



**VARIAÇÃO TEMPORAL DA ABUNDÂNCIA DE *OSMUNDEA*
PINNATIFIDA (HUDSON) STACKHOUSE E O SEU IMPACTO NA
COMUNIDADE ALGAL**

Afonso Costa Lucas Prestes

Dissertação de Mestrado em Biodiversidade e Biotecnologia Vegetal

2013

Afonso Costa Lucas Prestes

**VARIAÇÃO TEMPORAL DA ABUNDÂNCIA DE *OSMUNDEA PINNATIFIDA*
(HUDSON) STACKHOUSE E O SEU IMPACTO NA COMUNIDADE ALGAL**

Dissertação de Candidatura ao grau de Mestre em Biodiversidade e Biotecnologia Vegetal submetida à Universidade dos Açores.

Orientador - Professora Doutora Ana Isabel de Melo Azevedo Neto

Categoria - Professora associada com agregação

Afiliação - Departamento de Biologia, Universidade dos Açores

Co-orientador – Gustavo Oliveira de Menezes Martins

Categoria - Doutorado

Afiliação - Investigador de PosDoc de CIIMAR/CIRN

Como citar este trabalho:

Prestes ACL (2013) *Variação temporal da abundância de Osmundea pinnatifida (Hudson) Stackhouse e o seu impacto na comunidade algal*. Dissertação apresentada à Universidade dos Açores para obtenção do grau de Mestre em Biodiversidade e Biotecnologia Vegetal.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho não teria sido possível sem a contribuição de várias pessoas que ajudaram no trabalho de campo, laboratório e na fase de escrita. A todos o meu profundo agradecimento.

Aos meus orientadores Dra. Ana Isabel Neto e Dr. Gustavo Martins que me ajudaram em tudo o que foi possível, enriquecendo em muito esta tese, sem a vossa ajuda não conseguiria certamente levar a bom termo este trabalho.

À Dolores e Olaia pela ajuda na montagem da experiência no campo.

À Dolores, Olaia, Isadora, Carlos, Andreia e Rita, pela ajuda na difícil tarefa da triagem de algas.

À Rita e Maria pelas opiniões, críticas e correcções na fase de escrita enriquecendo em muito este trabalho.

Aos meus colegas do Grupo de Biologia Marinha pelo bom ambiente, espírito de equipa e ainda pelo facto de me terem libertado de algumas tarefas, tendo assim mais tempo para dedicar-me a este trabalho.

Ao Nuno Álvaro, que apesar de estar um pouco mais ausente devido ao seu Doutoramento, sempre atendeu o telemóvel quando era preciso.

Aos meus colegas do mestrado, em especial ao Bruno Ivo e Eunice. Bruno apesar das nossas “discussões” científicas sempre conseguimos chegar a “bom porto”.

A todos os docentes do MBBV pela vossa sabedoria e disponibilidade ao longo do mestrado sendo da vossa inteira responsabilidade o facto de eu hoje em dia gostar um pouco mais da vertente Vegetal da Biologia.

À minha família, aos meus pais e irmãos pelo apoio que me deram ao longo da minha vida, mesmo estando afastado por este mar imenso, estiveram sempre presentes no meu coração.

E finalmente às três mulheres da minha vida, Ana Rita, Inês e Francisca, obrigado pelo amor que me dão todos os dias. Peço desculpa pelas ausências de Quinta a Sábado do primeiro ano do mestrado, sei que não foi fácil para vocês, principalmente para ti Ana Rita, pois a nossa Kika tinha nascido há apenas 3 meses e toda a ajuda era pouca. Obrigado pelo carinho e amizade, paciência e apoio que sempre demonstraste e ainda pelas palavras de coragem nos momentos menos bons.

A todos, o meu mais profundo e sincero OBRIGADO!

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS	ii
ÍNDICE DE TABELAS	iii
Resumo.....	iv
Abstract	v
1. Introdução.....	1
2. Material e Métodos	6
2.1. Locais de amostragem.....	6
2.2. Desenho experimental	6
2.3. Amostragem de campo	6
2.4. Trabalho laboratorial.....	7
2.5. Tratamento estatístico	7
3. Resultados.....	9
4. Discussão.....	14
5. Bibliografia	17
ANEXO I – Lista de espécies identificadas, divisão RHODOPHYTA.....	24
ANEXO II – Lista de espécies identificadas, divisão HETEROKONTOPHYTA (PHAEOPHYCEAE).....	25
ANEXO III – Lista de espécies identificadas, divisão CHLOROPHYTA	26
ANEXO IV – Lista de espécies identificadas, divisão CYANOPHYTA	27
ANEXO V – Espécies responsáveis pela maior percentagem da variação da comunidade.....	28

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa do arquipélago dos Açores (Álvaro, CIIMAR/CIRN).....	1
Figura 2. Localização dos pontos de amostragem na ilha de São Miguel (Álvaro, CIIMAR/CIRN).....	6
Figura 3. Quadrado de 10x10cm com 100% de cobertura de <i>Osmundea pinnatifida</i> (Prestes, CIIMAR/CIRN).	7
Figura 4. Variação temporal da biomassa média (\pm erro padrão) de <i>O. pinnatifida</i> e da comunidade algal total, incluindo <i>O. pinnatifida</i> , nos dois locais amostrados.....	9
Figura 5. Variação temporal da biomassa média (\pm erro padrão) da comunidade algal sem <i>O. pinnatifida</i> e da comunidade algal total, incluindo <i>O. pinnatifida</i> , nos dois locais amostrados.....	11
Figura 6. PCO com variação temporal na comunidade algal excluindo a biomassa de <i>O. pinnatifida</i> . Eixo PCO1 corresponde a 31,4 % da variação total de biomassa da comunidade.....	12

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. PERMANOVA comparando a variação espacial e temporal na biomassa de <i>O. pinnatifida</i> e da comunidade algal total.	10
Tabela 2. PERMANOVA comparando a variação dos valores da biomassa da comunidade algal sem <i>O. pinnatifida</i>	11
Tabela 3. PERMANOVA comparando a variação temporal e espacial na estrutura da sub-comunidade algal das espécies negativamente correlacionadas com o eixo PCO1. Fez-se “pooling” da interação Local x Tempo ($P > 0.25$) (Underwood 1997).....	12
Tabela 4. Espécies que mais contribuíram para a demarcação do tempo T4 na ausência de <i>O. pinnatifida</i> . Os valores de biomassa médios estão apresentados em miligramas.	13

RESUMO

Nas ilhas dos Açores existe uma dominância de algas do complexo *Laurencia* no musgo intertidal, com predominância para os géneros *Osmundea* e *Laurencia*. São estruturantes das comunidades em que ocorrem, albergando uma variedade de espécies algais epífitas ou epilíticas. Particularmente comum sazonalmente é a espécie *Osmundea pinnatifida* (Hudson) Stackhouse, abundante na transição entre os níveis médio e infralitoral. Pretendeu-se com este estudo verificar o impacto da variação temporal de biomassa da *O. pinnatifida* no valor total da biomassa da comunidade algal em que se insere e avaliar se esta variação temporal é de alguma forma compensada com o aumento da abundância de outras espécies. Escolheram-se dois locais do nível médio do intertidal rochoso de São Miguel onde se marcaram 30 quadrados de 10 x 10cm com 100% de cobertura de *O. pinnatifida*. A amostragem consistiu na raspagem integral de 5 quadrados por local a cada dois meses. No laboratório procedeu-se à identificação espécies presentes e respectiva pesagem. Identificou-se um total de 83 taxa, englobando 50 Rhodophyta, 8 Heterokontophyta (Phaeophyceae), 20 Chlorophyta e 5 Cyanophyta. A análise da variação temporal da biomassa da comunidade algal, revelou que esta reflete, em parte, a variação sazonal da biomassa de *O. pinnatifida*. No entanto, a perda sazonal de biomassa desta espécie foi rapidamente compensada com o aumento da biomassa de outras espécies. Ou seja, a redução sazonal na abundância de *O. pinnatifida* foi acompanhada por alterações significativas da comunidade algal associada, compensando, em pouco tempo, o efeito da perda do principal constituinte do musgo. Esta complementaridade entre espécies resultou numa reduzida variação temporal da biomassa da comunidade. Os taxa que mais contribuíram para compensar a perda de biomassa de *O. pinnatifida* foram as crostas, as algas coralinhas articuladas, *Gymnogongrus griffithsiae* e *Gelidium pusillum*, os quais, no seu conjunto, foram responsáveis por mais de 80% do total de recuperação de biomassa da comunidade algal na ausência de *O. pinnatifida*. O decréscimo verificado nos valores de biomassa de *O. pinnatifida* ao longo do tempo já era de esperar pois trata-se de uma espécie que têm variações sazonais. A recuperação da comunidade por outras espécies registada vai igualmente de acordo com o reportado por diversos autores. A componente florística encontrada não acrescenta adições à flora algal dos Açores. De salientar, no entanto, a presença de vários taxa considerados até ao momento raros na flora algal do arquipélago.

ABSTRACT

In the Azores there is a dominance of *Laurencia* complex in intertidal algal turf, with a predominance of species belonging to the genera *Osmundea* and *Laurencia*. These species are generally associated and support a diverse assemblage of other organisms, including epiphytes or epilithic species. *Osmundea pinnatifida* (Hudson) Stackhouse is seasonally very abundant at the transition between the mid and lower shore levels. The aim of this study was to examine the temporal variation in the biomass of *O. pinnatifida*, how it affects the overall biomass of the algal community, and if the temporal variation in *O. pinnatifida* is somehow compensated by an increasing abundance of other species. Two locations were chosen in the rocky intertidal of São Miguel and 30 quadrats with 10 x 10cm, macroscopically containing 100% coverage of *O. pinnatifida*, were marked. Sampling was done by scraping and chiseling 5 replicate quadrats per site every two months. In the laboratory, samples were sieved, species were identified and weighed. I identified a total of 83 taxa, comprising 50 Rhodophyta, 8 Heterokontophyta (Phaeophyceae), 20 Chlorophyta e 5 Cyanophyta. The analysis of the temporal variation in algal community biomass revealed that it reflects, in part, the seasonal variation of *O. pinnatifida* biomass. However, the seasonal loss of biomass of this species was quickly compensated by an increasing biomass of other species. That is, the seasonal decline in the abundance of *O. pinnatifida* was accompanied by significant changes in the associated algal community which compensated, in a short time, the loss of principal component of algal turf. This complementarity effect among species resulted in a reduced temporal variation in the overall community biomass. The taxa that contributed the most to compensate the loss of biomass of *O. pinnatifida* were crusts, articulated coralline algae, *Gymnogongrus griffithsiae* and *Gelidium pusillum*. Cumulatively, these four taxa were responsible for over 80% of the total biomass recovery of the algal community in the absence of *O. pinnatifida*. The decrease in biomass values of *O. pinnatifida* over time was to be expected because it is a species that has seasonal variations. Community recovery by other species was also in agreement with that reported by several other authors. The floristic component found did not add any species to the algal flora of the Azores. It is noteworthy the presence of multiple taxa identified in this study that are typically rare in algal flora of the islands.

1. INTRODUÇÃO

O arquipélago dos Açores (Fig. 1) encontra-se localizado no Oceano Atlântico (37° a 40°N e 25° a 31°W) e é composto por 9 ilhas e vários ilhéus, ocupando uma área aproximada de 2344 km² demarcando o limite norte da Macaronésia. Fica situado aproximadamente a meio do Nordeste Atlântico, numa zona temperada quente, onde é influenciado por massas de ar tropical, temperado frio e polar. As ilhas estão divididas em três grupos: ocidental (Flores e Corvo), central (Terceira, Graciosa, São Jorge, Pico e Faial) e oriental (Santa Maria e São Miguel), são de origem vulcânica e encontram-se na zona da Crista Médio-Atlântica, que separa a placa Americana, a Ocidente, das placas Euroasiática e Africana a Este (Morton et al. 1998).

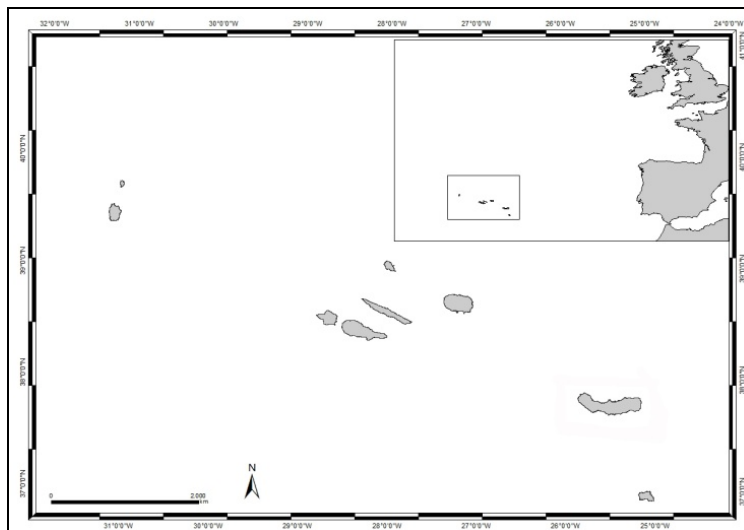


Figura 1. Mapa do arquipélago dos Açores (Álvaro, CIIMAR/CIRN)

As ilhas estão expostas a ventos fortes, são rodeadas por águas profundas e agitadas e apresentam uma linha de costa irregular, incluindo plataformas basálticas baixas e escarpas altas e íngremes. Consequentemente, o declive da zona litoral é maioritariamente acentuado, quer na zona entre-marés (intertidal), quer na zona submersa adjacente (subtidal). O litoral das ilhas dos Açores está sujeito a um hidrodinamismo elevado, mesmo nos períodos estivais, e só algumas baías e portos podem ser considerados zonas abrigadas. As praias de areia são raras e estão ausentes em algumas ilhas, dominando o substrato rochoso, particularmente a escoada lávica. Encontram-se também presentes zonas de blocos e calhau rolado, embora em menor representação (Wallenstein et al. 2009) As marés são do tipo semi-diurno e a sua amplitude raramente excede os 2 m, mesmo nas marés mais vivas (Hidrografico 1981). Consequentemente, as costas açorianas oferecem uma área reduzida para a fixação de organismos bentónicos, e

aqueles que aí se estabelecem têm que estar adaptados a viver nas condições ambientais que condicionam a orla costeira do arquipélago (Neto et al. 2005) e.g. variação do nível de maré, grau de exposição às ondas, natureza e inclinação do substrato, dessecação, predação, herbivoria, competição.

De entre os organismos estruturantes do litoral açoreano destacam-se as macroalgas.

A flora algal marinha dos Açores difere da do Norte da Europa e da América pela ausência dos grandes macrófitos castanhos, apresentando a este nível maiores afinidades com as floras da Madeira e das Canárias. Nos Açores, as fucáceas limitam-se à ocorrência pontual de *Fucus spiralis* Linnaeus no intertidal, por vezes em associação com *Gelidium microdon* Kützing (Neto 2000a, b), mas nunca formando extensas bandas como no Norte da Europa. Paralelamente, apenas se conhece uma espécie de laminária (*Laminaria ochroleuca* Bachelot de la Pylaie) que ocorre exclusivamente no nível subtidal, tendo sido reportada apenas para o Banco das Formigas, a profundidades superiores a 30 m (Tittley et al. 2001).

A comparação biogeográfica entre floras sugere que os Açores representam uma ponte entre o Norte da Europa, o Mediterrâneo e a restante Macaronésia. Algumas espécies de águas frias, como a alga vermelha *Schizymenia dubyi* (Chauvin ex Duby) J.Agardh, encontram nos Açores o limite Sul da sua distribuição, enquanto outras, como a clorófita *Anadyomene stellata* (Wulfen) C.Agardh, têm nos Açores o seu limite Norte de ocorrência. Algumas espécies presentes na flora algal açoriana só são conhecidas noutras ilhas macaronésicas, sendo por isso designadas por endemismos macaronésicos (e.g. *Codium elisabethae* O.C. Schmid). A flora algal alberga ainda alguns elementos exóticos (e.g. *Symphyocladia marchantioides* (Harvey) Falkenberg, possível introdução do Hemisfério Sul, *Asparagopsis armata* (Harvey), espécie originária do Oceano Pacífico, hoje muito abundantes nas costas açorianas (Neto 1997, 2001).

As algas do intertidal rochoso açoriano exibem diversas morfologias, predominando as formas musciformes (algas entrelaçadas formando densos tapetes de espessura variável) e crostosas (algas prostradas em que todo o talo está firmemente aderente ao substrato), mais resistentes e com maior capacidade de suportar os efeitos da dessecação e/ou do hidrodinamismo (Stewart 1989, Neto & Tittley 1995). Os musgos em geral ocupam grandes áreas que inibem o recrutamento de outras espécies (Sousa 1979, Sousa et al. 1981, D'Antonio 1986, Kennelly 1987, Miles & Meslow 1990, Camus 1994, Worm & Chapman 1996) podendo também influenciar os organismos marinhos que se encontram à sua volta. Assim que se estabelecem os musgos vão ocupar os espaços disponíveis devido ao seu crescimento vegetativo (Sousa 1979, Sousa et al. 1981, D'Antonio 1986, Guiry & Womersley 1993).

Desde há mais de oito décadas que se descrevem os padrões de distribuição vertical das macroalgas e restantes organismos no litoral dos Açores (e.g. Schmidt 1931, Larkum 1960, Pryor 1967, Ardré et al. 1973, Castro & Viegas 1987, Hawkins et al. 1990, Neto 1992, Neto & Tittley 1995, Tittley et al. 1998) caracterizado por exibir uma zonação característica, com espécies distintas que habitam diferentes níveis da costa. Podem distinguir-se, basicamente, três grandes zonas.

Superiormente (andar supralitoral) dominam os gastrópodes litorinídeos, ocorrendo como acompanhantes líquenes (e.g. *Lichina confinis* (O.F.Müller) C.Agardh) e cianobactérias (e.g. *Rivularia* (C.Agardh ex Bornet & Flahault)).

A zona intermédia (andar médiolitoral) é a mais extensa e apresenta vários níveis definidos de acordo com os organismos constituintes (Hawkins et al. 1990, Neto 1997, Neto et al. 2006). O médiolitoral superior é dominado por cracas (*Chthamalus* spp.), ocorrendo como acompanhantes algumas algas de ocorrência sazonal (e.g. *Porphyra* spp., *Bangia* spp., *Nemalion helminthoides* (Vellay) Batters) e o líquene *Verrucaria maura* ((Weddell) Wahlenberg). Segue-se o nível intermédio onde dominam povoamentos algais musciformes que, no seu limite superior, podem apresentar uma distribuição em mosaico e ocorrer intercalados com as algas erectas *Fucus spiralis* e *Gelidium microdon*. O musgo algal a este nível é usualmente não calcário, mono ou multiespecífico, muitas vezes dominado pela rodófito *Caulacanthus ustulatus* ((Mertens ex Turner) Kützing). Sazonalmente e a este nível, e sobretudo na época estival, ocorrem várias espécies de *Ulva* (Linnaeus), distribuídas irregularmente sob a forma de frondes ou musgo (musgo verde). O médiolitoral inferior é dominado por musgo algal normalmente multiespecífico e dominado em geral por algas coralinas dos géneros *Corallina* (Linnaeus), e *Jania* (J.V.Lamouroux). Ocorrem muitas espécies acompanhantes nestes musgos, predominando algas filamentosas ou cartilaginosas dos géneros *Centroceras* (Kützing), *Ceramium* (Roth), *Chondracanthus* (Kützing), *Gelidium* (J.V.Lamouroux), *Laurencia* (J.V.Lamouroux), e *Polysiphonia* (Greville). Esta dominância do musgo no litoral açoreano está relacionada com a sobre-exploração dos gastrópodes do género *Patella* (Linnaeus) nos Açores (Martins et al. 2008, Martins et al. 2010).

O intertidal inferior (andar infralitoral superior) é caracterizado pela co-dominância dos povoamentos musciformes com frondes algais. Estas variam na sua composição específica em função da ilha, local e categoria de substrato. Géneros importantes a este nível em situações de escoada lávica e blocos são *Cystoseira* (C.Agardh), *Sargassum* (C.Agardh), *Stypocaulon* (Kützing), *Corallina*, *Laurencia*, *Osmundea* (Stackhouse) e *Pterocladia* (B.Santelices & Hommersand (Neto & Tittley 1995, Tittley et al. 1998, Neto 2000a, Tittley & Neto 2000, Neto 2001). Algumas espécies

de algas castanhas (e.g. *Cystoseira* spp., *Sargassum* spp.) também podem estar presentes, mas nunca formando bandas mono-específicas como se sucede com várias espécies de *Fucus* nas costas Norte-europeias. Em situações de calhau rolado as frondes têm uma distribuição mais reduzida, sendo mais abundantes no Verão.

Um dos grandes desafios da Ecologia é investigar/determinar os padrões de variação das populações no espaço e tempo (Levin 1992, Underwood et al. 2000), sabendo que existem diversas evidências da existência de distintos padrões de distribuição, abundância e diversidade dos organismos a uma escala espacial e temporal (Underwood et al. 2000, Benedetti-Cecchi 2001, Fraschetti et al. 2005, Terlizzi et al. 2007, Valdivia et al. 2011).

A importância da diversidade tem sido abordada através da diversidade funcional, sendo esta, um dos componentes da biodiversidade que influenciam como um ecossistema funciona (Tilman 2001), baseando-se nas características mensuráveis das espécies, podendo ser de carácter morfológico, fisiológico ou comportamental (McGill et al. 2006, Violle et al. 2007, Webb et al. 2010).

A estabilidade da comunidade implica uma resposta dinâmica à perturbação promovendo a sua recuperação (Paine & Trimble 2004) e envolve dois mecanismos principais: a resistência e a resiliência (Lampert & Sommer 1993). A estabilidade relativa dos ecossistemas e das comunidades é determinada pela capacidade de permanecer inalterada após ter sofrido efeitos de alguma perturbação ambiental (resistência) e também pela taxa de recuperação (resiliência) para a condição existente anteriormente à perturbação (Pimm 1991, Peterson 1996, Townsend et al. 2008).

Investigação desenvolvida nos últimos 15 anos, que envolveu análises qualitativas e quantitativas em várias das ilhas dos Açores, revelou a dominância do complexo *Laurencia* no musgo intertidal, com predominância para os géneros *Osmundea* e *Laurencia*. Estes organismos podem ocorrer em estreita associação com algas calcárias e.g. *Corallina*, *Jania* e *Haliptilon* ou formar compactos tapetes mono ou bi-específicos (Wallenstein et al. 2009). Em qualquer das situações são estruturantes e dominantes das comunidades em que ocorrem, albergando uma variedade de espécies algais epífitas ou epifíticas mas que beneficiam da proteção conferida pela fronde do hospedeiro.

Particularmente comum sazonalmente é a espécie *Osmundea pinnatifida* (Hudson) Stackhouse, abundante na transição entre os níveis médio e infralitoral em muitos locais do litoral rochoso das ilhas do arquipélago (Neto 2000a).

Pretende-se com este estudo verificar o impacto da variação temporal de biomassa da *Osmundea pinnatifida* no valor total da biomassa da comunidade algal em que se insere. Pretende-se ainda avaliar que outras espécies vão compensar a variação temporal dos valores de biomassa da espécie em estudo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Locais de amostragem

Escolheram-se dois locais do nível médio do intertidal rochoso de São Miguel (Fig. 2), um junto à Estação de Tratamento de Águas Residuais de Ponta Delgada (ETAR) e outro junto ao Observatório de Vulcanologia na Lagoa (Lagoa). A escolha destes locais deveu-se ao facto de ambos serem de fácil acesso e de apresentarem como substrato rochoso escoada lávica. Ambos têm uma exposição alta/moderada e um declive pouco acentuado.

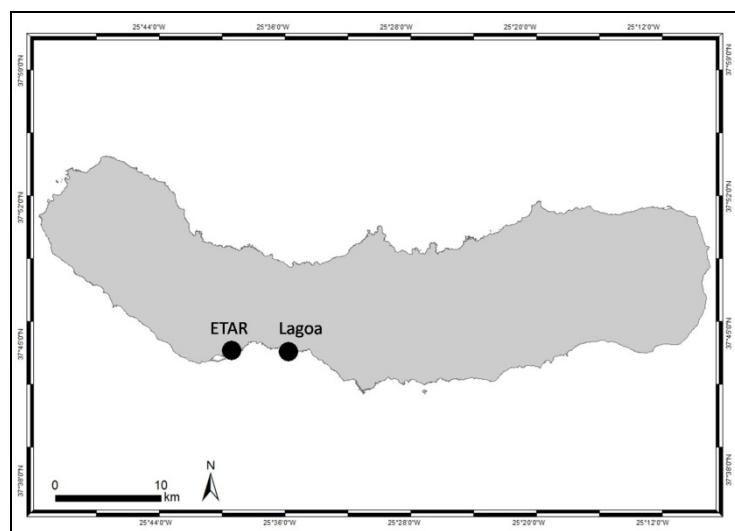


Figura 2. Localização dos pontos de amostragem na ilha de São Miguel (Álvaro, CIIMAR/CIRN).

2.2. Desenho experimental

Pretendendo avaliar-se o efeito na comunidade da variação temporal de biomassa de *Osmundea pinnatifida*, planeou-se uma experiência que visava a remoção integral de material algal de áreas definidas do intertidal rochoso dos locais seleccionados segundo um horizonte temporal de seis meses. O desenho experimental considera dois factores: Tempo (4 níveis, aleatório) e Local (2 níveis, aleatório), ambos ortogonais entre si.

2.3. Amostragem de campo

No início da experiência (março de 2013), foram marcados, em cada local de amostragem, 30 quadrados de 10 x 10cm com 100% de cobertura de *O. pinnatifida* (Fig.3). Para a marcação fizeram-se dois furos com a distância de 10 cm, tendo-se colocado no parafuso da direita uma

etiqueta azul para identificação do quadrado. A amostragem consistiu na raspagem integral de 5 quadrados por local a cada dois meses de amostragem (março, maio, julho e setembro). O material identificado foi acondicionado e transportado para o laboratório.



Figura 3. Quadrado de 10x10cm com 100% de cobertura de *Osmundea pinnatifida* (Prestes, CIIMAR/CIRN).

2.4. Trabalho laboratorial

No laboratório mediu-se a massa húmida total da amostra e a massa escorrida total da amostra usando uma balança de precisão (Precisa 40SM-200A). Para a massa escorrida recorreu-se à utilização de uma centrífuga de cozinha, centrifugando-se cada amostra a uma velocidade constante durante 1 minuto. Após este processo foi feita a separação e identificação das algas com recurso ao microscópio e a guias de identificação (e.g. Dixon & Irvine 1977, Lawson & John 1982, Burrows 1991, Maggs & Hommersand 1993, Irvine 1995, Athanasiadis 1996, Afonso-Carrillo & M. 1999, Brodie et al. 2007). A identificação foi feita até ao nível taxonómico mais baixo possível. Após a identificação das algas, cada amostra foi etiquetada e separada em copos de alumínio, sendo depois colocados a secar numa estufa (Binder 115A) a 60 °C durante 48 horas. Após este período, foi novamente medida a massa das amostras de forma a obter-se assim a massa seca das espécies constituintes de cada amostra.

2.5. Tratamento estatístico

Os dados foram organizados em folhas de Excel para posteriormente se fazer tratamento estatístico usando o software PRIMER 6 & PERMANOVA (Clarke & Warwick 2001). De uma forma

geral, para a análise dos dados foi usado a PERMANOVA (Anderson 2001) com dois factores: Tempo (4 níveis, aleatório) e Local (2 níveis, aleatório), ambos ortogonais entre si. Embora o presente estudo foque a variação temporal, este fator foi considerado aleatório pois a hipótese definida foi apenas de que existe variação temporal na estrutura da comunidade algal. Não existe, no entanto, qualquer expectativa em relação à direcionalidade da variação temporal na comunidade (e.g. sazonalidade).

Para a análise da variação temporal na biomassa (em gramas de massa seca) de *O. pinnatifida*, bem como, da biomassa da comunidade (todas as espécies), a análise PERMANOVA foi feita com base numa matriz de similaridade de distâncias Euclidianas. Antes da análise, a heterogeneidade de variâncias foi testada com o PERMDISP. Num dos casos (biomassa de *O. pinnatifida*), observou-se heterogeneidade de variâncias sendo que a mesma persistiu mesmo recorrendo à transformação dos dados. Neste caso, a análise foi feita usando os dados não transformados, mas usando um valor de significância mais restritivo ($\alpha = 0.01$) (Underwood 1997). Para analisar a variação temporal na estrutura da comunidade algal (sem *O. pinnatifida*) a análise PERMANOVA foi feita com base numa matriz de similaridade Bray-Curtis. De modo a reduzir a massa relativa das espécies mais abundantes da análise, aplicou-se uma transformação dos dados (raiz quadrada). Todas as análises foram corridas com 999 permutações.

De modo a examinar em mais detalhe o efeito da variação temporal na biomassa de *O. pinnatifida* na restante comunidade algal, realizou-se um PCO (Principal Coordinates Ordination) (Gower 2005). A partir deste, extraíram-se as correlações das várias espécies algais com o eixo PCO1 (responsável pela maior percentagem da variação da comunidade). Isto permitiu perceber como é que as restantes espécies algais variaram e se compensaram (ou não) a variação temporal na biomassa de *O. pinnatifida*.

3. RESULTADOS

Identificou-se um total de 83 taxa, englobando 50 Rhodophyta, 8 Heterokontophyta (Phaeophyceae), 20 Chlorophyta e 5 Cyanophyta (Anexos I, II, III e IV respectivamente). No início da experiência, a biomassa de *Osmundea pinnatifida* era em média de 3 g, correspondendo a 77,5% da biomassa algal total da comunidade.

A variação da biomassa da *O. pinnatifida* na ETAR (Fig. 4) manteve-se constante nos primeiros 2 tempos apresentando depois um decréscimo acentuado e significativo ($P < 0.05$ Tabela 1) nos tempos T3 e T4. Para a Lagoa os valores de biomassa para a *O. pinnatifida* mantiveram-se constantes, sem grandes variações nos 3 primeiros tempos. Contudo, no tempo T4, houve um decréscimo significativo ($P < 0.05$ Tabela 1) na biomassa, registrando-se valores idênticos aos da ETAR.

A comunidade algal global (com *O. pinnatifida*) na ETAR (Fig. 4), acompanhou a variação de biomassa da *O. pinnatifida* nos 3 primeiros tempos. No entanto, contrariamente à variação de biomassa da *O. pinnatifida*, teve um aumento significativo no tempo T4 ($P < 0.05$ Tabela 1) recuperando a perda de biomassa do tempo T3 e igualando estatisticamente os valores dos tempos T1 e T2, sugerindo uma recuperação da comunidade algal na ausência de *O. pinnatifida*.

Na Lagoa, ocorreu a um aumento dos valores da biomassa da comunidade algal total e de *O. pinnatifida* até ao tempo T3 e um decréscimo para o tempo T4 (Fig. 4). A variação, contudo não foi significativa ($P > 0.05$ Tabela 1) ao contrário do que aconteceu com a *O. pinnatifida* ($P < 0.05$ Tabela 1).

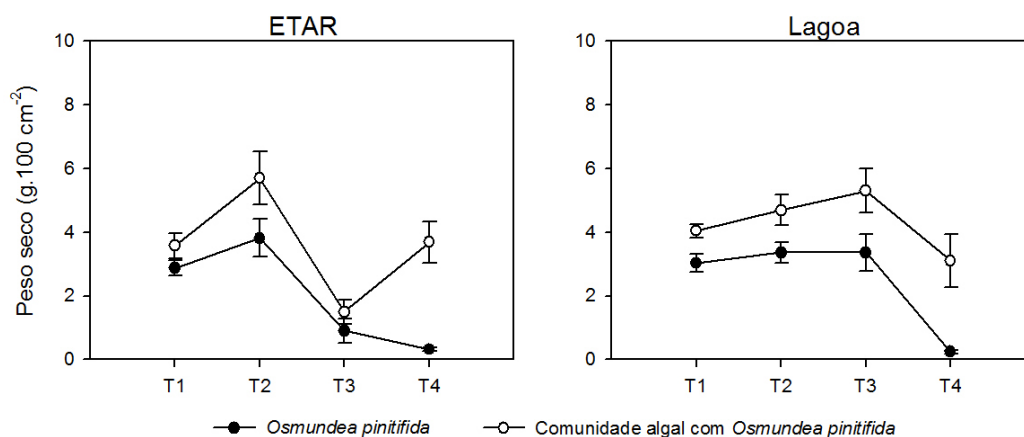


Figura 4. Variação temporal da biomassa média (\pm erro padrão) de *O. pinnatifida* e da comunidade algal total, incluindo *O. pinnatifida*, nos dois locais amostrados.

Tabela 1. PERMANOVA comparando a variação espacial e temporal na biomassa de *O. pinnatifida* e da comunidade algal total.

Fonte	df	<i>O.pinnatifida</i>			Comunidade total		
		MS	F	P	MS	F	P
Local	1	2,7	0,623	0,562	4294,4	1,3209	0,324
Tempo	3	20,6	4,750	0,157	10234,0	3,1479	0,077
LocalxTempo	3	4,3	6,522	0,003	3251,1	1,8218	0,012
Res	32	0,7			1784,6		

Teste Pair-Wise							
ETAR	Tempos	t	U. perms	P(MC)	t	U. perms	P(MC)
	1, 2	1,001	126	0,411	1,482	126	0,190
	1, 3	1,492	126	0,078	4,456	126	0,004
	1, 4	2,252	126	0,004	10,678	91	0,001
	2, 3	1,491	126	0,08	4,161	126	0,005
	2, 4	1,947	126	0,013	5,891	91	0,001
	3, 4	3,151	126	0,002	1,531	91	0,174

Lagoa	Tempos	t	U. perms	P(MC)	t	U. perms	P(MC)
	1, 2	1,582	126	0,070	0,791	126	0,456
	1, 3	2,063	126	0,022	0,510	126	0,627
	1, 4	2,744	126	0,001	10,019	126	0,001
	2, 3	1,247	126	0,206	0,002	126	0,999
	2, 4	2,256	125	0,007	9,847	126	0,001
	3, 4	2,250	126	0,007	5,335	125	0,001

A análise da estrutura da comunidade, excluindo a contribuição do seu principal constituinte (*O. pinnatifida*) (Fig. 5), revelou para a ETAR uma variação idêntica para as duas comunidades (total e sem *O. pinnatifida*) aumentando do tempo T1 para o T2 e posteriormente diminuindo para o tempo T3. No entanto estas variações não tiveram expressão significativa (comunidade total $P < 0.05$ Tabela1; comunidade total sem *O. pinnatifida* $P < 0,01$ Tabela2). Ao contrário, a variação para o tempo T4 teve um aumento significativo (comunidade total $P < 0.05$ Tabela 1; comunidade total sem *O. pinnatifida* $P < 0.01$ Tabela 2).

Para a Lagoa a variação da biomassa de ambas as comunidades (total e sem *O. pinnatifida*, Fig. 5) teve um comportamento idêntico, aumentando do tempo T1 até ao tempo T3. No entanto, no tempo T4 as duas comunidades tiveram variações opostas, tendo a biomassa da comunidade algal total decrescido significativamente ($P < 0.05$ Tabela 1), embora a biomassa da comunidade algal sem *O. pinnatifida* tenha registado um aumentando significativo ($P < 0.01$ Tabela 2). Estes resultados sugerem que a estrutura da comunidade se alterou neste tempo em ambos os locais como resposta à redução na biomassa de *O. pinnatifida* (o seu principal constituinte no início da experiência).

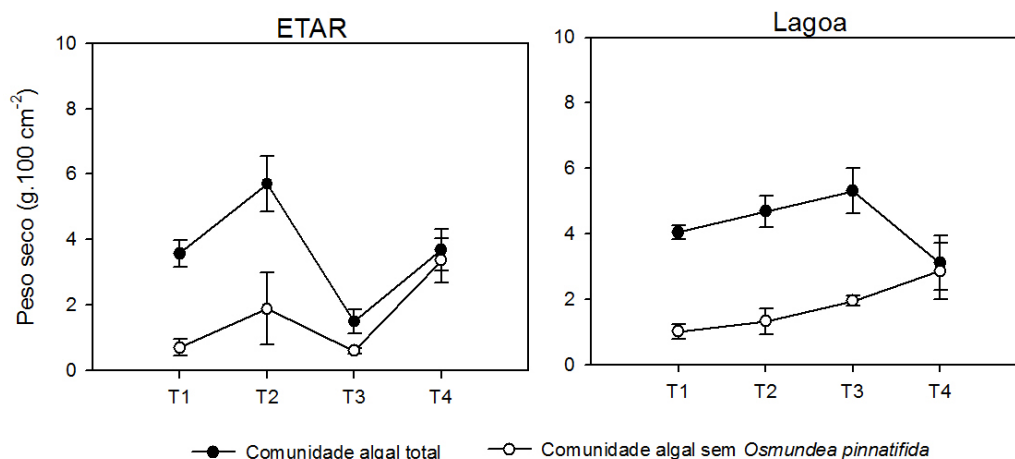


Figura 5. Variação temporal da biomassa média (\pm erro padrão) da comunidade algal sem *O. pinnatifida* e da comunidade algal total, incluindo *O. pinnatifida*, nos dois locais amostrados.

Tabela 2. PERMANOVA comparando a variação dos valores da biomassa da comunidade algal sem *O. pinnatifida*.

Comunidade algal sem <i>O.pinnatifida</i>				
Fonte	df	MS	F	P
Local	1	4294,4	1,321	0,324
Tempo	3	10234,0	3,148	0,077
LocalxTempo	3	3251,1	1,822	0,012
Res	32	1784,6		

Teste Pair-Wise				
Local	Tempos	t	U. perms	P(MC)
ETAR	1, 2	1,001	126	0,411
	1, 3	1,492	126	0,078
	1, 4	2,252	126	0,004
	2, 3	1,491	126	0,080
	2, 4	1,947	126	0,013
	3, 4	3,151	126	0,002
	Lagoa	1, 2	1,582	126
1, 3		2,063	126	0,022
1, 4		2,744	126	0,001
2, 3		1,247	126	0,206
2, 4		2,256	125	0,007
3, 4		2,250	126	0,007

Relativamente ao efeito da variação temporal na biomassa de *O. pinnatifida* na restante comunidade algal, o gráfico da análise de componentes principais (PCO, Fig. 6) revela uma demarcação do tempo T4 (assinalado com a elipse) relativamente aos restantes, na ETAR e na Lagoa, sendo o eixo PCO1 responsável por 31,4% da variação temporal da comunidade.

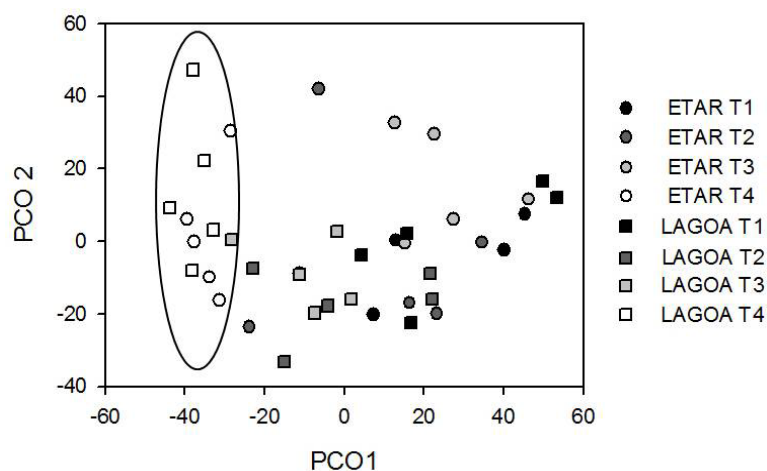


Figura 6. PCO com variação temporal na comunidade algal excluindo a biomassa de *O. pinnatifida*. Eixo PCO1 corresponde a 31,4 % da variação total de biomassa da comunidade.

A análise PERMANOVA considerando unicamente as espécies seleccionadas pela análise PCO como responsáveis pela recuperação da biomassa da comunidade algal na ausência de *O. pinnatifida* (espécies negativamente correlacionadas com o eixo PCO1), revelou uma variação significativa para o fator tempo ($P < 0.05$ Tabela 3). O teste *Pair-Wise* realizado para identificar a(s) combinação(ões) responsáveis pelas diferenças encontradas para o fator tempo indicou que apenas para o tempo T4 a variação de biomassa é significativa ($P < 0.05$ Tabela 3). Estes resultados suportam assim a separação da comunidade no tempo T4 como é observado na figura 6.

Tabela 3. PERMANOVA comparando a variação temporal e espacial na estrutura da sub-comunidade algal das espécies negativamente correlacionadas com o eixo PCO1. Fez-se “pooling” da interação Local x Tempo ($P > 0.25$) (Underwood 1997)

Fonte	df	MS	F	P
Local	1	0,229	0,124	0,729
Tempo	3	13,112	7,110	0,002
Res	35	1,844		

Teste Pair-Wise				
Tempos	t	P(perm)	U.perms	P(MC)
1, 2	1,501	0,140	999	0,151
1, 3	2,071	0,051	995	0,073
1, 4	4,744	0,001	997	0,001
2, 3	0,608	0,715	999	0,557
2, 4	2,129	0,035	996	0,046
3, 4	3,568	0,001	997	0,003

Na tabela 4, encontram-se os taxa que mais contribuiram para as diferenças encontradas na estrutura da comunidade algal (sem *O. pinnatifida*) entre os primeiros três tempos e o tempo T4

(Tabela 4). Constatou-se que estes foram as crostas calcáreas com 41,68%, as coralinas articuladas com 28,47% (que incluem espécies como a *Coralina elongata*, *Jania* sp.), *Gymnogongrus griffithsiae* com 7,65% e ainda *Gelidium pusillum* com 5,96% (ver a lista total das espécies no Anexo V), sendo estes os taxa responsáveis pela compensação da perda de biomassa de *O. pinnatifida*. No seu conjunto, estes quatro taxa foram responsáveis por mais de 80% do total de recuperação de biomassa da comunidade algal na ausência de *O. pinnatifida*.

Tabela 4. Espécies que mais contribuíram para a demarcação do tempo T4 na ausência de *O. pinnatifida*. Os valores de biomassa médios estão apresentados em miligramas.

<u>Espécies</u>	<u>T1 aT3</u>	<u>T4</u>	<u>% Contribuição</u>
Crosta calcarea	571,62	1303,48	41,86
Calcareas articuladas	0,00	886,58	28,47
<i>Gymnogongrus griffithsiae</i>	75,95	238,12	7,65
<i>Gelidium pusillum</i>	64,26	185,74	5,96

4. DISCUSSÃO

É de conhecimento geral que na natureza ocorrem mudanças na composição e abundância de organismos a várias escalas espaciais e temporais (Connell & Sousa 1983, Andrew & Mapstone 1987, Barry & Dayton 1991, Dayton 1992, Horne & Schneider 1995). O decréscimo verificado nos valores de biomassa da *O. pinnatifida* ao longo do tempo já era de esperar, pois trata-se de uma espécie que tem variações de abundância sazonais, sendo mais exuberante na Primavera e decrescendo à medida que aumenta a temperatura e o número de horas de luz, tal como foi reportado por Prathep (2001). Em particular, esta autora encontrou uma correlação entre os valores de biomassa, densidade e comprimentos das frondes de *O. pinnatifida*, e que variavam sazonalmente aumentando durante o Outono, Inverno e Primavera e decrescendo a partir do início do Verão. Da análise de diversos factores abióticos que poderiam influenciar o tamanho e densidade das frondes de *O. pinnatifida*, Prathep (2001) concluiu que apenas o fotoperíodo estava correlacionado com o tamanho e densidade das frondes. De resto, este comportamento em geral está reportado na literatura para muitas espécies algais. De fato, tanto a diversidade, como a distribuição e abundância das comunidades algais são influenciadas por factores físicos e biológicos (Lewis 1964, Krishnamurthy 1967, Lobban & Harrison 1994, Nybakken 2001), sendo que a abundância de várias algas tende a aumentar, havendo a formação de tapetes densos durante o Outono/Inverno, decrescendo para a Primavera e desaparecendo mesmo no Verão por despigmentação e morte (Prathep et al. 2003). O branqueamento de organismos (bleaching), que está bem estudado para recifes de coral (e.g. Glynn 1993, 1996, Brown 1997) e que é influenciado por diversos factores, como as altas temperaturas, dessecação e irradiação, é segundo Dixon (1970) e Kain & Norton (1990) também comum nas algas vermelhas, em particular em algas do complexo *Laurencia*, nomeadamente *O. pinnatifida* (Prathep 2001).

A recuperação da comunidade por outras espécies registada no presente estudo vai igualmente de acordo ao reportado na literatura. As espécies algais variam entre locais e em abundância ao longo do tempo, originando nesse processo comunidades muito variáveis em estrutura e composição (Dayton 1971, Lubchenco 1980, Jernakoff 1985, Foster 1990) sendo que estas variações são mais evidentes a pequena escala (Benedetti-Cecchi 2001). O desaparecimento de espécies está normalmente associado ao aparecimento de outras, mais resistentes ou de natureza efémera ou ainda adaptadas aos níveis elevados de luz e temperatura (Lüning 1990, Cheshire et al. 1996).

Stachowicz *et al.* (2008) investigaram os efeitos da riqueza de espécies de macroalgas do médiolitoral no funcionamento do ecossistema (estimado como a acumulação de biomassa) tanto

em ambiente artificial (mesocosmos) como em ambiente natural, utilizando o mesmo conjunto de espécies. Estes autores, investigaram ainda, no meio natural, o efeito da riqueza algal a curto prazo (2 a 4 meses) e a longo prazo (2 anos), para identificar possíveis discrepâncias de resultados oriundos do tempo experimental. Observaram efeitos positivos da riqueza de espécies (efeitos de complementaridade) no ambiente natural. Esse efeito foi mais forte nas experiências de longa duração, evidenciando a importância de se considerar o tempo experimental na dinâmica populacional das espécies. Estes autores defendem que somente experiências de longa duração teriam a vantagem de englobar as variações ambientais, considerando então as oscilações populacionais e as interações interespecíficas ocorrentes no ambiente, além do recrutamento de novas espécies. Num ecossistema com elevada diversidade de espécies, é de esperar estarem presentes espécies de diferentes níveis de produtividade devido à dessincronização das respostas funcionais face a flutuações ambientais, de tal modo que a baixa produtividade de algumas espécies não afetam a produtividade do ecossistema (Yachi & Loreau 1999).

Uma comunidade composta por diversas espécies é teoricamente mais estável do que comunidades monoespecíficas. De fato, Griffin & Silliman (2010) demonstraram que a diversidade de predadores permite a estabilidade sazonal nas taxas de predação. Igualmente, Martins et al. (2012) concluíram que comunidades com maior riqueza conferem um factor de maior proteção contra o impacto da pesca na diversidade funcional das comunidades, num trabalho em que compararam uma pesca dirigida às espécies com interesse comercial a uma pesca dirigida a espécies aleatórias.

Os efeitos de alterações nas espécies dominantes no funcionamento dos ecossistemas (e.g. biomassa) podem ocorrer ao longo do tempo, permitindo a complementaridade temporal entre espécies (Lanari & Coutinho 2010).

Davies *et al.* (2011) demonstrou que existe uma correspondência direta e proporcional entre a biomassa algal e a produtividade primária bem como o consumo de nutriente. Assim neste estudo o fato da biomassa total algal ter-se mantido relativamente constante no tempo, independentemente das alterações na sua composição específica, sugere que não existem consequências ao nível do funcionamento do ecossistema. Assim, a combinação de espécies com diferentes características de vida (e.g. com picos de abundância em diferentes alturas do ano), garante o funcionamento relativamente estável do ecossistema ao longo do tempo.

A componente florística reportada no presente estudo não acrescenta adições à flora algal dos Açores. Inicialmente pensou-se que o efeito protetor da fronde de *O. pinnatifida* pudesse privilegiar o desenvolvimento de algumas algas frágeis de morfologia filamentosa, mas isso acabou por não se verificar. De notar, contudo, o registo consecutivo de *taxa* como

Cladophoropsis membranacea (Hofman Bang ex C.Agardh) Børgesen 1905 (Chlorophyta), *Boergeseniella fruticulosa* (Wulfen) Kylin, *Ctenosiphonia hypnoides* (Welwitsch ex J.Agardh) Falkenberg 1897, *Dipterosiphonia rigens* (Shousboe ex C.Agardh) Falkenberg 1901, *Lophosiphonia cristata* Falkenberg 1901, *Lophosiphonia reptabunda* (Suhr) Kylin 1956 e *Sphondylothamnion multifidum* (Hudson) Nägeli 1862 (Rhodophyta), considerados até ao momento raros na flora algal do arquipélago (Neto, com pess.).

Outro aspeto a salientar é o elevado número de espécies registado (83) comparativamente à flora algal do arquipélago, considerando a dimensão da amostragem realizada (quadrado de 10 x 10 cm unicamente na transição médio/infralitoral), o que indica que o habitat em estudo suporta comunidades muito diversas.

5. BIBLIOGRAFIA

- Afonso-Carrillo JMS (1999) Algas, hongos y fanerógamas marinas de las islas canarias. Clave analítica. Materiales didácticos Universitarios, Servicio de Publicaciones de la Universidad de La Laguna, Tenerife
- Anderson M (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32–46
- Andrew NL, Mapstone BD (1987) Sampling and the description of spatial pattern in marine ecology. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review* 25:39-90
- Ardré F, Boudouresque C-F, Cabioch J (1973) Note préliminaire sur la mission “Biaçores” du N.O. Jean Charcot (Algologie). *Bulletin de la Société Phycologique de France* 18:30-32
- Athanasiadis A (1996) Morphology and classification of the Ceramioideae (Rhodophyta) based on phylogenetic principles. *Opera Botanica* 127:1-221
- Barry JP, Dayton PK (1991) Physical heterogeneity, and the organization of marine communities. In: Kolasa J, Pickett STA (eds) *Ecological heterogeneity*. Springer Verlag, Berlin, p 269-320
- Benedetti-Cecchi L (2001) Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. *Marine Ecology Progress Series* 215:79-92
- Brodie J, Maggs CA, John DM (2007) *The green seaweeds of Britain and Ireland*. British Phycological Society, London
- Brown BE (1997) Coral bleaching: Causes and consequences. *Coral Reefs* 16:129-138
- Burrows EM (1991) *Seaweeds of the British Isles: Volume 2, Chlorophyta*. British Museum (Natural History). The Dorset Press, Dorchester, England
- Camus PA (1994) Recruitment of the intertidal kelp *Lessonia nigrescens* Bory in northern Chile: Successional constraints and opportunities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 184:171-181
- Castro ML, Viegas MC (1987) Contribuição para o estudo da zona intertidal (substrato rochoso) da ilha de São Miguel - Açores. Fácies de *Corallina elongata* Ellis & Solander. Resultados preliminares. *Cuadernos Marisqueros* 11:59-69

-
- Cheshire AC, Westphalen G, Weden A, Scriven LJ, Rowland BC (1996) Photosynthesis and respiration of Phaeophyceae-dominated macroalgal communities in summer and winter. *Aquatic Botany* 55:159-170
- Clarke KR, Warwick RM (2001) Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. PRIMER-E, Plymouth
- Connell JH, Sousa WP (1983) On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *The American Naturalist* 121:789-824
- D'Antonio CM (1986) Role of sand in the dominance of hard substrata by the intertidal alga *Rhodomela larix*. *Marine Ecology Progress Series* 27:263-275
- Davies TW, Jenkins SR, Kingham R, Kenworthy J, Hawkins SJ, Hiddink JG (2011) Dominance, biomass and extinction resistance determine the consequences of biodiversity loss for multiple coastal ecosystem processes. *PLoS ONE* 6:e28362
- Dayton PK (1971) Competition, disturbance and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 41:351-389
- Dayton PK (1992) Community landscape: Scale and stability in hard bottom marine communities. In: In Giller P, Hildrew A, Raffaelli DG (eds) *Aquatic ecology: Scale, pattern and process*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p 289-332
- Dixon PS (1970) The Rhodophyta: Some aspects of their biology ii. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Reviews* 8:307-325
- Dixon PS, Irvine LM (1977) *Seaweeds of the British Isles: Volume 1: Rhodophyta. Part 1 introduction, Nemaliades, Gigartinales*. British Museum (Natural History). Staples Printers Limited, England
- Foster MS (1990) Organization of macroalgal assemblages in the northeast Pacific: the assumption of homogeneity and the illusion of generality. *Hydrobiologia* 192:21-34
- Fraschetti S, Terlizzi A, Benedetti-Cecchi L (2005) Patterns of distribution of marine assemblages from rocky shores: evidence of relevant scales of variation. *Marine Ecology Progress Series* 296:13-29
- Glynn PW (1993) Coral reef bleaching: Ecological perspectives. *Coral Reefs* 12:1-17

-
- Glynn PW (1996) Coral reef bleaching: Facts, hypotheses and implications. *Global Change Biology* 2:495-509
- Gower JC (2005) Principal coordinates analysis. In: *Encyclopedia of biostatistics*. John Wiley & Sons, Ltd
- Griffin JN, Silliman BR (2010) Predator diversity stabilizes and strengthens trophic control of a keystone grazer. *Biology Letters* 7:79-82
- Guiry MD, Womersley HBS (1993) *Capreolia implexa* gen. Et sp. Nov. (Gelidiales, Rhodophyta) in Australia and New Zealand; an intertidal mat-forming alga with an unusual life history. *Phycologia* 32:266-277
- Hawkins SJ, Bumay LP, Neto AI, Tristão da Cunha R, Frias Martins AM (1990) A description of the zonation patterns of molluscs and other important biota on the south coast of São Miguel, Azores. *Açoreana*:21-38
- Hidrografico I (1981) *Roteiro do Arquipélago dos Açores*. Instituto Hidrográfico Lisboa
- Horne JK, Schneider DC (1995) Spatial variance in ecology. *Oikos* 7:18-26
- Irvine LM (1995) *Seaweeds of the British Isles: Volume 1, Rhodophyta. Part 2a Cryptonemiales (sensu stricto), Palmariales, Rhodymeniales*. The Natural History Museum. HMSO, London
- Jernakoff P (1985) Temporal and small-scale spatial variability of algal abundance in an intertidal rocky shore. *Botanica Marina* 28:145–154
- Kain J, Norton T (1990) Marine ecology. In: Cole K, Sheath R (eds) *The biology of red algae*. Cambridge University Press, Cambridge, p 377-422
- Kennelly SJ (1987) Inhibition of kelp recruitment by turfing algae and consequences for an Australian kelp community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 112:49-60
- Krishnamurthy V (1967) Seaweed drift on the Indian coast. *Proceedings of the Symposium "Indian Ocean"*; *Bull National Institute of Sciences of India* 38:657–666
- Lampert W, Sommer U (1993) *Limnoökologie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart
- Lanari MO, Coutinho R (2010) Biodiversidade e funcionamento de ecossistemas: Síntese de um paradigma e sua expansão em ambientes marinhos. *Oecologia Australis* 14:959-988
- Larkum AW (1960) *Botany (algae), Azores expedition 1959. Final report*. The Exploration Board, Imperial College of Science and Technology London

-
- Lawson GW, John DM (1982) The marine algae and coastal environment of tropical west Africa. Department of Botany. University of Ghana, Ghana
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943-1967
- Lewis JR (1964) The ecology of rocky shores. English University Press, London
- Lobban CS, Harrison PJ (1994) Seaweed ecology and physiology. Cambridge University Press, London
- Lubchenco J (1980) Algal zonation in the New England rocky intertidal community: An experimental analysis. *Ecology* 61:333-344
- Lünning K (1990) Seaweeds: Their environment, biogeography and ecophysiology. John Wiley & Sons, Inc., New York
- Maggs CA, Hommersand MH (1993) Seaweeds of the British Isles: Volume 1, Rhodophyta, part 3a Ceramiales. The Natural History Museum, London
- Martins G, Arenas F, Neto AI, Jenkins S (2012) Effects of fishing and regional species pool on the functional diversity of fish communities. *PLoS ONE* 7:e44297
- Martins G, Thompson R, Hawkins S, Neto AI, Jenkins SR (2008) Rocky intertidal community structure in oceanic islands: Scales of spatial variability. *Marine Ecology Progress Series* 356:15-24
- Martins GM, Thompson RC, Neto AI, Hawkins SJ, Jenkins SR (2010) Exploitation of intertidal grazers as a driver of community divergence. *Journal of Applied Ecology* 47:1282-1289
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *TRENDS in Ecology and Evolution* 21:178-185
- Miles AK, Meslow EC (1990) Effects of experimental overgrowth on survival and change in the turf assemblage of a giant kelp forest. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 135:229-242
- Morton B, Britton JC, Frias Martins AM (1998) *Ecologia costeira dos Açores*. Sociedade Afonso Chaves, São Miguel, Açores, Portugal
- Neto AI (1992) Contributions to the taxonomy and ecology of the azorean benthic marine algae. *Biological Journal of the Linnean Society* 46:163-173
- Neto AI (1997) Studies on algal communities of São Miguel, Azores. Tese de Doutoramento, Universidade dos Açores

-
- Neto AI (2000a) Ecology and dynamics of two intertidal algal communities on the littoral of the island of São Miguel (Azores). *Hydrobiologia* 432:135-147
- Neto AI (2000b) Observations on the biology and ecology of selected macroalgae from the littoral of São Miguel (Azores). *Botanica Marina* 43:483-498
- Neto AI (2001) Macralgal species diversity and biomass of subtidal communities of São Miguel (Azores). *Helgoland Marine Research* 55:101-111
- Neto AI, Pombo J, Silva TP, Terra MR, Álvaro NV, Wallenstein FFMM, Amaral A, Maciel R (2006) Intertidal biogeomorphological characterization of São Miguel and Santa Maria islands, Azores. In: XIV Simposio Ibérico de Estudios de Biología Marina, Barcelona:87
- Neto AI, Tittley I (1995) Structure and zonation of algal turf communities on the Azores: A numerical approach. *Boletim do Museu Municipal do Funchal Sup.4*:487-504
- Neto AI, Tittley I, Raposeiro P (2005) Flora marinha do litoral dos Açores. Secretaria Regional do Ambiente e do Mar, Horta
- Nybakken JW (2001) *Marine Biology*. Oxford Press, New York
- Paine RT, Trimble AC (2004) Abrupt community change on a rocky shore – biological mechanisms contributing to the potential formation of an alternative state. *Ecology Letters* 7:441-445
- Peterson CG (1996) Response of benthic algal communities to natural physical disturbance. In: Stevenson RJ, Bothwell ML, Lowe RL (eds) *Algal ecology*. Academic Press, San Diego, p 375-402
- Pimm SL (1991) *The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species and communities*. University of Chicago Press, Chicago
- Prathep A (2001) Population ecology of a turf forming red alga, *Osmundea pinnatifida* from the Isle of Man, British Isles. PhD, University of Liverpool
- Prathep A, Marrs R, Norton T (2003) Spatial and temporal variations in sediment accumulation in an algal turf and their impact on associated fauna. *Marine Biology* 142:381-390
- Pryor J (1967) Intertidal marine algae of São Jorge. Chelsea College Azores Expedition (July-October 1965), London:17-30.
- Schmidt OC (1931) Die marine vegetation der Azoren in ihren grundzügen dargestellt. *Bibliotheca Botanica* 24:1-116

-
- Sousa W, Schroeter S, Gaines S (1981) Latitudinal variation in intertidal algal community structure: The influence of grazing and vegetative propagation. *Oecologia* 48:297-307
- Sousa WP (1979) Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs* 49:227-254
- Stachowicz JJ, Best RJ, Bracken MES, Graham MH (2008) Complementarity in marine biodiversity manipulations: Reconciling divergent evidence from field and mesocosm experiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:18842-18847
- Stewart JG (1989) Establishment, persistence and dominance of *Corallina* (Rhodophyta) in algal turf. *Journal of Phycology* 25:436-446
- Terlizzi A, Anderson MJ, Fraschetti S, Benedetti-Cecchi L (2007) Scales of spatial variation in mediterranean subtidal sessile assemblages at different depths. *Marine Ecology Progress Series* 332:25-39
- Tilman D (2001) Functional diversity. In: Levin SA (ed) *Encyclopedia of biodiversity*. Academic Press, San Diego, California, USA, p 109-120
- Tittley I, Neto AI (2000) A provisional classification of algal-characterised rocky shore biotopes in the Azores. *Hydrobiologia* 440:19-25
- Tittley I, Neto AI, Farnham F (1998) Marine algae of the island of Flores, Azores: Ecology and floristics. *Boletim do Museu Municipal do Funchal Sup.* 5:463-479
- Tittley I, Neto AI, Farnham WF, Parente MI (2001) Additions to the marine algal (seaweed) flora of the Azores. *Botanica Marina* 44:215-221
- Townsend CR, Begon M, Harper JL (2008) *Essentials of ecology*. Blackwell Publishing, Oxford, United Kingdom
- Underwood AJ (1997) *Experiments in ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press
- Underwood AJ, Chapman MG, Connell SD (2000) Observations in ecology: You can't make progress on processes without understanding the patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250:97-115
- Valdivia N, Scrosati RA, Molis M, Knox AS (2011) Variation in community structure across vertical intertidal stress gradients: How does it compare with horizontal variation at different scales? *PLoS ONE* 6:e24062

-
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882-892
- Wallenstein FM, Terra MR, Pombo J, Neto AI (2009) Macroalgal turfs in the Azores. *Marine Ecology* 30:113-117
- Webb CT, Hoeting JA, Ames GM, Pyne MI, LeRoy Poff N (2010) A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology Letters* 13:267-283
- Worm B, Chapman ARO (1996) Interference competition among two intertidal seaweeds: *Chondrus crispus* strongly affects survival of *Fucus evanescens* recruits. *Marine Ecology Progress Series* 145:297-301
- Yachi S, Loreau M (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96:1463-1468

ANEXO I – LISTA DE ESPÉCIES IDENTIFICADAS, DIVISÃO RHODOPHYTA

RHODOPHYTA

Asparagopsis armata Harvey 1855
Aglaothamnion sp. Feldmann-Mazoye 1941
Ahnfeltiopsis sp. P.C.Silva & DeCew 1992
Anotrichium Nägeli 1862
Anotrichium tenue (C.Agardh) Nägeli 1862
Antithamnion Nägeli 1847
Boergeseniella fruticulosa (Wulfen) Kylin 1956
Bonnemaisonia C.Agardh, 1822
Bonnemaisonia hamifera Hariot 1891
Callithamnion Lyngbye 1819
Caulacanthus sp. Kützing 1843
Caulacanthus ustulatus (Mertens ex Turner) Kützing 1843
Centroceras clavulatum (C.Agardh) Montagne 1846
Centroceras Kützing, 1841
Ceramium atrorubescens Kylin 1938
Ceramium circinatum (Kützing) J.Agardh 1851
Ceramium diaphanum (Lightfoot) Roth 1806
Ceramium flaccidum (Harvey ex Kützing) Ardissonne 18
Ceramium rubrum C.Agardh 1811
Ceramium tenerrimum (G.Martens) Okamura 1921
Chondracanthus acicularis (Roth) Fredericq 1993
Chondria dasyphylla (Woodward) C.Agardh 1817
Chondria sp. C.Agardh 1817
Corallina sp. Linnaeus 1758
Corallina elongata J.Ellis & Solander 1786
Crosta calcária
Ctenosiphonia hypnoides (Welwitsch ex J.Agardh) Falkenberg 1897
Ctenosiphonia sp. Falkenberg in Engler & Prantl, 1897
Dipterosiphonia rigens (Shousboe ex C.Agardh) Falkenberg 1901
Gastroclonium reflexum (Chauvin) Kützing 1849
Gelidium microdon Kützing 1849
Gelidium pusillum (Stackhouse) Le Jolis 1863
Gelidium spinosum (S.G.Gmelin) P.C.Silva 1996
Gymnogongrus griffithsiae (Turner) Martius 1833
Gymnogongrus sp. Martius 1833
Hypoglossum hypoglossoides (Stackhouse) F.S.Collins & Hervey 1917
Jania sp. J.V.Lamouroux 1812
Laurencia sp. J.V.Lamouroux 1813
Lophosiphonia cristata Falkenberg 1901
Lophosiphonia reptabunda (Suhr) Kylin 1956
Osmundea pinnatifida (Hudson) Stackhouse 1809
Plocamium cartilagineum (Linnaeus) P.S.Dixon 1967
Polysiphonia sertularioides (Grateloup) J.Agardh 1863
Polysiphonia denudata (Dillwyn) Greville ex Harvey 1833
Polysiphonia sp. Greville 1823
Porphyra sp. C.Agardh 1824
Pterocладиella capillacea (S.G.Gmelin) Santelices & Hommersand 1997
Sphondylothamnion multifidum (Hudson) Nägeli 1862
Spyridia sp. Harvey in W.J.Hooker 1833
Symphyocladia marchantioides (Harvey) Falkenberg 1897

Total de taxa identificado 50

**ANEXO II – LISTA DE ESPÉCIES IDENTIFICADAS, DIVISÃO HETEROKONTOPHYTA
(PHAEOPHYCEAE)**

HETEROKONTOPHYTA (PHAEOPHYCEAE)

Colpomenia sinuosa (Mertens ex Roth) Derbès & Solier 1851

Dictyota sp. J.V.Lamouroux 1809

Fucus spiralis Linnaeus 1753

Halopteris sp. Kützing 1843

Halopteris filicina (Grateloup) Kützing 1843

Halopteris scoparia (Linnaeus) Sauvageau 1904

Sphacelaria sp. Lyngbye in Hornemann 1818

Stypocaulon sp. Kützing 1843

Total de taxa identificado 8

ANEXO III – LISTA DE ESPÉCIES IDENTIFICADAS, DIVISÃO CHLOROPHYTA

CHLOROPHYTA

Bryopsis cupressina J.V.Lamouroux 1809
Bryopsis hypnoides J.V.Lamouroux
Cladophora albida (Nees) Kützing 1843
Chaetomorpha antennina (Bory de Saint-Vincent) Kützing
Cladophora coelothrix Kützing 1843
Cladophora conferta P.L.Crouan & H.M.Crouan in Schramm & Mazé 1865
Cladophora sp. Kützing, 1843
Cladophoropsis membranacea (Hofman Bang ex C.Agardh) Børgesen 1905
Chaetomorpha linum (O.F.Müller) Kützing
Chaetomorpha mediterranea (Kützing) Kützing
Cladophora membranacea (Hofman Bang ex C.Agardh) Kützing 1843
Codium sp. Stackhouse 1797
Chaetomorpha pachynema (Montagne) Kützing 1847
Cladophora prolifera (Roth) Kützing 1843
Cladophora sericea (Hudson) Kützing 1843
Ulva compressa Linnaeus 1753
Ulva multiramosa Taskin 2012
Ulva muscoides Clemente 1807
Ulva prolifera O.F.Müller 1778
Ulva rigida C.Agardh 1823

Total de taxa identificado 20

ANEXO IV – LISTA DE ESPÉCIES IDENTIFICADAS, DIVISÃO CYANOPHYTA

CYANOPHYTA

Calothrix crustacea Schousboe ex Thuret 1876

Lyngbya sp. C.Agardh ex Gomont 1892

Oscillatoria sp. Vaucher ex Gomont 1892

Oscillatoria submembranacea Ardissonne & Strafforello ex Gomont 1892

Schizothrix Kützing ex Gomont 1892

Total de taxa identificado 5

ANEXO V – ESPÉCIES RESPONSÁVEIS PELA MAIOR PERCENTAGEM DA VARIAÇÃO DA COMUNIDADE

Taxa	T1 a T3	T4	% Contribuição
Crosta calcarea	571,62	1303,48	41,86
Calcareas articuladas	0,00	886,58	28,47
<i>Gymnogongrus griffithsiae</i>	75,95	238,12	7,65
<i>Gelidium pusillum</i>	64,26	185,74	5,96
<i>Cladophora prolifera</i>	35,66	116,74	3,75
<i>Fucus spiralis</i>	42,95	98,06	3,15
<i>Chondracanthus acicularis</i>	2,28	87,98	2,83
<i>Ulva rigida</i>	76,95	79,68	2,56
<i>Cladophoropsis membranacea</i>	26,46	73,23	2,35
<i>Cladophora coelothrix</i>	0,00	14,82	0,48
<i>Centroceras clavulatum</i>	0,00	10,63	0,34
<i>Oscillatoria submembranacea</i>	0,34	6,45	0,21
<i>Gelidium spinosum</i>	14,04	6,21	0,20
<i>Chaetomorpha aerea</i>	0,19	3,48	0,11
<i>Ctenosiphonia hypnoides</i>	0,00	1,18	0,04
<i>Cladophora sericea</i>	0,00	0,41	0,01
<i>Cladophoropsis membranacea</i>	0,00	0,40	0,01
<i>Schizothrix</i> sp.	0,97	0,40	0,01
<i>Ceramium circinatum</i>	0,00	0,04	0,00*
<i>Ulva multiramosa</i>	0,00	0,03	0,00*
<i>Colpomenia sinuosa</i>	0,00	0,03	0,00*
<i>Calothrix crustacea</i>	0,00	0,03	0,00*
<i>Polysiphonia sertularioides</i>	0,03	0,03	0,00*
<i>Cladophora conferta</i>	0,00	0,02	0,00*
<i>Dipterosiphonia rigens</i>	0,99	0,02	0,00*
<i>Ulva compressa</i>	0,00	0,02	0,00*
<i>Ctenosiphonia</i> sp.	0,00	0,01	0,00*
<i>Spyridia</i> sp.	0,00	0,01	0,00*
<i>Chaetomorpha mediterranea</i>	0,00	0,01	0,00*
<i>Chaetomorpha antennina</i>	6,27	0,01	0,00*
<i>Sphacelaria</i> sp.	0,00	0,01	0,00*
<i>Ceramium diaphanum</i>	0,49	0,01	0,00*

*** - Percentagem < 0,01**
