plâncton e conseqüentemente para os organismos filtradores, causa forte influência no controle *bottom-up* (Wiieters *et al.*, 2009), e, portanto, sobre a estrutura e dinâmica de comunidades bênticas marinhas (Menge, 2000). Resultados sobre a

comunidade de macroalgas bêmicas (Guimaraens *et al.*, 2005) sugerem que as concentrações de nutrientes durante eventos de ressurgência podem sustentar maior biomassa de algas. A tendência na cobertura de Filamentosas foi diferenciada ao longo da trajetória sucessional com padrão alternado de diminuição-aumento a 1,5 m enquanto que a 3,5 m decresceu suavemente ao longo do tempo. O decréscimo gradual aos 3,5 m de profundidade mostra um padrão marcante de diminuição da cobertura em função da sequencia de grupos funcionais ao longo da trajetória sucessional. A variação a 1,5 m pode ter sido influenciada devido a um aumento da disponibilidade de nutrientes causado por eventos de ressurgência. Algas calcárias articuladas representadas pelo gênero *Jania* não mostrou relação com o enriquecimento de nutrientes, mas sim com sua característica típica de final de sucessão descrita por Figueiredo *et al.* (2004). A disponibilidade de alimentos é um dos fatores mais importantes e cruciais que afetam a dinâmica dos organismos filtradores (Coma *et al.*, 2000). Contudo, no presente estudo, o grupo Esponja apresentou um aumento considerável em sua cobertura possivelmente por ser um bom competidor por espaço, recobrando outros organismos (*overgrowth*) (Sebens, 1986).

Os grupos de invertebrados evidenciados no presente estudo possuem ciclos de vida dual, envolvendo uma fase adulta bêmica e uma fase larval planctônica. O sucesso de colonização, uma das etapas da sucessão, é dependente da disponibilidade de larvas, um fator importante para a manutenção de uma associação bêmica. O padrão esperado para o transporte de larvas durante períodos de ressurgência é de advecção para fora da costa e em períodos de subsidência em direção à costa. A persistência de longos períodos de ressurgência pode levar à perda de larvas que não conseguem voltar para os locais de assentamento (López & Coutinho, 2008). Experimentos evidenciam que o modelo de ressurgência-subsidência pode ser aplicado para a praia do Farol na região de Cabo Frio, e essa condição meteorológica é relevante para determinar os padrões de abastecimento de larvas e recrutamento para cirrípedes, considerando variabilidade espacial e temporal (Mazzuco & Coutinho, *in press*). Apesar da forte ligação bentos-plâncton, não foram geradas informações sobre o suprimento larval, assentamento e recrutamento no presente estudo.

O estresse ambiental ocasionado por flutuações das condições ambientais pode ser considerado um distúrbio que em locais de intensidade variável, segundo Sousa (2001), redefine os processos de formação de comunidades em diferentes estágios sucessionais, criando o padrão de mosaico formado por manchas, e que caracteriza diversos ecossistemas marinhos. Cada mancha pode variar em função de fatores intrínsecos e extrínsecos incluindo interações entre espécies, dispersão, perturbação física e estresse ambiental (Menge *et al.* 2005). O isolamento da mancha, causado por meio da utilização dos painéis experimentais, torna cada um ainda mais independente possibilitando a formação de associações diferentes.

Em um estudo anterior avaliando a trajetória sucessional neste mesmo local (Capítulo 1), foi possível verificar que, em uma escala mensal, as unidades amostrais mostraram-se cada vez mais diferentes ao longo de 12 meses. Esta diferença é dada pela heterogeneidade espacial na composição das associações epibênticas no sublitoral e pela independência das associações proporcionadas por meio do isolamento dos painéis no presente experimento.

A homogeneidade da coluna d'água em períodos de não ressurgência submete as associações bênticas nas duas profundidades a condições ambientais semelhantes, refletindo na maior similaridade da comunidade aos 9 e 12 meses. A primeira hipótese de que na área de estudo a termoclina é originada por eventos de ressurgência sazonal e por isto a profundidade estudada influencia na trajetória da comunidade incrustante foi corroborada em parte onde estágios sucessionais diferiram apenas em períodos de primavera-verão em que são predominantes os eventos de ressurgência, que por sua vez causam a estratificação da coluna d'água proporcionando a intrusão de águas frias e ricas em nutrientes. Já nos períodos de outono-inverno há uma homogeneização da coluna d'água tornando as condições oceanográficas mais semelhantes em ambas as profundidade. Há, portanto a possibilidade de uma convergência ou divergência do processo sucessional relacionada a sazonalidade das condições ambientais locais, proporcionadas respectivamente por períodos de não-ressurgência e ressurgência.

Considerando o efeito da luz ao longo da trajetória sucessional das associações, sua intensidade foi um indicador da dominância de invertebrados

sésseis em ambientes sombreados a 3,5 m de profundidade. O estudo mostra diferenças significativas nos estágios sucessionais em diferentes orientações do substrato, e conseqüentemente em suas respectivas trajetórias sucessionais.

No presente estudo, dois organismos desempenharam um papel fundamental para o padrão observado: a presença exclusiva do grupo Calcária articulada, através do gênero *Jania* na superfície voltada para cima e a presença exclusiva do briozóario incrustante *Schizoporella errata* na superfície voltada para baixo. A calcária articulada necessita de luz, mais intensa na face superior do painel. Já o aumento crescente da cobertura dos briozóarios incrustantes corrobora a literatura, em que frequentemente adultos de *Schizoporella* inibem fortemente o recrutamento e o crescimento de outras espécies por diferentes períodos de tempo (Sutherland, 1978).

A luz é um importante determinante da estrutura da comunidade bêntica de algas e influencia a biomassa, a produtividade e a composição taxonômica (revisado por Rier *et al.*, 2006). A dominância de invertebrados sésseis em superfícies sombreadas é frequentemente explicada por observação em laboratório do comportamento larval, com muitas espécies tornando-se fotonegativas ao término de sua fase larval pelágica (revisado por Irving & Connell 2002).

As algas calcárias crostosas são mencionadas na literatura como dominantes sob condições de baixa perturbação ambiental (ex. herbivoria de baixa intensidade) (Steneck & Dethier, 1994). Já a preferência da maioria das esponjas por habitats sombreados é freqüentemente explicada pela competição com macroalgas, proteção contra predadores e intolerância à sedimentação e radiação UV (Moraes, 2003). Em um experimento realizado por Padua *et al.* (2012) no Rio de Janeiro foi verificado um recrutamento significativamente maior da esponja *Paraleucilla magna* em painéis na sombra em relação a painéis iluminados. No presente estudo, as esponjas foram identificadas inicialmente na face inferior do substrato (redução de luz), o que corrobora a preferência. Contudo, foram mais abundantes posteriormente na face superior mostrando maior a habilidade competitiva frente aos demais organismos através de *overgrowth* (Sebens, 1986).

A redução da intensidade de luz, segundo Irving & Connell (2002), pode ser um bom indicador da abundância invertibrados sésseis em superfícies voltadas para o fundo. Contudo, este pode não ser sempre a principal causa de tais padrões de ocorrência, visto que o acúmulo de sedimentos também pode ser prejudicial à sobrevivência de alguns organismos, cessando ou diminuindo o assentamento de larvas e privilegiando os organismos já estabelecidos. A possível influência do sedimento foi descartada em nosso estudo devido a baixa taxa de sedimentação local (Mahiques *et al.*, 2005), à profundidade relativamente pequena e à circulação que evitou o acúmulo de sedimento nos painéis experimentais.

A segunda hipótese em que a redução na intensidade de luz natural, relacionada à orientação do substrato, influencia na composição da comunidade incrustante e conseqüentemente na trajetória sucessional foi aceita, visto que a orientação do substrato proporcionou uma redução na intensidade de luz e por conta disso influenciou na composição da comunidade incrustante e em sua trajetória sucessional. As trajetórias da comunidade nas faces superiores e inferiores podem ser classificadas como paralelas, diferentes desde o início ao término da imersão.

Considerando o efeito da predação na trajetória sucessional das associações, verifica-se que a intensidade desta perturbação biológica e seus efeitos na composição de associações bêmicas estão fortemente relacionados aos tipos de predadores presentes (Connell & Anderson, 1999). Dentre os grupos tróficos presentes no entorno das estruturas experimentais (onívoros, herbívoros, invertívoros e carnívoros) é possível observar que há uma possibilidade ampla de aproveitamento da associação bêmica por parte dos peixes. A espécie *Stephanolepis hispidus*, onívora e abundante em Arraial do Cabo (Ferreira *et al.*, 2004), foi a mais freqüentemente observada interagindo diretamente com os painéis experimentais antes da inclusão das gaiolas. Foram evidenciados sinais de mordiscadas indicando a perturbação através da predação de macroalgas filamentosas a 3,5 m. A espécie *Diplodus argenteus*, tipicamente tropical e também comum em Arraial do Cabo (Ferreira *et al.*, 2001), era freqüente e registrada se alimentando nos painéis. Contudo, diferente da espécie *S. hispidus* não foi possível

identificar sua presa por apresentar comportamento mais arisco. Seus itens alimentares incluem algas, crustáceos, moluscos e poliquetas (Sazima, 1986).

Pequenos peixes das famílias Blenniidae e Gobiidae, que vivem associados ao fundo (Gibran & Moura, 2012) foram registrados no interior das gaiolas. As gaiolas foram projetadas para prevenir o acesso a peixes, exceto pequenos juvenis e Blenniidae e Gobiidae, que segundo Connell (2001) normalmente não atuam como predadores da biota sésil. Por outro lado, o emprego das gaiolas fechadas proporcionou um ambiente favorável para estes pequenos peixes livre da predação por parte de outros peixes piscívoros e carnívoros. O Blenniidae *Parablennius pilicornis* também comum na região (Ferreira *et al.*, 2001) apresenta como itens alimentares briozoários, cirrípedes, decápodes, hidrozoários, anfípodes, bivalves gastrópodes e poliquetas (Nieder, 1997), o que pode ter colaborado para a diminuição na abundância de hidrozoários e cirrípedes aos 9 e 12 meses nos painéis com gaiolas parciais e fechadas.

Aos 9 e 12 meses de imersão, os painéis foram submetidos aos tratamentos aberto, com gaiola parcial e com gaiola fechada. A comparação das associações nos painéis abertos e com gaiola parcial diferiram significativamente, o que indica o efeito do artefato interferindo no possível efeito da predação. Um dos efeitos possíveis descritos na literatura é o do sombreamento, visto que a cobertura de várias espécies de algas é reduzida em tais condições (Glasby, 1999b). A menor cobertura de algas filamentosas e calcárias articuladas foi identificada nos painéis submetidos a gaiolas parciais em relação aos painéis abertos, o que corrobora com o descrito na literatura em ambos os meses observados (Irving & Connell, 2002). O protocolo de limpeza das gaiolas foi realizado em intervalos de 10 dias, indicando a necessidade de intervalos menores para minimizar a influência da luz e avaliar o efeito da predação.

Apesar da influência do sombreamento por meio do artefato, a comparação das associações no painel aberto e na gaiola inteira revelou diferenças significativas aos 9 meses. A maior abundância de algas filamentosas no painel aberto decorreu da predação de *Stephanolepis hispidus* por tais macroalgas, disponibilizando espaço para ser reocupado por tais algas oportunistas e, conseqüentemente a associação

se mantinha em um estágio inicial. Formas filamentosas são mais digeríveis e nutritivas (Ferreira *et al.* 1998). Recentemente, Ceccarelli *et al.* (2011) verificaram na grande barreira de corais na Austrália, que peixes herbívoros (*farmers*) apresentaram um impacto drástico sobre a sucessão, essencialmente inviabilizando o desenvolvimento da comunidade de algas, que se mantinha predominada por algas filamentosas palatáveis.

Com relação ao efeito da predação, vale a pena ressaltar que até o sexto mês de imersão, anterior a inclusão dos artefatos, os painéis não diferiram significativamente. Após a inclusão das gaiolas parciais e totais, foram identificadas divergências nas respectivas trajetórias sucessionais. No entanto, a detecção do efeito do artefato não nos permite confirmar a hipótese alternativa de que a predação por peixe exerce efeitos sobre a comunidade incrustante.

A partir do presente estudo é possível concluir que as mudanças de características hidrológicas, causadas pela profundidade em um ambiente submetido a eventos de ressurgência sazonal, possibilita a formação de múltiplos estados estáveis no sistema. Além da ressurgência que proporcionou diferentes massas d'água, a intensidade luminosa foi um fator determinante influenciando toda a trajetória sucessional da comunidade incrustante.

O estudo sugere que cada fator físico ou processo biológico pode alterar as vias de sucessão e conseqüentemente as comunidades. O modelo sucessional atuante na comunidade incrustante dependerá da determinante que atua em magnitudes diferentes em cada etapa de sua trajetória. Se comunidades apresentam uma tendência a um tipo de trajetória seja ela convergente, divergente, paralela ou cíclica esta pode ser modificada se o modelo sucessional que atua mudar ao longo do tempo. Podemos dizer que o destino de uma comunidade incrustante não é pré-determinado, mas guiado por ações intrínsecas e extrínsecas, que farão o papel de determinantes na mudança do modelo sucessional que direciona a trajetória.

## Referências

- Bram, J., Page, H., & Dugan, J. (2005). Spatial and temporal variability in early successional patterns of an invertebrate assemblage at an offshore oil platform. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 317(2): 223–237.
- Brotto, D. S., Krohling, W., & Zalmon, I. R. (2007). Comparative evaluation of fish assemblages census on an artificial reef. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24(4): 1157-1162.
- Cifuentes, M., Krueger, I., Dumont, C. P., Lenz, M., & Thiel, M. (2010). Does primary colonization or community structure determine the succession of fouling communities? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 395(1-2), 10-20.
- Clements, F. E. (1916). *Plant Succession: an Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Inst. Publ. 242, Washington, DC. p512.
- Coma, R., Ribes, M., Gili, J., & Zabala, M. (2000). Seasonality in coastal benthic ecosystems. *Trends in ecology & evolution*, 15(11): 448–453.
- Connell, S. (1999). Predation by fish on assemblages of intertidal epibiota: effects of predator size and patch size. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 241(1): 15-29.
- Dean, T.A. & L.E. Hurd (1980). Development in an estuarine fouling community: influence of early colonists on later arrivals. *Oecologia* (Berlin) 46: 295–301.
- Drinkwater, K. F., Beaugrand, G., Kaeriyama, M., Kim, S., Ottersen, G., Perry, R. I., Pörtner, H.-O., et al. (2010). On the processes linking climate to ecosystem changes. *Journal of Marine Systems*, 79(3-4), 374–388.
- Ferreira C. E. L., Gonçalves J. E. A. & Coutinho R. (2001). Community structure of fishes and habitat complexity in a tropical rocky shore. *Environmental Biology of Fishes*, 61: 353-369.
- Ferreira C. E. L., Peret, A. C., & Coutinho R. (1998). Seasonal grazing rates and food processing by tropical. *Journal of Fish Biology*, 53: 222–235.

- Ferreira C., Floeter, S., & Gasparini, J. (2004). Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography*, 31: 1093-1106.
- Figueiredo, M. A. O., Beatriz, M., Barreto, B., & Reis, R. P. (2004). Caracterização das macroalgas nas comunidades marinhas da Área de Proteção Ambiental de Cairuçu, Parati, RJ - subsídios para futuros monitoramentos. *Revista Brasil. Bot.*, São Paulo, v. 27, n. 1, p.11-17.
- Gibran, F. Z. & Moura, R. L. D. (2012). The structure of rocky reef fish assemblages across a nearshore to coastal islands' gradient in Southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 10(2): 369–382.
- Glasby, T. (1999a). Differences Between Subtidal Epibiota on Pier Pilings and Rocky Reefs at Marinas in Sydney, Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 48(2): 281–290.
- Glasby, T. (1999b). Effects of shading on subtidal epibiotic assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 234(2): 275-290.
- Gleason, H. A. (1927). Further views on the succession-concept. *Ecology*, 8(3): 299–326.
- Guimaraens, M. A., Paiva, A. M., Coutinho, R. (2005). Modeling *Ulva* spp. dynamics in a tropical upwelling region. *Ecol Model.*, 188: 448-460.
- Hackradt, Félix-Hackradt, & García-Charton. (2011). Influence of habitat structure on fish assemblage of an artificial reef in southern Brazil. *Marine Environmental Research*, 72: 235-247.
- Hinrichsen, H. H. (2009). Biological processes and links to the physics. Deep Sea Research Part II: *Topical Studies in Oceanography*, 56(21-22): 1968–1983.
- Irving, A., & Connell, S. (2002). Sedimentation and light penetration interact to maintain heterogeneity of subtidal habitats: algal versus invertebrate dominated assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 245: 83-91.
- ITIS - Integrated Taxonomic Information System, 2009 [Online] (Updated 8 January 2009). Available at: <http://www.itis.usda.gov> [accessed 15 January 2011].

- Kohler, K. E., & Gill, S. M. (2006). Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers & Geosciences*, 32(9): 1259-1269.
- Kordas, R. L., Harley, C. D. G., & O'Connor, M. I. (2011). Community ecology in a warming world: The influence of temperature on interspecific interactions in marine systems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400(1-2): 218-226.
- López, M. S., & Coutinho, R. (2008). Acoplamento Plâncton-Bentos: o papel do suprimento larval na estrutura das comunidades bentônicas de costões rochosos. *Oecologia Australis*, 12 (04): 575–601.
- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Mahiques, M. M.; Bicego, M. C.; Silveira, I. C. A.; Sousa, S. H. D. M.; Lourenco, R. A.; Fukumoto, M. M. (2005). Modern sedimentation in the Cabo Frio upwelling system, Southeastern Brazilian shelf. *An. Acad. Bras. Ciênc.*, v. 77, n. 3, p. 535-548.
- Mazzuco, A.C.A. & Coutinho, R. (*in press*) Larval supply and recruitment of barnacles at a tropical environment: spatio-temporal dynamics and upwelling-downwelling model.
- Menge, B. (2000). Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 257-289.
- Menge, B., Allison, G., Blanchette, C., Farrell, T., Olson, a, Turner, T., & Vantamelen, P. (2005). Stasis or kinesis? Hidden dynamics of a rocky intertidal macrophyte mosaic revealed by a spatially explicit approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 314(1): 3-39.

- Moraes, F. (2003). Distribuição das esponjas (Porifera) na reserva biológica do Atol das Rocas, nordeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, 61(1): 13–22.
- Nieder, J. (1997). Seasonal variation in feeding patterns and food niche overlap in the Mediterranean blennies *Scartella cristata*, *Parablennius pilicornis* and *Lipophrys trigloides* (Pisces: Blenniidae). *Marine Ecology*, 18(3): 227-237.
- Padua, A., Lanna, E., Zilberberg, C., Paiva, P. C. D., & Klautau, M. (2012). Recruitment, habitat selection and larval photoresponse of *Paraleucilla magna* (Porifera, Calcarea) in Rio de Janeiro, Brazil. *Marine Ecology*, Article first published online: 18 JUN 2012 DOI: 10.1111/j.1439-0485.2012.00524.x
- Park, S. R., Kang, Y. H., & Choi, C. G. (2011). Biofilm: A crucial factor affecting the settlement of seaweed on intertidal rocky surfaces. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 91(1): 163–167.
- Prach, K., & Walker, L. R. (2011). Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(3): 119–123.
- Qvarfordt, S., Kautsky, H., & Malm, T. (2006). Development of fouling communities on vertical structures in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 67(4): 618-628.
- Rier, S. T., Stevenson, R. J., & LaLiberte, G. D. (2006). Photo-acclimation response of benthic stream algae across experimentally manipulated light gradients: a comparison of growth rates and net primary productivity. *Journal of Phycology*, 42(3): 560–567.
- Roberts, L. W., Butcher, P. a., Broadhurst, M. K., & Cullis, B. R. (2010). Using a multi-experimental approach to assess the fate of angled-and-released yellowtail kingfish (*Seriola lalandi*). *ICES Journal of Marine Science*, 68(1): 67-75.
- Sazima, I., (1986). Similarities in feeding behaviour between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. *J. Fish Biol.* 29: 53-65.

- Sebens, K. (1986). Spatial relationships among encrusting marine organisms in the New England subtidal zone. *Ecological Monographs*, 56(1): 73–96.
- Skinner, L., & Siviero, F. (2007). Comparative growth of the intertidal barnacle *Tetraclita stalactifera* (Thoracica: Tetraclitidae) in sites influenced by upwelling and tropical conditions at the Cabo Frio region, Brazil. *Rev. Biol. Trop.*, 55(June): 71–78.
- Steele, M.A., 1996. Effects of predators on reef fishes: separating cage artifacts from effects of predation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 198: 249–267.
- Sutherland, J. P. (1978). Functional roles of *Schizoporella* and *Styela* in the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecology*, 59(2): 257–264.
- Valentin, J. L., André, D. L., & Jacob, S. A. (1987). Hydrobiology in the Cabo Frio (Brazil) upwelling: two-dimensional structure and variability during a wind cycle. *Continental Shelf Research*, 7(1): 77-88.
- Vieira, E. A., Francisco, L., Duarte, L., & Dias, G. M. (2012). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology How the timing of predation affects composition and diversity of species in a marine sessile community? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 412: 126–133.
- Wellenreuther, M., & Connell, S. D. (2002). Response of predators to prey abundance : separating the effects of prey density and patch size. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 273: 61–71.
- Wieters, E. A., Broitman, B. R., & Branch, G. M. (2009). Benthic community structure and spatiotemporal thermal regimes in two upwelling ecosystems: comparisons between South Africa and Chile. *Limnol. Oceanogr.*, 54(4), 1060-1072.

## CAPÍTULO III

### ANÁLISE SUCESSIONAL DE COMUNIDADES INCRUSTANTES EM PAINÉIS EM ARRAIAL DO CABO ATRAVÉS DE MATRIZ DE TRANSIÇÃO

Bruno P. Masi<sup>1,2</sup>, Ilana R. Zalmon<sup>2</sup> & Ricardo Coutinho<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>IEAPM – Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira, Departamento de Oceanografia, Divisão de Biotecnologia Marinha, rua Kioto 253, 28930-000, Arraial do Cabo, RJ, Brazil.

<sup>2</sup>UENF – Universidade Estadual do Norte Fluminense, Av. Alberto Lamego 2000, 28013-602, Campos dos Goytacazes, RJ, Brazil.

#### **Resumo**

O presente estudo compara propriedades sucessionais (colonização, distúrbio, persistência e substituição de grupos funcionais) de duas comunidades incrustantes a 3,5 m de profundidade sob diferentes tratamentos envolvendo a redução da intensidade de luz utilizando matrizes de transição na praia do Farol, região local que se encontra sob efeito de ressurgência sazonal. Foram identificados 12 grupos funcionais entre diatomáceas, invertebrados e algas. Através das matrizes de transição foi possível constatar há diferenças no processo sucessional entre as associações sob diferentes tratamentos. A associação sem redução de luz apresentou uma maior probabilidade de distúrbio, caracterizando um ambiente mais estressante. A diferença nas probabilidades de transição exibidas através das matrizes sugere preferência na substituição de grupos funcionais tornando possível verificar características de facilitação proposto através do modelo de três vias proposto por Connell & Slatyer (1977). Foi possível concluir que as comparações de propriedades sucessionais através das matrizes de transição globais são informativas e que a matriz de transição pode se alterar a cada passo no tempo, o que sugere que modelos sobre comunidades incrustantes devem incluir a densidade dependente devido à importância de interações ecológicas na estrutura da comunidade.

## Introdução

Sucessão ecológica é a substituição seqüencial de organismos ao longo do tempo (Clements, 1916) e é particularmente um conceito adequado para responder às preocupações sobre a perda de biodiversidade, as alterações climáticas, a invasão de espécies e a restauração ecológica (Prach & Walker, 2011). Estudos sobre a sucessão geralmente enfatizam técnicas analíticas como índices ecológicos (ex. diversidade) e métodos multivariados (ex. métodos de ordenamento). Em ecologia de comunidades têm sido utilizado o modelo de Markov a fim de verificar propriedades distintas da comunidade como por exemplo colonização, distúrbio, resistência e resiliência (Hill *et al.*, 2004; Pawlowski e Mccord, 2009).

Os modelos de Markov rastreiam o trajeto de organismos, grupos taxonômicos ou funcionais ao longo do tempo, com base na suposição de que o organismo em determinado momento  $t + 1$  depende exclusivamente do seu estado no tempo  $t$ . O modelo pode ser representado como uma matriz quadrada de transição  $P$  que descreve a probabilidade de um ponto no espaço ocupado por um organismo no tempo  $t$  ser ocupado por outro organismo no tempo  $t + 1$  (Tanner *et al.*, 2009).

A matriz de transição resume toda a informação relativa a passagem de um organismo para o outro, originando um conjunto de regras probabilísticas que determinam os possíveis padrões de sucessão ecológica, a partir de um ponto qualquer de partida possível (Goteli, 2008). A matriz de transição desta forma descreve processos ecológicos da comunidade como distúrbio, substituição e persistência, que de fato determinam a sucessão (Hill *et al.*, 2004).

As fases iniciais de vida de muitos organismos bênticos são pelágicas e se dispersam pelos oceanos. A colonização é o processo pelo qual um organismo ocupa uma determinada área, e inclui dispersão, assentamento e recrutamento. É dado também o nome de re-colonização quando uma área previamente colonizada sofre a remoção de um organismo por algum motivo (ex. ressacas) e é novamente colonizada. O assentamento compreende duas fases onde a primeira inclui o comportamento de busca pelo local para fixação e a segunda onde ocorre a fixação

permanente no substrato, envolvendo a metamorfose (López & Coutinho, 2008). O recrutamento é o ingresso na comunidade bêntica de um indivíduo que tenha sobrevivido até um tamanho específico após o assentamento, sem ter chegado à fase adulta. As transições a partir do substrato desocupado decorrem do recrutamento ou crescimento vegetativo de organismos próximos (Greene *et al.*, 1983; Sebens, 1986).

Distúrbios são muitas vezes referidos por desempenhar um papel central na dinâmica de associações de organismos bênticos criando um mosaico de manchas em diferentes estágios de recuperação (Underwood, 1999). A ocorrência de distúrbios de intensidade variável, segundo Sousa (2001), redefine os processos de formação de comunidades em diferentes estágios sucessionais. Considerando os distúrbios como eventos discretos não-catastróficos, ou seja, que não danificam ou matam todos os organismos resultam em uma ampla gama de mudanças nas relações entre as espécies (Platt & Connell, 2003).

Segundo Vuilleumier *et al.* (2010), a persistência de populações depende do equilíbrio entre a probabilidade de extinção da população local e a recolonização de manchas de habitats vazios. A persistência é um conceito hierárquico que envolve uma escala espacial e temporal e permite verificar o papel determinista ou estocástico de fatores estruturadores de comunidades (Mistri, 2002). A substituição, ou seja, quando um grupo de espécies cede lugar para outro grupo de espécies, reflete a ocorrência de interações biológicas, envolvendo modificações significativas na estrutura e função da comunidade e pode ser resumido como uma mudança estratégia de vida (Antoniadou *et al.*, 2010).

No Brasil, Giordano (2001) e Sauer-Machado (2006) investigaram a sucessão ecológica de incrustações em painéis através de matrizes de probabilidade de transição. O presente estudo se propõe utilizar matrizes de transição permitindo avaliar comparativamente associações manipuladas experimentalmente sob o efeito de redução de luz. Utilizando a matriz de transição como ferramenta de análise é possível inferir comparativamente sobre as regras probabilísticas (perturbação, colonização e substituição) em comunidades distintas e estabelecer previsões que podem ser testadas no mundo real.

## Materiais e métodos

### Área de estudo

O estudo foi realizado na Praia do Farol na ilha de Cabo Frio, Arraial do Cabo, sudeste do Rio de Janeiro (Fig. 1). Esta região foi escolhida devido à ocorrência de eventos de ressurgência causados por ventos nordeste predominantes, características topográficas e geográficas do fundo marinho e da linha da costa (Valentin, 1987). Duas estações no ano podem ser definidas na região do Cabo Frio: o período de não-ressurgência no outono-inverno que é caracterizado por águas quentes, com temperaturas geralmente acima de 21°C e o período de primavera-verão onde as condições de ressurgência são caracterizadas por temperaturas abaixo de 18°C (Guimaraens *et al.*, 2005). Taxas de sedimentação na zona de ressurgência de Cabo Frio variam de 0,26 a 0,66 mm.ano<sup>-1</sup> (Mahiques *et al.*, 2005).

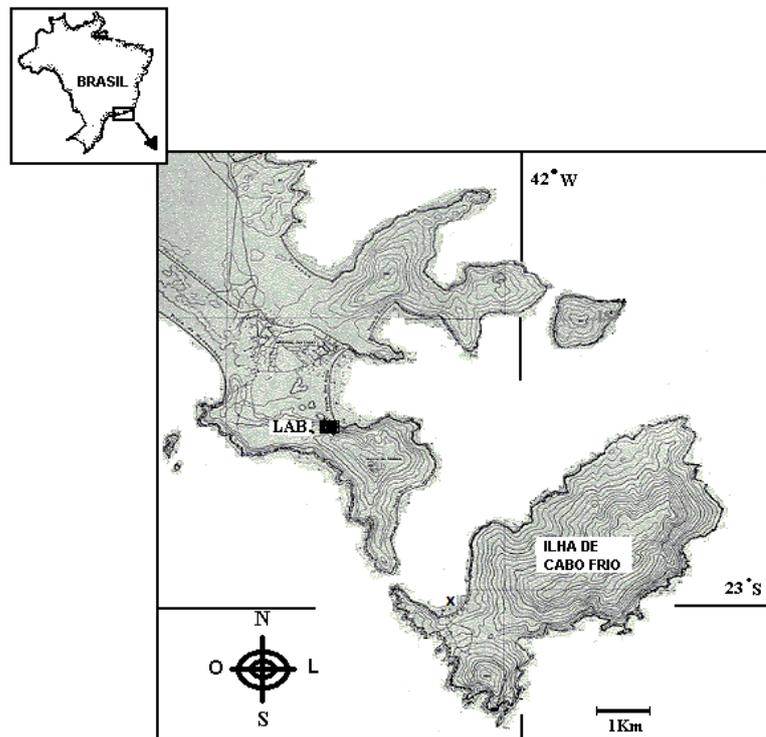


Figura 1. Localização da área de estudo na Praia do Farol (x), ilha de Cabo Frio, Arraial do Cabo, RJ, Brasil.

### *Desenho experimental*

Foram construídas cinco unidades multi-experimentais para permitir a instalação de painéis artificiais oferecendo um novo habitat para a comunidade incrustante. Cada unidade apóia os painéis experimentais de PVC (20 × 15 cm) dispostos na posição horizontal. A estrutura foi formada por um tubo de PVC de 5 m de altura e 20 cm de diâmetro, apoiada em um bloco de cimento de aproximadamente 350 kg. As estruturas foram alocadas a 10 m de distância umas das outras, paralelamente a praia, na mesma profundidade.

A influência da redução de luz foi avaliada por Masi *et al.* (Capítulo 2) comparando associações na face superior e inferior de painéis experimentais posicionados horizontalmente a 3,5 m de profundidade. Através de métodos multivariados, foram registradas diferenças significativas entre as associações das faces superior e inferior dos painéis ao longo das respectivas trajetórias sucessionais.

No presente estudo foram utilizadas cinco unidades experimentais para cada nível do tratamento, possibilitando a contagem de 500 pontos em cada tempo (12 tempos) e conseqüentemente, 12.000 pontos no total (Tabela 1).

### *Amostragem das associações incrustantes*

A imersão inicial dos painéis foi realizada no dia 17 de julho de 2009 (T0) e a amostragem da comunidade incrustante foi realizada do dia 17 de agosto de 2009 (T1) a 17 de julho de 2010 (T12), completando 12 meses de imersão. Mergulhadores amostraram as associações incrustantes através de fotografias “*in situ*”, evitando possíveis interferências geradas pela manipulação dos painéis experimentais, além de fornecer um registro permanente dos dados. Para a amostragem foi utilizada uma câmera fotográfica digital de 12 megapixel modelo DC1200 SeaLife no modo macro, projetado para focalizar a distâncias curtas e fixas.

A identificação de cada grupo funcional em cada painel foi realizada através do método de pontos de contato onde uma grade de 100 pontos (10 linhas e 10 colunas) foi projetada por uma borda de formato e dimensões idênticas no software

Coral Point Count with Excel extensions (Kohler & Gill, 2006), possibilitando que os pontos fossem estimados exatamente no mesmo local ao longo dos 12 períodos mensais de imersão.

Baseado em De Messano *et al.* (2009), foram definidos grupos funcionais ou taxonômicos referidos, no presente estudo, como estados mutuamente exclusivos que representam comunidades diferentes e discretas (Tabela 1). A unidade de tempo do modelo foi de 30 dias, contudo um erro de cinco dias é levado em conta devido às condições climáticas que impossibilitavam o acesso ao local de estudo nos exatos 30 dias.

#### *Construção da matriz de transição*

A construção matriz de transição foi realizada de acordo com Giordano (2001). A partir da matriz original de registro dos contatos são criadas matrizes quadradas, onde são inseridos os grupos que vão se sucedendo nos painéis experimentais ao longo do tempo. Estas matrizes mostram as transições das espécies em valor absoluto, tendo nas colunas os estados que foram substituídos (DE) e nas linhas os estados que as substituíram (POR). Utilizando-se os dados absolutos de cada matriz e dividindo-se os valores por um número total de pontos de contado em cada caso, obtemos uma matriz com as probabilidades das diferentes transições entre grupos. As matrizes de probabilidade de transição global foram realizadas a partir da soma das transições absolutas, divididas pelo número total de transições.

#### *Turnover dos grupos*

Para expressar a relação aditiva que se estabelece entre perda e ganho de grupos como componentes de *turnover*, foram somadas duas razões: (1) entre o número de grupos perdidos e o número de grupos presente no tempo inicial e (2) entre o número de grupos ganhos e o número de grupos presentes no tempo subsequente. Foi incluído o grupo vazio por ser um recurso limitante para a comunidade incrustante e possibilitar o levantamento de questões a cerca da dinâmica da ecologia das associações. O sinal negativo deduz que a perda relativa supera o ganho relativo. O cálculo do *turnover* foi baseado em Giordano (2001).

### *Coeficiente de complexidade*

O coeficiente de complexidade foi calculado para cada painel em cada tempo e relaciona o número de transições efetivas com o número total de transições possíveis. No presente estudo foram representadas as médias ( $N = 5$ ) dos tratamentos. O cálculo foi baseado em Giordano (2001).

### *Probabilidade de transição: propriedades dos grupos*

As probabilidades de transição foram avaliadas de acordo com Hill *et al.*, (2004), levado-se em conta quatro propriedades dos organismos na comunidade: a colonização, o distúrbio, a persistência e a substituição. Considera-se que a colonização ocorre quando um grupo ocupa um ponto previamente desocupado. A persistência ocorre quando um ponto ocupado por um grupo no tempo  $t$  permanece ocupado pelo mesmo grupo em  $t+1$ . A substituição ocorre quando um ponto ocupado por um grupo no tempo  $t$  é substituído por outro grupo no tempo  $t+1$ . O distúrbio ocorre quando um ponto ocupado no tempo  $t$  torna-se desocupado em  $t+1$ .

## **Resultados**

Foram identificados 10 grupos funcionais além do espaço Vazio, grupo que fornece informações importantes em estudos sobre a comunidade incrustante. O grupo mais registrado, tendo em vista o número de pontos contados em ambos os tratamentos foi o grupo Filamentosa (Tabela 1).

Tabela 1. Grupos de organismos incrustantes definidos através de uma abordagem taxonômica e/ou funcional. Na tabela são fornecidos os códigos utilizados para a referência ao grupo, o número de pontos registrados para cada grupo e o número total de pontos em cada face dos painéis.

Grupos	Código	Superior	Inferior
Biofilme 1	BI	306	443
Biofilme 2	MI	323	50
Calcárias articuladas	CA	626	0
Calcárias crostosas	CR	18	176
Filamentosas	FI	2182	1968
Macrófita corticada	MC	0	4
Briozoários incrustantes	BC	25	658
Cirrípedes	CI	1036	437
Esponjas	ES	183	204
Hidrozoários	HI	667	1711
Total		6000	6000

Os valores médios do índice de *turnover* ao longo dos 12 meses de imersão indicam uma tendência decrescente em ambas as faces dos painéis, com um ganho de grupos funcionais superior na primeira metade do período de estudo (Figura 3.2). O valores descritivo negativos do índice de *turnover* indicam que no mês 3 a face inferior dos painéis e no mês 11 em ambas as faces a perda relativa de grupos funcionais supera o ganho o ganho relativo. No mês 8, na face superior, é evidenciada a estabilidade onde o ganho e a perda relativa alcançam o equilíbrio.

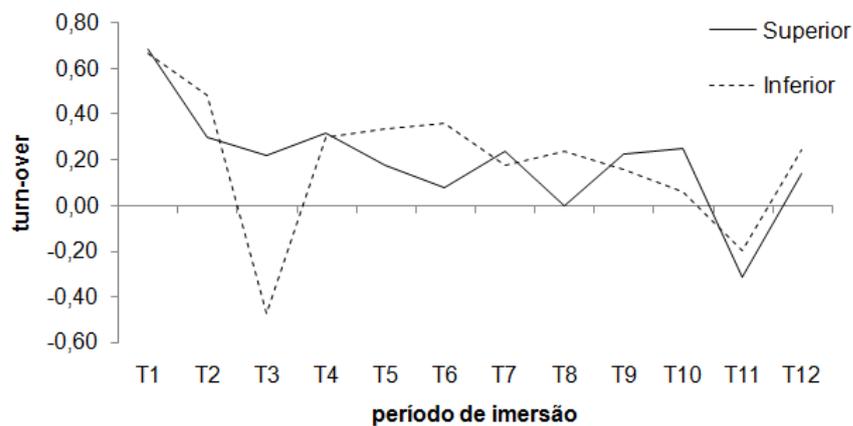


Figura 2. *Turnover* médio nas faces superior e inferior dos painéis experimentais ao longo do período de imersão de 12 meses na praia do Farol em Arraial do Cabo (N = 5 painéis/mês).

A complexidade do conjunto de transições foi mais elevada na face superior dos painéis ao longo de todo o período, a exceção do mês 10, com uma tendência decrescente em ambas as faces a partir desta etapa (Figura 3.3).

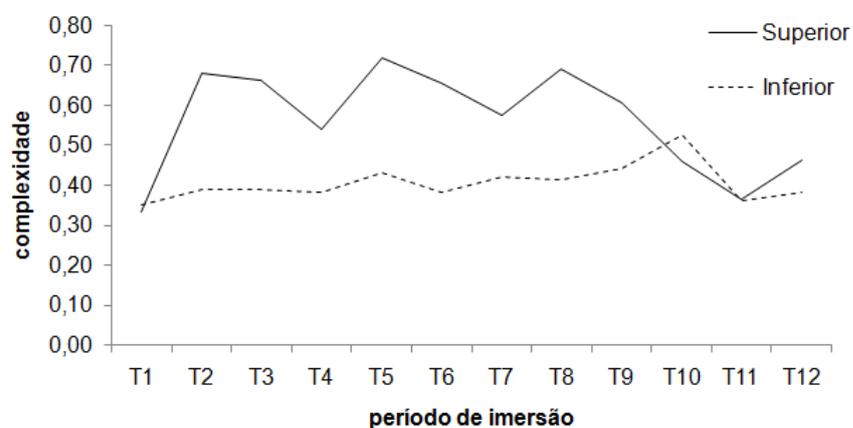


Figura 3. Complexidade média nas faces superior e inferior dos painéis experimentais ao longo do período de imersão de 12 meses na praia do Farol em Arraial do Cabo (N = 5 painéis/mês).

A partir das matrizes globais podem ser verificadas as probabilidades de transição sucessionais. No início da sucessão, o substrato vazio foi ocupado principalmente pelo grupo Biofilme 1 na face inferior (Tabela 2) e Filamentosa na face superior (Tabela 3). A substituição de Biofilme 1 para o grupo Filamentosa

ocorreu com maior valor na face inferior dos painéis (5,7%), enquanto Filamentosa foi substituída principalmente por Hidrozoário (7,4%) (Tabela 2). Já na face superior, Filamentosa foi substituída por Cirrípede (3,9%), seguido de Hidrozoário (2,9%) (Tabela 3).

Tabela 2. Matriz de transição global P estimada fundindo-se 60 matrizes para a associação incrustante na face inferior a 3,5 m de profundidade na praia do Farol (N = 5 unidades amostrais/mês).

	BI	MI	FI	CA	CR	CI	HI	BC	ES	MC	VA
BI	0,0017	0,0000	0,0007	0,0000	0,0000	0,0000	0,0003	0,0000	0,0000	0,0000	0,0720
MI	0,0043	0,0010	0,0032	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0002
FI	0,0568	0,0055	0,1745	0,0000	0,0033	0,0092	0,0388	0,0028	0,0008	0,0003	0,0355
CA	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
CR	0,0002	0,0003	0,0058	0,0000	0,0073	0,0010	0,0102	0,0017	0,0002	0,0000	0,0027
CI	0,0020	0,0002	0,0252	0,0000	0,0005	0,0232	0,0168	0,0017	0,0010	0,0000	0,0023
HI	0,0002	0,0008	0,0740	0,0000	0,0092	0,0287	0,1360	0,0100	0,0137	0,0000	0,0120
BC	0,0002	0,0000	0,0117	0,0000	0,0038	0,0032	0,0222	0,0613	0,0023	0,0000	0,0050
ES	0,0000	0,0000	0,0043	0,0000	0,0025	0,0033	0,0108	0,0013	0,0108	0,0000	0,0008
MC	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0003	0,0000	0,0000	0,0003	0,0000
VA	0,0083	0,0005	0,0258	0,0000	0,0015	0,0020	0,0070	0,0020	0,0007	0,0000	0,0102

Tabela 3.3. Matriz de transição global P estimada fundindo-se 60 matrizes para a associação incrustante na face superior a 3,5 m de profundidade na praia do Farol (N = 5 unidades amostrais/mês).

	BI	MI	FI	CA	CR	CI	HI	BC	ES	VA
BI	0,0048	0,0000	0,0042	0,0000	0,0000	0,0002	0,0000	0,0000	0,0000	0,0418
MI	0,0005	0,0147	0,0243	0,0000	0,0000	0,0047	0,0008	0,0000	0,0000	0,0088
FI	0,0348	0,0000	0,1975	0,0015	0,0000	0,0168	0,0100	0,0002	0,0000	0,0810
CA	0,0000	0,0010	0,0072	0,0473	0,0015	0,0190	0,0153	0,0000	0,0058	0,0072
CR	0,0000	0,0000	0,0000	0,0008	0,0002	0,0008	0,0008	0,0000	0,0000	0,0003
CI	0,0037	0,0060	0,0385	0,0082	0,0000	0,0872	0,0183	0,0003	0,0013	0,0092
HI	0,0002	0,0263	0,0292	0,0067	0,0002	0,0212	0,0375	0,0005	0,0023	0,0090
BC	0,0000	0,0000	0,0000	0,0003	0,0000	0,0005	0,0022	0,0003	0,0002	0,0007
ES	0,0000	0,0003	0,0027	0,0067	0,0007	0,0027	0,0057	0,0002	0,0093	0,0023
VA	0,0070	0,0055	0,0498	0,0037	0,0005	0,0080	0,0070	0,0000	0,0012	0,0230

O grupo Filamentosa apresenta maior probabilidade de colonização na face superior (8,1%) e Biofilme 1 na face inferior do painel (7,2%). Além destes, somente Hidrozoário mostrou uma probabilidade para a colonização do substrato superior a 1% em ambas as faces dos painéis.

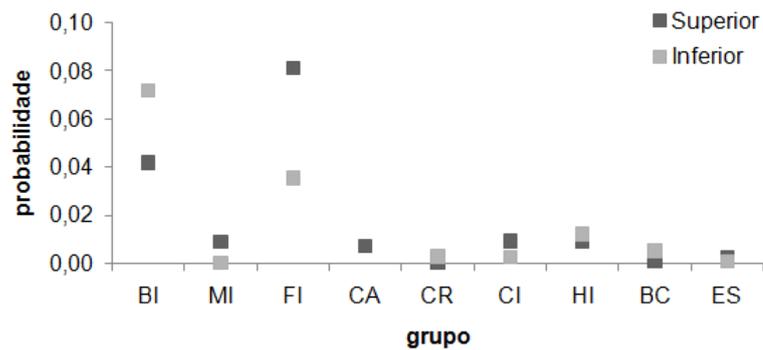


Figura 4. Probabilidades de transições médias DE vazio POR qualquer estado (colonização) nas faces superior e inferior dos painéis experimentais ao longo do tempo na praia do Farol em Arraial do Cabo (N = 5 painéis/mês).

A probabilidade de transição de qualquer estado para o grupo Vazio, que indica distúrbio, foi maior para Filamentosa em ambas as faces, com valores de 5,0 e 2,6%, respectivamente (Figura 5). Nenhum outro grupo mostrou valores acima de 1%. Os grupos Biofilme 2, Calcária articulada e Cirrípede apresentaram maior probabilidade para distúrbio na face superior, e Biofilme e Hidrozoário na face inferior. Somando os valores de probabilidade de transição para cada face do painel é possível verificar que a face superior apresenta aproximadamente duas vezes maior probabilidade de distúrbio (8,3%) em relação à face inferior (4,8%).

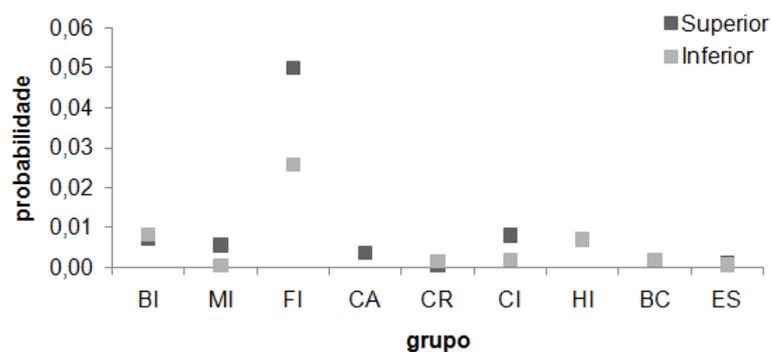


Figura 5. Probabilidades de transições médias DE qualquer estado POR vazio (distúrbio) nas faces superior e inferior dos painéis experimentais ao longo do tempo na praia do Farol em Arraial do Cabo (N = 5 painéis/mês).

A probabilidade de um grupo persistir na associação incrustante diferiu entre faces, principalmente para os grupos Cirrípede, Hidrozoário e Briozoário incrustante (Figura 6). Cirrípede mostrou ser mais persistente na face superior dos painéis (8,7%), enquanto Hidrozoário e Briozoário incrustante foram mais persistente na face inferior, com 13,6% e 6,1%, respectivamente. A persistência do grupo Filamentosa foi a mais elevada em ambas as faces, com 19,8% na superior e 17,5% na inferior. A probabilidade do substrato vazio permanecer como tal foi maior na face superior (2,3%) em relação à inferior (1,1%).

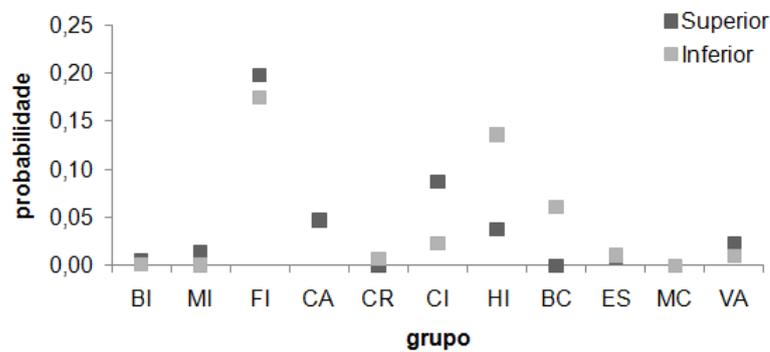


Figura 6. Probabilidades de transições médias DE um estado POR outro estado nas faces superior e inferior dos painéis experimentais ao longo do tempo na praia do Farol em Arraial do Cabo (N = 5 painéis/mês).

A partir da matriz global de probabilidade de transições é possível verificar que a substituição de Biofilme 1 para o grupo Filamentosa ocorreu em ambos os tratamentos apresentando maior valor na face inferior dos painéis (5,7%). Na face superior, Filamentosa foi principalmente substituída por Cirrípede (3,9%), seguido de Hidrozoário (2,9%). Na face inferior, o grupo Filamentosa foi substituído principalmente por Hidrozoário (7,4%).

## Discussão

Duas associações incrustantes foram manipuladas experimentalmente, por meio de painéis, com o propósito de verificar diferenças entre propriedades sucessionais sob condições adversas de intensidade de luz. Em Masi *et al.* (Capítulo 2), utilizando métodos multivariados foram identificadas trajetórias sucessionais divergentes marcadas por um padrão onde macroalgas dominavam em superfícies

sob condições naturais de intensidade de luz enquanto invertebrados dominavam superfícies em condições de redução de intensidade de luz. Através de matrizes de transição no presente estudo foi possível realizar comparações acerca de propriedades sucessionais. Segundo Gotelli (2001), a melhor maneira de distinguir os modelos de sucessão é comparar diretamente a estrutura das próprias matrizes de transição.

O *turnover* negativo ao longo da trajetória sucessional, indica a perda de grupos funcionais. Giordano (2001) especula que agentes perturbadores de algum tipo que não pode ser reconhecido possam ter causado esta queda. No presente estudo é possível sugerir que a perda evidenciada no mês 3 de imersão possa ter sido causada por um número maior de eventos de ressurgência que diminui a temperatura e a concentração de nutrientes. Como a perda, no mês 3, foi identificada somente na face inferior apenas os grupos funcionais deste tratamento não foram aptos a permanecer. Já no mês 11 pode a perda pode ter sido causada pela própria competição que segundo Connell e Slatyer (1977) a perturbação pode ser causada pela competição, devido a permanência de competidores fortes, toda vez que há perturbações físicas ou de predação que os remova.

A complexidade das associações incrustantes apresentou maiores valores oscilando ao longo da trajetória enquanto que na face inferior dos painéis foi menor e quase constante se comparada com a face superior. Segundo Giordano (2001), quando ocorre tal simplificação, pode estar em curso um processo de linearização ou hierarquização dos grupos em termos de habilidade competitiva.

Através das matrizes de transição foi possível constatar há diferenças no processo sucessional entre as associações das duas faces. A colonização apresenta maiores valores para os mesmos grupos funcionais, Biofilme 1 e Filamentosa em ambos os tratamentos. Contudo nota-se que os valores para a probabilidade de transição diferem entre faces. A diferença encontrada foi devido às algas serem negativamente afetadas pela redução de luz (Glasby, 1999). Algas maiores e eretas, como as calcárias articuladas observadas na face superior, apresentam vida longa e crescimento mais lento ao contrário de formas filamentosas e microalgas (Steneck & Dethier, 1994), que por conta da estratégia oportunista são características de

estágios iniciais de sucessão. A redução de algas filamentosas por peixes na face superior do substrato, principalmente *Stephanolepis hispidus* (Actinopterygii, Monacanthidae) (observação pessoal) abrindo espaço no substrato que é novamente colonizado por Filamentosas, reiniciando o processo sucessional.

A face superior apresentou uma maior probabilidade de distúrbio, caracterizando um ambiente mais estressante. A maior probabilidade do grupo Filamentosa estar submetido a distúrbios tanto na face superior quanto na inferior dos painéis decorre da herbivoria exercida por peixes. Em Ceccarelli *et al.* (2011), os herbívoros tiveram um impacto drástico sobre a sucessão, detendo o desenvolvimento da comunidade de algas, que foi dominada por filamentosas palatáveis do gênero *Polysiphonia*.

A probabilidade de persistência diferiu acentuadamente entre faces dos painéis. O aumento da persistência média quer dizer que os organismos que recrutam firmam-se progressivamente melhor na associação, o que não indica longevidade, mas sim a consistência do estabelecimento dos organismos envolvidos (Giordano, 2001). A persistência foi maior para o grupo Filamentosa em ambas as faces Segundo Coma *et al.*, (2000) um dos principais fatores ecológicos que afetam organismos bênticos filtradores é a competição por espaço com algas.

Segundo Hill *et al.* (2004), mudanças nas probabilidades de colonização e de distúrbio têm efeitos muito menores sobre a diversidade que a persistência. Cirrípedes na face superior e Hidrozoário na inferior demonstraram alta persistência em relação aos demais grupos. Cirrípedes são organismos solitários que se fixam ao substrato depois do assentamento e metamorfose. São capazes de alternar entre a alimentação ativa, batendo seus cirros e alimentação passiva, mantendo os cirros estendidos (Geierman, 1982). Desta forma, verificamos a maior probabilidade de persistência na face superior devido à facilitação na acessibilidade aos componentes do plâncton necessários a alimentação, e que está diretamente relacionado à sobrevivência do organismo. Hidróides estão entre os primeiros organismos a se estabelecer na sucessão em substratos artificiais submersos na área de estudo (De Messano *et al.*, 2009). Muitos parâmetros ambientais influenciam a presença de hidróides em ambientes marinhos, destacando-se a luminosidade e a sedimentação

(revisado por Grohmann, 2009). Sugere-se que a maior probabilidade de persistência de hidróides se deve à redução na intensidade luminosa e na sedimentação.

As associações no fim do período de estudo foram caracterizadas como mais estáveis por apresentarem maior abundância de algas calcárias articuladas, com maior persistência na face superior dos painéis, e os briozoários incrustantes na face inferior. Espécies dominantes com ciclo de vida longo e crescimento lento são típicas de final de sucessão e indicam ambientes com alta produtividade e baixo grau de distúrbio (revisado por Figueiredo *et al.*, 2004). O grupo Briozoários também foi importante na comunidade colonizadora, particularmente *Schizoporella errata*. Apesar de não responder bem ao sombreamento (Glasby, 1999), a probabilidade de permanecer na face inferior do substrato foi relativamente alta no presente estudo. A espécie *S. errata* é citada na literatura como um organismo colonial que exibe habilidades competitivas superiores aos outros organismos ocupando não só o espaço disponível como também crescendo sobre os demais organismos (Sutherland & Karlson, 1977; Sutherland, 1978; Xavier *et al.*, 2008). Organismos coloniais podem exercer um crescimento excessivo o que lhes proporciona vantagem na ocupação do espaço se comparado aos organismos solitários.

Após verificar as propriedades das associações exibidas por cada grupo é possível inferir sobre a relação de modelos de sucessão ecológica e a dinâmica da comunidade incrustante em painéis artificiais na Ilha do Farol, da ilha de Cabo Frio, em Arraial do Cabo. A diferença nas probabilidades de transição exibidas através das matrizes sugere preferência na substituição de grupos funcionais. De acordo com o modelo proposto por sucessão de Connell & Slatyer (1977), o estabelecimento de espécies em estágios posteriores da sucessão é facilitado por organismos pioneiros. A preferência na substituição de grupos funcionais indica um processo de facilitação o qual pode ser evidenciado por pesquisa sobre agentes químicos como fatores reguladores seleção de habitat e da colonização pela liberação de sinais químicos produzidos por organismos bênticos (Zimmer e Butman, 2000). O biofilme, formado por matéria orgânica e microorganismos tais como bactérias e diatomáceas segundo Park *et al.* (2011), servem como um substrato

atraente para o assentamento de organismos bentônicos, desempenhando o papel de facilitador. Os processos inibitórios (Connell & Slatyer 1977), por outro lado, também são aceitos se existe uma probabilidade menor da transição de um grupo funcional por outro. Já o mecanismo de tolerância (Connell & Slatyer 1977) será evidente se a probabilidade de transição entre grupos funcionais for igual, o que não visualizamos no presente estudo.

A formação de manchas, representando múltiplos pontos estáveis (Sutherland, 1974), proporciona uma distribuição em um padrão de mosaico, comum em habitats no sublitoral (Menge *et al.*, 2005). Com a mudança da matriz no tempo, não há um simples estado de equilíbrio, embora a associação tenda a convergir em uma distribuição esperada (Caswell, 2001; Gotteli, 2009). Tanner *et al.* (2009) demonstraram a importância da densidade para determinar a dinâmica das comunidades de coral e a colonização do espaço livre é geralmente determinada através da cobertura, dependente da densidade, das espécies colonizadoras: um grande número de transições são dependentes da densidade.

Concluimos que as comparações de propriedades sucessionais através das matrizes de transição globais são informativas. No entanto, ressalta-se que a matriz de transição pode se alterar a cada passo no tempo, em vez de ser constante. Sugere-se assumir para comunidades incrustantes modelos que incluem a densidade dependente devido à importância de interações ecológicas na estrutura da comunidade.

## Referências

- Tanner, J. E., Hughes, T. P., & Connell, J. H. (2009). Community-level density dependence: an example from a shallow coral assemblage. *Ecology*, 90(2), 506–16.
- Brito L. V. R, Széchy M.T. M. & Cassano V. (2002). Levantamento taxonômico das macroalgas da zona das marés de costões rochosos adjacentes ao Terminal Marítimo Almirante Maximiano Fonseca, Baía da Ilha Grande, RJ. *Revista Atlântica*, v. 24, p. 17-26.
- Ceccarelli, D. M., Jones, G. P., & McCook, L. J. (2011). Interactions between herbivorous fish guilds and their influence on algal succession on a coastal coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 399(1): 60–67.
- Clements, F.E. (1916) *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*, Carnegie Institute of Washington Publication 242.
- Coma, R., Ribes, M., Gili, J., & Zabala, M. (2000). Seasonality in coastal benthic ecosystems. *Trends in ecology & evolution*, 15(11): 448–453.
- Connell, J. H., & Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist*, 111(982), 1119.
- Chasilew, S. (1998) Colonização recrutamento e sucessão ecológica de organismos bentônicos sob diferentes densidades de cirrípedes. (1998). M. Sc. Thesis, Univ. Federal Fluminense, RJ, Brazil. 94p.
- De Messano L. V. R., Sathler L., Reznik L. Y. & Coutinho R. (2009). The effect of biofouling on localized corrosion of the stainless steels N08904 and UNS S32760. *International Biodeterioration & Biodegradation* v. 63, n. 5, p. 607-614.
- Figueiredo, M. A. O., Beatriz, M., Barreto, B., & Reis, R. P. (2004). Caracterização das macroalgas nas comunidades marinhas da Área de Proteção Ambiental de Cairuçu, Parati, RJ – subsídios para futuros monitoramentos, *Revista Brasil. Bot.*, V.27, n.1, p.11-17.

- Geierman, Christina. 1982. Barnacle Feeding: Comparing Cirral Anatomy, Feeding Behavior, Reynolds Numbers, and Cirral Fan Leakiness Across Three Size Classes of Three Species of Common Acorn Barnacles.
- Giordano, F. (2001). Colonização de placas de fouling no estuário de Santos (Santos-SP): análise transicional e de sensibilidade complementando a abordagem baseada em recobrimentos específicos e diversidade. 159 f. (Doutorado), Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Gotelli, N. J. (2009). *Ecologia*. Tradução de Ferraz, G.; Micheletti, H. Londrina: Editora Planta.
- Grohmann, P. A. (2009). Hydroids (Cnidaria , Hydrozoa ) of the intertidal zone of Governador and Paquetá Islands, Guanabara Bay, Rio de Janeiro, *Brazil. Iheringia, Sér. Zool.*, Porto Alegre, 99(3): 291-294.
- Hill, M. F., Witman, J. D., & Caswell, H. (2004). Markov chain analysis of succession in a rocky subtidal community. *The American Naturalist*, 164(2), E46-61.
- Kohler, K.; Gill, S. (2006). Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers & geosciences*, v. 32, n. 9, p. 1259-1269.
- Kohler, K.E. and S.M. Gill, 2006. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers and Geosciences*, Vol. 32, No. 9, pp. 1259-1269.
- Mistri, M. (2002). Persistence of benthic communities: a case study from the Valli di Comacchio, a Northern Adriatic lagoonal ecosystem (Italy). *ICES Journal of Marine Science*, 59(2), 314–322.
- Pawlowski, C.; Mccord, C.A (2009). Markov model for assessing ecological stability properties. *Ecological Modelling*, v. 220, n. 2, p. 86-95.

- Platt, W. J., & Connell, J. H. (2003). Natural disturbances and directional replacement of species. *Ecological Monographs*, 73(4), 507–522.
- Prach, K., & Walker, L. R. (2011). Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(3), 119–123.
- Sauer-Machado, K. R. S. (2006). Estudo sucessional das incrustações biológicas em painéis artificiais na Ilha de Porto Belo (Porto Belo, SC), através da análise de matrizes de probabilidade de transição e análise de sensibilidade. 152 f. (Doutorado), Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Sebens, K. (1986). Spatial relationships among encrusting marine organisms in the New England subtidal zone. *Ecological Monographs*, 56(1), 73–96.
- Steneck, R. S., & Dethier, M. N. (1994). A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69: 476-498.
- Sutherland, J. P. (1978). Functional roles of *Schizoporella* and *Styela* in the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecology*, 59(2), 257–264.
- Sutherland, J. P., & Karlson, R. H. (1977). Development and Stability of the Fouling Community at Beaufort, North Carolina. *Ecological Monographs*, 47(4), 425–446.
- Tanner, J. E., Hughes, T. P., & Connell, J. H. (2009). Community-level density dependence: an example from a shallow coral assemblage. *Ecology*, 90(2): 506-16.
- Underwood, A.J., 1999. History and recruitment in structure of intertidal assemblages on rocky shores: an introduction to problems for interpretation of natural change. In: Whitfield, M. (Ed.), *Aquatic Life Cycle Strategies*. Institute of Biology, London, pp. 79–96.
- Valentin, J. (1984). Spatial structure of the zooplankton community in the Cabo Frio region (Brazil) influenced by coastal upwelling. *Hydrobiologia*, v. 113, n. 1, p. 183-199.

Walker, Lawrence; Walker, Joe; Hobbs, Richard J. (Eds.). (2007). *Linking Restoration and Ecological Succession*. Springer Series on Environmental Management, XII, 190 p. 37 illus.

Xavier, E. D. A., Da Gama, B. A. P. D., Porto, T. F., Antunes, B. L., & Pereira, R. C. (2008). Effects of disturbance area on fouling communities from a tropical environment: Guanabara Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, 56(2): 73–84.

Zimmer, R.K., and C.A. Butman. (2000). Chemical signaling processes in the marine environment. *Biological Bulletin*, 198: 168-187

## Discussão geral

O presente estudo de cunho descritivo e experimental colabora para o entendimento dos processos sucessionais acerca das comunidades sublitorâneas, particularmente incrustantes, na região do Cabo Frio. Além de métodos multivariados utilizados comumente para investigar comunidades ecológicas foi fornecido no presente estudo uma abordagem multiexperimental de inferência sobre os processos sucessionais de uma comunidade.

As incrustações biológicas oferecem um sistema proveitoso para estudos ecológicos devido à presença do espaço como recurso limitante facilmente definido, a relativa facilidade no que diz respeito à manipulação experimental e a alta permuta de espécies em um curto espaço de tempo (Bramet *et al.*, 2005). Além disso, o estudo sobre incrustações marinhas também tem um grande significado em termos acadêmicos para o esclarecimento de processos ecológicos voltados a dinâmica da comunidade (Yan *et al.*, 2006).

Tendo em vista o desenvolvimento mensal da comunidade incrustante, podemos evidenciar os grupos funcionais pioneiros, basicamente diatomáceas e algas filamentosas e os tardios como briozoários, esponjas e algas calcárias articuladas na comunidade incrustante local como De Messano *et al.* (2009). Na escala temporal utilizada de 12 meses, organismos como hidrozoários e cirrípedes foram importantes ao longo das diferentes trajetórias sucessionais sob condições variadas de profundidade, luz e predação. A variabilidade entre unidades amostrais é uma característica intrínseca a habitats do sublitoral (Petraitis e Dudgeon, 2004) que pode ser ainda mais pronunciada quando estudados ambientes isolados, ou seja, desprovido de conectividade, como o caso de painéis experimentais de bioincrustação. A hierarquização da dominância de grupos funcionais devido ao estágio sucessional da associação e a competição e predação foram evidenciadas no presente estudo.

Quanto aos efeitos proporcionados por fatores ambientais e processos biológicos foi verificado que qualquer um deles pode atuar como agente modificador da comunidade. As modificações decorrentes podem, sobretudo, atingir os três

componentes sucessionais: o modelo, o estágio ou a trajetória sucessional (Prach e Walker, 2011). A associação pode ser levada à convergência quando há uma homogeneidade de condições ambientais e à divergência quando condições ambientais são heterogêneas, o que ocorreu no presente estudo entre profundidades e diferentes condições de luz. O experimento que avaliou o efeito da predação foi influenciado pelo artefato, mas é possível sugerir que a trajetória sucessional da comunidade foi afetada pela comunidade íctica recifal local. Contudo, estes peixes podem atuar selecionando organismos mais palatáveis (ex. filamentosas), acarretando uma perturbação e conseqüente reinício do processo sucessional através da ocupação do substrato por organismos oportunistas.

As matrizes de transição podem, em longo prazo, fornecer probabilidades gerais interessantes para se avaliar modelos sucessionais (Hill *et al.*, 2004). Contudo, a curto-prazo tais matrizes mudam a cada passo no tempo. No presente estudo foi observado que os elementos da matriz não parecem mudar no espaço, mas sim no tempo. Esta conclusão foi tomada comparando as variações entre unidades amostrais em um mesmo e entre tempos diferentes. No espaço, os valores de probabilidade não mostraram alterações, enquanto que no tempo, além de modificações mais acentuadas, foi evidenciado inclusive a impossibilidade de transição.

O grande desafio para a utilização de modelos matriciais é a coleta de dados no campo, e por isso podemos vislumbrar a importância teórica dos modelos. A utilização desta ferramenta matemática complementou a elucidação dos processos existentes ao longo da trajetória sucessional (Capítulo I) como também a comparação de associações submetidas a condições distintas de luz (Capítulo II). Uma sugestão interessante, fornecida por Gotelli (2009) será modelar a própria mancha através de ferramentas matemáticas diferentes o que inclui modelos de autômato celular e modelos de indivíduos.