

# Impacte da alga invasora *Asparagopsis armata* nas comunidades litorais dos Açores

Tese de Doutoramento

Afonso Costa Lucas Prestes

Doutoramento em  
**Biologia**



Ponta Delgada

2021



# Impacte da alga invasora *Asparagopsis armata* nas comunidades litorais dos Açores

Tese de Doutoramento

Afonso Costa Lucas Prestes

## **Orientadores**

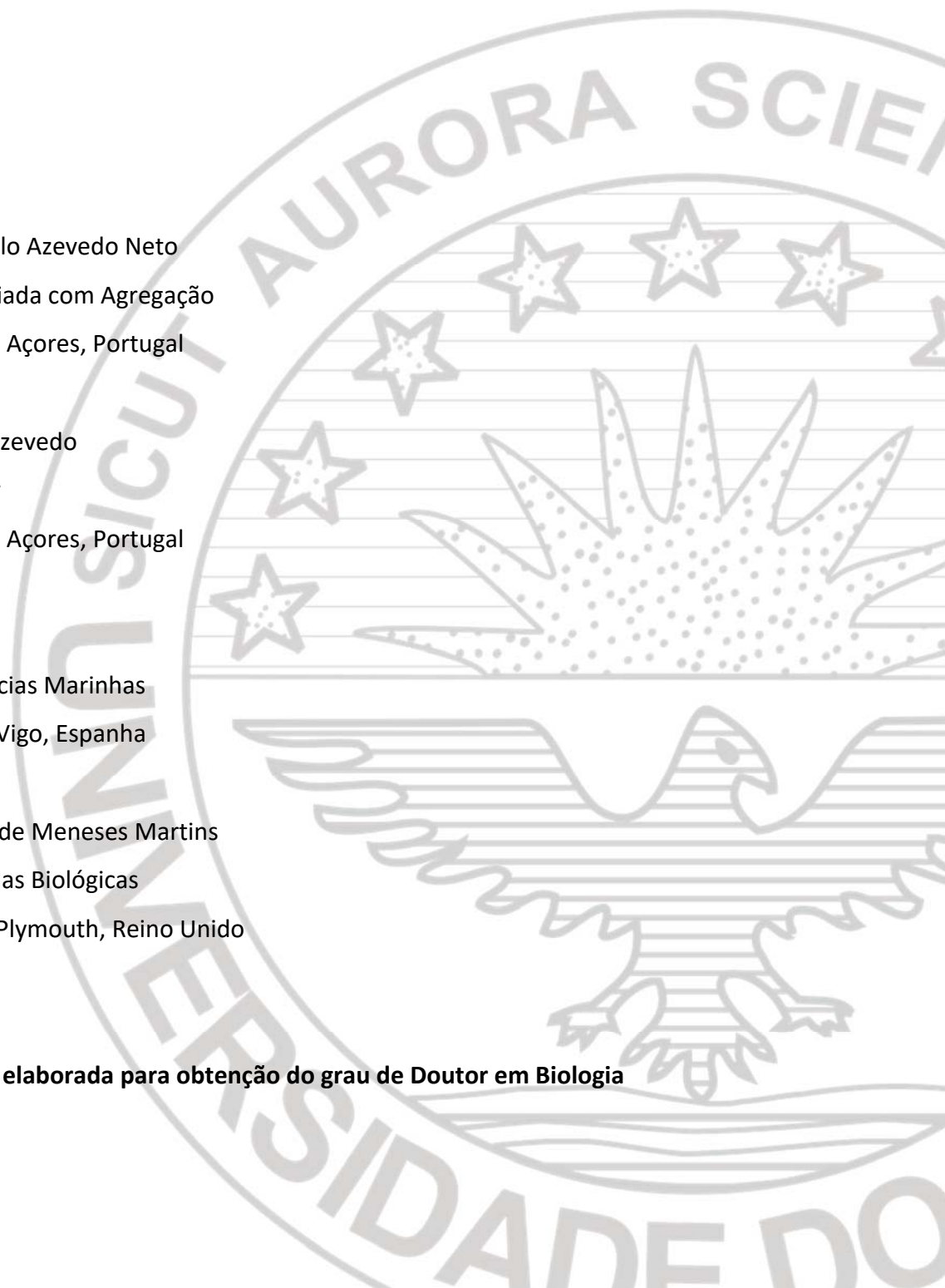
Ana Isabel de Melo Azevedo Neto  
Professora Associada com Agregação  
Universidade dos Açores, Portugal

José Manuel N. Azevedo  
Professor auxiliar  
Universidade dos Açores, Portugal

Eva Cacabelos  
Doutora em Ciências Marinhas  
Universidade de Vigo, Espanha

Gustavo Oliveira de Meneses Martins  
Doutor em Ciências Biológicas  
Universidade de Plymouth, Reino Unido

**Tese elaborada para obtenção do grau de Doutor em Biologia**









## INSTITUIÇÕES E SUPORTE FINANCEIRO

### Financiado por:

Bolsa de Doutoramento do FRCT  
(M3.1.2/F/024/2011)



### Desenvolvido em

Departamento de Biologia  
Faculdade de Ciências e Tecnologia  
Universidade dos Açores, Portugal



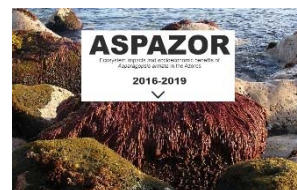
### Com o apoio de:

cE3c/GBA – Centro de Ecologia, Evolução e Alterações Ambientais/ Grupo de Biodiversidade dos Açores; Fundos Nacionais da FCT, no âmbito dos projetos UID/BIA/00329/2015-2020.



grupo da biodiversidade  dos açores  
<http://www.gba.uac.pt>

Project: ASPAZOR – “Ecosystem impacts and socioeconomic benefits of *Asparagopsis armata* in the Azores”, DRCT. ACORES-01 - 0145-FEDER-000060 (2016-2020).





## DECLARAÇÃO DE AUTORIA

Afonso Costa Lucas Prestes declara, para os devidos efeitos, que a presente tese e o trabalho nela apresentado foram desenvolvidos no âmbito do Ciclo de Estudos de Doutoramento em Biologia (3CBIO) da Universidade dos Açores.

Os dados e os resultados do Capítulo 3 foram parcialmente divulgados numa apresentação oral no 54<sup>th</sup> *European Marine Symposium*:

**Prestes ACL**, Moreu I, Cacabelos E, Martins GM, Faria J & Neto AI, 2019. Long-term changes in the structure of macroalgal communities in the Azores. *54<sup>th</sup> European Marine Biology Symposium*, Abstract Book p. 147, Dublin, Irlanda, 25 a 29 agosto.

Uma parte dos dados e os resultados do Capítulo 4 contribuíram para a publicação:

Cacabelos E, Martins GM, Faria J, **Prestes ACL**, Costa T, Moreu I & Neto AI, 2020. Limited effects of marine protected areas on the distribution of invasive species, despite positive effects on diversity in shallow-water marine communities. *Biological Invasions*, 22 (3): 1169-1179, <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02171->

A restante Informação ainda não foi objeto de divulgação ou publicação.

Ponta Delgada, 29 de julho 2021

Afonso Costa Lucas Prestes

**Como citar este trabalho:**

Prestes, ACL 2021. Impacte da alga invasora *Asparagopsis armata* nas comunidades litorais dos Açores. Tese de doutoramento. Faculdade de Ciências e Tecnologia, Departamento de Biologia, Universidade dos Açores. xxiii+160 pp.+Anexos.

## AGRADECIMENTOS

O meu doutoramento não seria possível sem o apoio e ajuda de diversas pessoas às quais gostaria de endereçar e expressar o meu profundo agradecimento.

Em primeiro lugar, aos meus orientadores, Dra. Ana Neto, Dr. José Azevedo, Dra. Eva Cacabelos e Dr. Gustavo Martins. Obrigado por terem aceite orientar-me. Obrigado por toda a ajuda e partilha de conhecimento científico que me deram e que foi fundamental para a conclusão desta minha etapa académica.

Dra. Ana Neto, desde a nossa primeira conversa em 2015, onde ficou decidido que eu iria avançar para um doutoramento, demonstrou sempre um apoio incondicional a esta minha decisão, mesmo sabendo que eu tinha pouca experiência em taxonomia de algas. As suas palavras sempre foram de encorajamento, mesmo quando no decorrer dos trabalhos surgiram inúmeros imprevistos, que me obrigaram a fazer alterações profundas nas tarefas a realizar. Nunca ficou uma alga por identificar, nem que para isso tivéssemos de fazer horas extraordinárias, após longos dias de aulas, reuniões e outros afazeres que tinha. Sem a sua ajuda não seria possível a conclusão deste doutoramento.

Dr. José Azevedo, obrigado pela ajuda na conclusão deste trabalho e por ter aceite ser orientador, mesmo na sua reta final. É com orgulho que concluo esta etapa, com a pessoa que me acolheu em 2001 como voluntário no grupo de Biologia Marinha e com que comecei a dar os primeiros passos na investigação.

Dra. Eva Cacabelos, obrigado pelas inúmeras horas passadas debaixo de água a realizar raspagens para recolher amostras, pelas longas horas passadas no laboratório a triar e identificar algas. Agradeço também a ajuda nas análises estatísticas e todas as correções feitas ao longo do processo de escrita da tese. Obrigado, amiga Eva, pelas palavras de encorajamento e força dadas ao longo dos anos em que trabalhamos juntos, aprendi muito com a pequena espanhola, que é uma grande mulher.

Dr. Gustavo Martins, obrigado pelo ensinamento e ajuda nas diversas análises estatísticas necessárias para a obtenção dos resultados da tese. Obrigado pela exigência no rigor científico das diferentes tarefas executadas, pois só assim se pode fazer ciência. Obrigado amigo Gus. Apesar de termos entrado juntos na Universidade dos Açores em 1998, só 10 anos mais tarde é que começamos a trabalhar na mesma equipa. Creio que desenvolvemos uma boa amizade, sabendo sempre separar o que é do foro profissional e pessoal, apesar de por vezes ser difícil quando se é orientador de mestrado e doutoramento, mas é por isso que te considero como uma das pessoas mais justas e corretas que conheço.

Este doutoramento não seria possível sem a ajuda de diversas pessoas nos trabalhos de campo, de laboratório e da escrita da tese. Obrigado a Aina del Alcázar, Ana Filipa Vieira,

Artur Gil, Beatriz Lorente, Daniel Noguera, Enrique Casas, Ignácio Moreu, Inês Neto, Jessica Uchôa, João Faria, Marc Fernández, Marcel Montanyès, Miguel Batista, Nuno Álvaro, Pablo Gonzáles, Raul Neto, Rita Patarra, Tarso Costa e Victor Monterde. Todos contribuíram de forma direta ou indireta para o resultado deste meu trabalho.

Um obrigado especial ao Nuno Álvaro, Rita Patarra e João Faria. Nuno, apesar de no início deste trabalho teres ido para a ilha Terceira, foi contigo que aprendi verdadeiramente a mergulhar, e a realizar todo o tipo de trabalho científico subaquático. Sem essa aprendizagem não teria feito este trabalho. Rita, obrigado pela amizade iniciada em 2008 com o projeto Camag e que dura até hoje. Foram inúmeras as horas de trabalho em campanhas, acompanhados de bons e divertidos momentos. João, obrigado pelo apoio e conselhos, principalmente neste último ano de doutoramento. Podemos atualmente na equipa ser poucos, mas somos bons.

A todos os colegas e docentes do 3CBIO, sem o vosso apoio e ensinamento não seria possível evoluir a nível científico, o meu muito obrigado.

Para a minha família, pelo seu apoio e amor incondicional. Aos meus pais e irmãos. Apesar de ter atravessado parte do oceano Atlântico em 1997, sempre me apoiaram quando foi preciso. Sem vós não estaria aqui, hoje, a escrever estas palavras. À minha família dos Açores, Dona Ana e seus filhos, Cónego Gil e Dona Leonor, à minha querida sogra, Maria Bettencourt, obrigado pelo vosso apoio e pelo carinho com me acolheram na vossa família.

Às três mulheres com que partilho a minha vida, Ana Rita, Inês e Francisca (Kika), sem vocês nada disto faria sentido, desculpem as horas passadas fora de casa, o cansaço, a falta de atenção. Mas vocês sempre me compreenderam e apoiaram. Inês, finalmente acabei de escrever o estudo das minhas algas. Kika, agora o pai vai conseguir fazer mais vezes panquecas. Ana Rita, serão sempre poucas as minhas palavras de agradecimento. Obrigado meu amor. Sem a tua ajuda e paciência jamais entraria na “loucura” de fazer um doutoramento, mas conseguimos, finalmente.

Vou finalizar os meus agradecimentos da forma que não queria nem esperava. Não há palavras que eu possa escrever que descrevam o desafio emocionante que foi aprender e trabalhar contigo Ana Neto. A alegria e o entusiasmo de atingir novas metas científicas, a sensação de dever cumprido quando terminavam os diversos projetos em que trabalhamos juntos, e principalmente por me teres ensinado a gostar de trabalhar com algas. Foi a melhor professora que tive. A melhor e mais completa investigadora que conheci e com que trabalhei. Foram cerca de 15 anos a trabalhar em conjunto, horas infinitas na gestão de tantos projetos. mas havia sempre tempo para uma gargalhada nossa. Obrigado Ana. Sem o teu incentivo e paciência para comigo, jamais teria iniciado e concluído este trabalho. Acreditaste sempre que era possível e que eu era capaz.

Tinhas o dom. de fazer com que as pessoas conseguissem realizar o que elas próprias achariam ser impossível. Eras a nossa líder, assumias os erros de quem trabalhava contigo, e nunca, mas nunca tiravas os louros a quem de direito. Obrigado por teres feito parte da minha vida académica, mas principalmente da minha vida pessoal.

Dedico este trabalho às duas Anas da minha vida, à minha muito amada esposa Ana Rita e a ti minha querida Ana Neto.

# CONTEÚDO

Organização da tese .....	xii
Lista de Figuras .....	xiv
Lista de Tabelas .....	xix
Resumo .....	1
Abstract.....	2
1. Introdução .....	5
1.1. Invasões biológicas e respetiva ecologia.....	5
1.2. Fatores condicionantes das invasões biológicas e vetores de introdução .....	7
1.3. Etapas do processo invasivo.....	8
1.4. Invasões marinhas .....	12
1.5. As macroalgas como engenheiros ecossistemáticos .....	14
1.6. Invasões por macroalgas .....	15
1.7. Impactes económicos.....	20
1.8. Alterações climáticas: novos cenários .....	21
1.9. Invasões marinhas nos Açores.....	22
1.10. <i>Asparagopsis armata</i> – caso de estudo .....	28
2. Caracterização geral do local de estudo .....	31
2.1. Correntes e massas de água .....	31
2.2. A ilha de São Miguel.....	32
2.3. Locais de estudo.....	34

3. Variações temporais na estrutura das comunidades subtidais de macroalgas.....	35
3.1. Metodologia .....	35
3.1.1. Estrutura das comunidades de macroalgas .....	36
3.2. Resultados .....	38
3.3. Discussão .....	46
4. ESTRUTURA DAS COMUNIDADES ALGAS DE BAIXA PROFUNDIDADE EM SÃO MIGUEL .....	51
4.1. Metodologia .....	51
4.1.1. Recolhas de amostras.....	51
4.1.2. Tratamento e análise de dados.....	52
4.2. Resultados .....	53
4.3. Discussão .....	60
5. O papel dos herbívoros no controlo de <i>Asparagopsis armata</i> .....	63
5.1. Metodologia .....	63
5.1.1. Área de estudo .....	63
5.1.2. Montagem das estruturas.....	63
5.1.3. Amostragem.....	65
5.1.4. Análise estatística dos dados .....	65
5.2. Resultados .....	66
5.3. Discussão .....	79
6. Macroinvertebrados associados à comunidade algal .....	82
6.1. Metodologia .....	82

6.1.1. Local de amostragem .....	82
6.1.2. Amostragem .....	82
6.1.3. Tratamento das amostras .....	82
6.1.4. Análise dos dados .....	83
6.2. Resultados .....	85
6.2.1 Descrição geral .....	85
6.2.2 Índices de similaridade .....	85
6.2.3 Diversidade .....	89
6.3. Discussão .....	98
7. Efeito da temperatura no metabolismo de <i>Asparagopsis</i> spp. e <i>Falkenbergia</i> sp. ...	102
7.1. Metodologia .....	103
7.1.1. Recolha de algas .....	103
7.1.2. Preparação das algas .....	103
7.1.3. Preparação das câmaras cultivo .....	103
7.1.4. Produtividade primária e respiração .....	105
7.1.5. Eficiência fotossintética .....	106
7.1.6 Biomassa seca .....	106
7.1.7. Análise dos dados .....	106
7.2. Resultados .....	107
7.2.1. Produtividade .....	107
7.2.2. Eficiência fotossintética .....	111
7.3. Discussão .....	115

<b>8. Considerações Finais.....</b>	<b>119</b>
<b>Bibliografia.....</b>	<b>121</b>
<b>Anexos .....</b>	<b>161</b>

## ORGANIZAÇÃO DA TESE

A presente tese está organizada em oito capítulos.

O capítulo 1 apresenta a introdução à tese e aborda conceitos relacionados com as invasões biológicas em geral, suas etapas, fatores e vetores que as condicionam, para depois apresentar as invasões marinhas em geral, no caso das macroalgas, e finalmente terminar com o caso de estudo da presente tese, a macroalga *Asparagopsis armata*.

A este capítulo introdutório segue-se o capítulo 2 onde se apresenta a caracterização geral do arquipélago e dos locais em estudo.

Segue-se uma sequência de cinco capítulos, organizados em metodologia, resultados e discussão, que culmina num oitavo capítulo com as considerações gerais sobre a tese, ao qual se seguem a bibliografia e os anexos.

O capítulo 3 aborda a investigação às variações temporais na estrutura de comunidades subtidais de macroalgas da ilha de São Miguel, através de uma comparação a longo prazo ( $\approx 20$  anos) entre os dados recolhidos por Ana I. Neto, aquando do seu doutoramento, e os dados recolhidos na presente tese.

O capítulo 4 investiga a estrutura de comunidades algais pouco profundas em São Miguel e avalia os padrões de distribuição das espécies *A. armata* (invasora) e *A. taxiformis* (nativa e/ou potencial invasora, dependendo da linhagem genética) nessas comunidades, recorrendo a uma amostragem em 15 locais com características semelhantes, distribuídos à volta da ilha de São Miguel, seis dentro e nove fora de Áreas Marinhas Protegidas (AMP).

O capítulo 5 avalia o efeito da pressão da herbivoria na comunidade de macroalgas, com ênfase especial em *A. armata*.

O capítulo 6 investiga a estrutura das comunidades de macroinvertebrados associadas a *A. armata*, *A. taxiformis* e *Halopteris scoparia* (espécie nativa, abundante e que coabita com ambas as espécies de *Asparagopsis*).

O capítulo 7 avalia a taxa de sobrevivência e crescimento das espécies de *Asparagopsis* que ocorrem nos Açores, considerando a geração gametófita (*Asparagopsis*) e esporófita (fase *Falkenbergia*) sob diferentes regimes de temperatura, simulando futuros cenários de alterações climáticas.

No capítulo 8 apresentam-se algumas considerações finais sobre os principais resultados obtidos. Segue-se a lista completa das referências citadas ao longo da tese e os anexos.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.1: Número de publicações de artigos científicos nos últimos 20 anos com a palavra-chave “invas\*”, por categorias na área das ciências naturais (Web of Science 2020)..... 6
- Figura 1.2: Modelo das etapas de invasão (adaptado de Lockwood *et al.* 2007). ..... 9
- Figura 1.3: Densidade de rotas marítimas em 2019. Cor dos símbolos: navios de carga- verde; navios-tanque- vermelho; navios de passageiros- azul-escuro; embarcações de recreio- rosa; embarcações de pesca- laranja (em <https://www.marinetraffic.com>). ..... 13
- Figura 1.4: Representação esquemática do ciclo de vida de *Asparagopsis armata* (adaptado de Lloréns *et al.* 2012). ..... 29
- Figura 2.1: Localização do arquipélago dos Açores e representação das principais estruturas tectónicas. CMA - Crista Média Atlântica; ZFEA - Zona de Fratura Este dos Açores; FG - Falha da Gloria; RT - Rift da Terceira (em Pacheco *et al.* 2013). ..... 31
- Figura 2.2: Esquema geral da Corrente do Golfo (adaptado de Putman & He 2013). ..... 32
- Figura 2.3: Localização dos locais de estudo na ilha de São Miguel (por Nuno V. Álvaro 2016). ..... 34
- Figura 3.1: Ilha de São Miguel com os locais de amostragem de Neto (1997) representados com um quadrado (São Roque e São Vicente Ferreira) e os locais de amostragem deste estudo representados com um círculo preenchido a negro (São Roque, Lagoa e Caloura). 35
- Figura 3.2: MDS evidenciando diferenças significativas na estrutura as comunidades de ambos os níveis de profundidade entre os dados históricos (triângulos pretos) e os atuais (triângulos cinzentos) tendo como base a composição da comunidade, traduzida no índice de *Jaccard*, bom como a respetiva estrutura, medida pelo índice de *Bray-Curtis*. ..... 39
- Figura 3.3: Comparação temporal (dados históricos – barra preta, dados atuais – barra cinzenta) dos valores de abundância dos grupos morfofuncionais de macroalgas no nível de profundidade de 4-6 m (média + erro padrão); articuladas calcárias (ArC); corticadas (Cor);

corticadas foliosas (CoF); filamentosas (Fil); foliosas (Fol); frondosas (Fro), diferenças significativas ( $p < 0.05$ ) evidências por *.	44
Figura 3.4: Comparação temporal (dados históricos – barra preta, dados atuais – barra cinzenta) dos valores de abundância dos grupos morfofuncionais de macroalgas no nível de profundidade de 12-14 m (média + erro padrão); articuladas calcárias (ArC); corticadas (Cor); corticadas foliosas (CoF); filamentosas (Fil); foliosas (Fol); frondosas (Fro), diferenças significativas ( $p < 0.05$ ) evidências por *.	44
Figura 3.5: Variação temporal da biomassa global das espécies de macroalgas introduzidas no arquipélago (média + erro padrão) nos dois níveis de profundidade investigados, barra preta- dados históricos e barra cinzenta dados deste trabalho, diferenças significativas ( $p < 0.05$ ) evidências por *.	45
Figura 4.1: Locais de amostragem à volta da ilha de São Miguel. Os círculos brancos indicam os locais incluídos em AMP e os círculos pretos os locais fora de AMP (em Cacabelos <i>et al.</i> 2020).	51
Figura 4.2: Média (+ erro padrão) da percentagem de cobertura de <i>Asparagopsis armata</i> (a) e <i>A. taxiformis</i> (b) nas localidades amostradas em redor da ilha de São Miguel (dentro e fora das AMP).	53
Figura 4.3: Média (+ erro padrão) da biomassa seca de <i>Asparagopsis armata</i> (a) e <i>A. taxiformis</i> (b) nas localidades amostradas em redor da ilha de São Miguel (dentro e fora das AMP).	54
Figura 4.4: Média (+ erro padrão) do número de grupos funcionais (GF, a) e número de espécies (S, b) nas localidades amostradas em redor da ilha de São Miguel (dentro e fora das AMP).	56
Figura 4.5: Média (+ erro padrão) da percentagem de cobertura dos grupos funcionais das algas corticadas e corticadas foliosas, nas localidades amostradas em redor da ilha de São Miguel (dentro e fora das AMP).	58

Figura 4.6: Média (+ erro padrão) da percentagem de cobertura dos grupos funcionais das algas frondosas e filamentosas, nas localidades amostradas em redor da ilha de São Miguel (dentro e fora das AMP). .....	59
Figura 4.7: Média (+ erro padrão) da percentagem de cobertura dos grupos funcionais das algas calcárias articuladas e incrustantes, nas localidades amostradas em redor da ilha de São Miguel (dentro e fora das AMP). .....	60
Figura 5.1: Mapa de São Miguel com a localização da área onde decorreu a experiência (São Roque). .....	63
Figura 5.2: Esquema da estrutura em ferro utilizada na experiência. ....	64
Figura 5.3: Esquema dos 4 tratamentos da experiência: A-controlo (apenas parafusos); B-controlo de procedimento (estrutura sem rede); C- exclusão parcial (estrutura com rede lateral); D- exclusão total (estrutura com rede lateral e superior). ....	64
Figura 5.4: MDS da interação dos tratamentos com os locais tendo como base o índice <i>Bray-Curtis</i> . .....	67
Figura 5.5: Percentagem de cobertura algal média dos diferentes grupos morfofuncionais por tratamento e por local, algas corticadas-azul; algas calcárias - laranja; algas incrustantes - cinzento; algas corticadas foliosas - amarelo; algas filamentosas - verde; algas frondosas – vermelho. ....	69
Figura 5.6: Percentagem média ( $\pm$ erro padrão) de cobertura de algas articuladas calcárias em cada um dos tratamentos. ....	70
Figura 5.7: Médias mensais da percentagem média ( $\pm$ erro padrão) de cobertura de algas articuladas calcárias em cada um dos tratamentos. ....	71
Figura 5.8: Percentagem média ( $\pm$ erro padrão) de cobertura de algas corticadas em cada um dos tratamentos. ....	73
Figura 5.9: Valores mensais da percentagem média ( $\pm$ erro padrão) de cobertura de algas corticadas em cada um dos tratamentos. ....	74

Figura 5.10: Valores mensais da percentagem média ( $\pm$ erro padrão) de cobertura de algas corticadas foliosas em cada um dos tratamentos. ....	75
Figura 5.11: Percentagem de cobertura média ( $\pm$ erro padrão) de algas incrustantes em cada um dos tratamentos. ....	77
Figura 5.12: Percentagem de cobertura média ( $\pm$ erro padrão) de algas frondosas em cada um dos tratamentos. ....	79
Figura 6.1: São Miguel com indicação dos 3 locais de amostragem, São Roque, Lagoa e Caloura. ....	82
Figura 6.2: Número e percentagem de invertebrados contabilizados em cada espécie de alga. ....	85
Figura 6.3: MDS da estrutura ( <i>Bray-Curtis</i> ) e da composição ( <i>Jaccard</i> ) das comunidades de macroinvertebrados nos três taxa. ....	87
Figura 6.4: Valores médios (+ erro padrão) do número de taxa (S) e índice de diversidade Shannon–Wiener ( $H'$ ) por alga e local, Diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) evidenciadas pelas letras a, b, c. ....	90
Figura 6.5: Valores médios (+ erro padrão) da abundância (indivíduos por grama de biomassa seca) por alga. Diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) evidenciadas por letras diferentes. ....	91
Figura 6.6: Abundância (número médio de indivíduos por grama de biomassa seca $\pm$ erro padrão) dos grupos taxonómicos identificados em cada espécie de alga. ....	94
Figura 7.1: Ilha de São Miguel com indicação do local de recolha das algas, Cerco da Caloura. ....	103
Figura 7.2: Câmara de cultivo a 20 °C com a experiência a decorrer. ....	104
Figura 7.3: Pormenor do sistema de arejamento usado na experiência. ....	104
Figura 7.4: Valores médios ( $\pm$ erro padrão) da produção primária bruta (PPB) de <i>Falkenbergia</i> sp., <i>Asparagopsis armata</i> e <i>A. taxiformis</i> a diferentes temperaturas. ....	108

Figura 7.5: Valores médios ( $\pm$ erro padrão) da respiração (R) de <i>Falkenbergia</i> sp., <i>Asparagopsis armata</i> e <i>A. taxiformis</i> a diferentes temperaturas. ....	109
Figura 7.6: Valores médios ( $\pm$ erro padrão) da produção primária líquida (PPL) de <i>Falkenbergia</i> sp., <i>Asparagopsis armata</i> e <i>A. taxiformis</i> a diferentes temperaturas.....	111
Figura 7.7: Valores médios ( $\pm$ erro padrão) do máximo rendimento quântico fotoquímico ( $F_v/F_m$ ) de <i>Falkenbergia</i> sp., <i>Asparagopsis armata</i> e <i>A. taxiformis</i> a diferentes temperaturas ..... 112	112
Figura 7.8: Valores médios (+ erro padrão) do parâmetro $\alpha$ (eficiência fotossintética) de <i>Falkenbergia</i> sp., <i>Asparagopsis armata</i> e <i>A. taxiformis</i> . ....	114
Figura 7.9: Valores médios (+ erro padrão) do parâmetro ETRm (taxa máxima de transporte de elétrões) de <i>Falkenbergia</i> sp., <i>Asparagopsis armata</i> e <i>A. taxiformis</i> .....	114

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1.1: Macroalgas não nativas reportadas para os Açores. Indicação do ano do primeiro registo, potenciais vetores de introdução (a- água de balastro; b- incrustante; c- aquacultura; d- desconhecido), estatuto (E- Estabelecido; NE- Não estabelecido; I- Indeterminado) e referências. ....	24
Tabela 3.1: Análise <i>PERMANOVA</i> com base numa matriz de similaridade <i>Bray-Curtis</i> para comparação da estrutura das comunidades algais e numa matriz de similaridade <i>Jaccard</i> para comparação da composição específica das comunidades aos níveis de profundidade 4-6 m e 12-14 m; valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito. ....	38
Tabela 3.2: Valores médios de biomassa seca ( $gm^{-2}$ ), e percentagem de contribuição dos taxa algais para as diferenças na estrutura da comunidade entre os dois períodos estudados (análise <i>SIMPER</i> ), para o nível de profundidade de 4-6 m. A cinzento as algas responsáveis por, cumulativamente, 70% das diferenças. ....	40
Tabela 3.3: Valores médios de biomassa seca ( $gm^{-2}$ ), e percentagem de contribuição dos taxa algais para as diferenças na estrutura da comunidade entre os dois períodos estudados (análise <i>SIMPER</i> ), para o nível de profundidade de 12-14 m. A cinzento as algas responsáveis por, cumulativamente, 70% das diferenças. ....	41
Tabela 3.4: Resultados da análise <i>PERMANOVA</i> com a comparação temporal da abundância dos vários grupos morfofuncionais de macroalgas entre os dados históricos e atuais para o nível de profundidade 4-6 m; valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito. ....	42
Tabela 3.5: Resultados da análise <i>PERMANOVA</i> com a comparação temporal da abundância dos vários grupos morfofuncionais de macroalgas entre os dados históricos e atuais para o nível de profundidade 12-14 m; valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito. ....	43
Tabela 3.6: Resultados da análise <i>PERMANOVA</i> com a comparação temporal, para os dois níveis de profundidade, da abundância das espécies de macroalgas introduzidas no arquipélago; valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito. ....	45
Tabela 4.1: ANOVA permutacional comparando a percentagem de cobertura e a biomassa de <i>Asparagopsis armata</i> e <i>A. taxiformis</i> e o número de taxa algais e de grupos funcionais	

dentro e fora das AMP. Valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito, df -graus de liberdade, MS – média dos quadrados.....	55
Tabela 4.2: Anova permutacional comparando a abundância dos grupos funcionais (GF) dentro e fora das AMP. Valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito, df -graus de liberdade, MS – média dos quadrados.....	57
Tabela 5.1: <i>PERMANOVA</i> comparando o efeito dos tratamentos na estrutura das comunidades algais ( <i>Bray-Curtis</i> ), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.....	66
Tabela 5.2: <i>PERMANOVA</i> usando o método de análise <i>pair-wise</i> comparando o efeito dos tratamentos por local. Valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito (Controlo – só parafusos, Cont. Proc. – só estrutura, Exc. Parcial – exclusão de ouriços, Exc. Total – exclusão de ouriços e peixes). .....	67
Tabela 5.3: <i>PERMANOVA</i> usando o método de análise <i>pair-wise</i> comparando o efeito dos tratamentos por mês; valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito (Controlo – só parafusos, Cont. Proc. – só estrutura, Exc. Parcial – exclusão de ouriços, Exc. Total – exclusão de ouriços e peixes). .....	68
Tabela 5.4: <i>PERMANOVA</i> comparando os efeitos dos tratamentos na abundância das algas articuladas calcárias, valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.....	69
Tabela 5.5: <i>PERMANOVA</i> usando o método de análise <i>pair-wise</i> comparando o efeito dos tratamentos por local, valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito (Controlo – só parafusos, Cont. Proc. – só estrutura, Exc. Parcial – exclusão de ouriços, Exc. Total – exclusão de ouriços e peixes). .....	70
Tabela 5.6: Análise <i>pair-wise</i> para o Tratamento×Mês (Controlo – só parafusos, Cont. Proc. – só estrutura, Exc. Parcial – exclusão de ouriços, Exc. Total – exclusão de ouriços e peixes), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.....	71
Tabela 5.7: <i>PERMANOVA</i> comparando os efeitos dos tratamentos na abundância de algas corticadas, valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito. ....	72

Tabela 5.8: Análise <i>pair-wise</i> para o Tratamento×Local (Controlo – só parafusos, Cont. Proc. – só estrutura, Exc. Parcial – exclusão de ouriços, Exc. Total – exclusão de ouriços e peixes), valores significativos ( $p<0,05$ ) a negrito.....	72
Tabela 5.9: Análise <i>pair-wise</i> para o Tratamento×Mês (Controlo – só parafusos, Cont. Proc. – só estrutura, Exc. Parcial – exclusão de ouriços, Exc. Total – exclusão de ouriços e peixes), valores significativos ( $p<0,05$ ) a negrito.....	73
Tabela 5.10: <i>PERMANOVA</i> comparando os efeitos dos tratamentos na abundância de algas corticadas foliosas, Análise <i>pair-wise</i> para o Tratamento e Tratamento x Mês (Exc. Parcial – exclusão de ouriços; Exc. Total – exclusão ouriços e peixes; Controlo – só parafusos), valores significativos ( $p<0,05$ ) a negrito.....	74
Tabela 5.11: Análise <i>pair-wise</i> para o Tratamento×Mês (Controlo – só parafusos, Cont. Proc. – só estrutura, Exc. Parcial – exclusão de ouriços, Exc. Total – exclusão de ouriços e peixes), valores significativos ( $p<0,05$ ) a negrito.....	75
Tabela 5.12: <i>PERMANOVA</i> comparando os efeitos dos tratamentos na abundância de algas incrustantes, Análise <i>pair-wise</i> para a interação Tratamento x Local (Exc. Parcial – exclusão de ouriços; Exc. Total – exclusão ouriços e peixes; Controlo – só parafusos), valores significativos ( $p<0,05$ ) a negrito.....	76
Tabela 5.13: <i>PERMANOVA</i> comparando os efeitos dos tratamentos na abundância do grupo morfofuncional de algas filamentosas, valores significativos ( $p<0,05$ ) a negrito.....	77
Tabela 5.14: <i>PERMANOVA</i> comparando os efeitos dos tratamentos na abundância de algas frondosas, Análise <i>pair-wise</i> para a interação Tratamento x Local (Exc. Parcial – exclusão de ouriços; Exc. Total – exclusão ouriços e peixes; Controlo – só parafusos), valores significativos ( $p<0,05$ ) a negrito.....	78
Tabela 5.15: Resultados da análise <i>PERMANOVA</i> com a comparação dos efeitos dos tratamentos na abundância da <i>A. armata</i> , valores significativos ( $p<0,05$ ) a negrito.....	79
Tabela 6.1: Análise <i>PERMANOVA</i> para comparação da estrutura das comunidades de macroinvertebrados (esquerda) e da composição específica das comunidades de	

macroinvertebrados nas algas (direita), Análise <i>pair-wise</i> da interação LocalxEspécie, Valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito. ....	86
Tabela 6.2: Análise <i>SIMPER</i> da abundância relativa (indivíduos por grama de biomassa algal seca), indicando a percentagem de contribuição para as diferenças na estrutura das comunidades. ....	88
Tabela 6.3: Análises univariadas ( <i>PERMANOVA</i> , baseada em distâncias Euclidianas), número de taxa (S), abundância (N) e o índice de diversidade Shannon–Wiener (H'), Valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito. ....	90
Tabela 6.4: Análise <i>PERMANOVA</i> com índice de similaridade de distância Euclidianas dos grupos de macroinvertebrados (#- aplicada transformação de raiz quarta nos dados), Valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito. ....	92
Tabela 7.1: Tabela com análise <i>PERMANOVA</i> dos parâmetros PPB (produção primária bruta), R (respiração) e PPL (produção primária líquida), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito. ....	107
Tabela 7.2: Análise <i>pair-wise</i> da interação temperatura×taxa do parâmetro PPB (produção primária bruta), comparação entre taxa (tabela da esquerda, <i>Falkenbergia sp.</i> , <i>Asparagopsis armata</i> e <i>A. taxiformis</i> ) e temperatura (tabela da direita, 15 °C, 20 °C e 25 °C), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito, ....	108
Tabela 7.3: Análise <i>pair-wise</i> da interação temperatura e respiração (R), Comparação entre taxa (tabela da esquerda, <i>Falkenbergia</i> , <i>Asparagopsis armata</i> e <i>A. taxiformis</i> ) e temperatura (tabela da direita, 15°C, 20°C e 25°C), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.....	109
Tabela 7.4: Análise <i>pair-wise</i> da interação temperatura e taxa do parâmetro PPL (produção primária líquida), Comparação entre taxa (tabela da esquerda, <i>Falkenbergia sp.</i> , <i>Asparagopsis armata</i> e <i>A. taxiformis</i> ) e temperatura (tabela da direita, 15 °C, 20 °C e 25 °C), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.....	110
Tabela 7.5: Análise <i>PERMANOVA</i> do parâmetro $F_v/F_m$ (máximo rendimento quântico fotoquímico), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito. ....	112

Tabela 7.6: Análise *pair-wise* da interação temperatura e taxa do parâmetro  $F_v/F_m$  (máximo rendimento quântico fotoquímico), Comparação entre taxa (tabela da esquerda, *Falkenbergia sp.*, *Asparagopsis armata* e *A. taxiformis*) e temperatura (tabela da direita, 15 °C, 20 °C e 25 °C), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito. .... 112

Tabela 7.7: Análise *PERMANOVA* dos parâmetros,  $\alpha$  (eficiência fotossintética),  $ETR_m$  (taxa máxima de transporte de electrões) e  $E_k$  (saturação mínima de irradiância), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito. .... 113

Tabela 7.8: Análise *pair-wise* do fator Taxa do parâmetro  $\alpha$  (eficiência fotossintética) comparando *Falkenbergia sp.*, *Asparagopsis armata* e *A. taxiformis*, valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito. .... 113

Tabela 7.9: Análise *pair-wise* do parâmetro  $ETR_m$  (taxa máxima de transporte de electrões), comparação entre os taxa *Falkenbergia sp.*, *Asparagopsis armata* e *A. taxiformis*, valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito. .... 114



## RESUMO

As invasões biológicas ocorrem quando uma determinada espécie chega a um local fora de sua área natural de distribuição, expande-se e passa a ser dominante, constituindo populações autossustentáveis. Quando a espécie ameaça a diversidade biológica do local onde se deu a sua chegada, diz-se que se trata de uma espécie invasora. A taxa de sucesso da chegada e fixação de novas introduções está dependente de vários vetores, estando o aumento das invasões marinhas registado nas últimas décadas maioritariamente relacionado com o aumento do transporte comercial marítimo e a expansão da aquacultura marinha, actividades que têm contribuído sobremaneira para a transferência de espécies entre diferentes áreas e regiões geográficas. Os processos que facilitam ou inibem a taxa de sucesso das invasão marinhas, bem como a previsão do seu potencial impacte tanto ao nível ecológico, como comercial, são ainda pouco compreendidos. Não obstante, o aumento registado no número de espécies invasoras associado às alterações climáticas é apontado como uma das principais ameaças aos sistemas costeiros, com repercursões difíceis de prever ao nível da estrutura e funcionamento das comunidades marinhas. Este estudo teve como objectivo investigar o potencial impacte da alga não nativa *Asparagopsis armata* nos Açores, prever processos de facilitem ou limitem a sua distribuição bem como prever o efeito expectável do aquecimento dos oceanos no seu metabolismo. Neste âmbito, desenvolveram-se as seguintes tarefas: (1) avaliação das alterações ocorridas a longo prazo nas comunidades algais do litoral da ilha de São Miguel, comparando a estrutura atual com a de há vinte anos; (2) avaliação do potencial efeito das áreas marinhas protegidas nos padrões de distribuição da comunidade algal com enfoque nas espécies *A. armata* e *A. taxiformis*; (3) investigação do potencial efeito de macroherbívoros marinhos (ourços e peixes) na comunidade algal de pouca profundidade com enfoque na distribuição de *A. armata*; (4) comparação da fauna associada a *A. armata*, *A. taxiformis* e uma espécie nativa abundante nos Açores, *Halopteris scoparia*; e (5) avaliação da variação da produtividade e parâmetros fotossintéticos de *Asparagopsis* spp. e *Falkenbergia* sp. a diferentes temperaturas.

A análise comparativa da estrutura das comunidades algais entre os dados históricos ( $\approx 20$  anos) e os dados atuais revelou diferenças significativas e consistentes tanto ao nível da composição como da estrutura das comunidades algais, salientando-se o decréscimo substancial e generalizado na abundância da maior parte dos grupos de algas, entre as quais *A. armata*. Foi detetado um efeito positivo das Áreas Marinhas Protegidas (AMP) na diversidade das comunidades algais, embora não se tenha registado qualquer efeito ao nível da alga invasora *A. armata*. O estudo da herbivoria na distribuição de *A. armata* foi limitado, tendo a experiência sido afetada pela existência de artefactos relacionados com a manipulação experimental que impossibilitaram uma clara interpretação dos resultados. A comparação do biota associado às três espécies de macroalgas examinadas revelou que a alga nativa *H. scoparia* suporta abundâncias inferiores, mas números de taxa maiores ou semelhantes aos associados às invasoras *A. armata* e *A. taxiformis*. Ou seja, *H. scoparia* revelou suportar uma maior densidade de espécies de macrofauna associada do que o género *Asparagopsis*. A resposta ao nível da produtividade e dos parâmetros fotossintéticos entre os três taxa testados (*A. armata*, *A. taxiformis* e *Falkenbergia* sp.) foi variável para as diferentes temperaturas testadas. De uma forma geral, os resultados revelaram a elevada adaptabilidade de *A. taxiformis* a variações no intervalo de temperaturas investigado.

**Palavras-chave:** Comunidades de macroalgas; *Asparagopsis armata*; *Asparagopsis taxiformis*; *Falkenbergia*; *Halopteris scoparia*; epibiota; herbivoria; invasora; nativa; alterações climáticas.

## ABSTRACT

Biological invasions occur when a given species reaches a location outside its natural range of distribution, expands and becomes dominant, forming a self-sustaining population. When a species threatens the biological diversity of the place where it arrived, it is considered an invasive species. The success rate of new introductions depends on many factors, with the increasing number of successful establishment of marine invasive species recorded in the last decades being mainly driven by the

increasing commercial maritime transport, and the expansion of marine aquaculture. These activities, together, have contributed to drastically increase the transference of species among different geographical areas. The process of marine invasion as well as its ecological and economical impact is still poorly understood. Yet, the spread of invasive species associated with climate change has been identified as one of the main threats to coastal systems, with impacts that are hard to predict. In this work I undertook to investigate the potential impact of the non-native *Asparagopsis armata* in the Azores, investigate the role of some ecological processes that can facilitate or hamper its establishment, as well as predict the effect of ocean warming on its metabolism. To achieve these goals I undertook the following tasks: (1) investigate the long-term changes in shallow-water macroalgal communities; (2) investigate the role of marine protected areas in the structure of shallow-water marine macroalgal assemblages and, specifically, on the distribution of *A. armata*; (3) investigate the role of native macroherbivores (sea-urchins and fish) on the structure of shallow-water marine algal assemblages and specifically the distribution of *A. armata*; (4) compare the fauna associated with *A. armata*, *A. taxiformis* and the native *Halopteris scoparia*; and (5) investigate the productivity and photosynthetic parameters of *Asparagopsis* spp. and *Falkenbergia* sp. at different temperatures. Comparing with historical data ( $\approx 20$  years) significant changes in the structure of shallow-water marine algal assemblages were observed. It is noteworthy to highlight the substantial decline observed in the biomass of most algal groups, including that of *A. armata*. Marine Protected Areas proved to positively influence the diversity of marine macroalgal assemblages but had no discernible effect on the distribution of *A. armata*. The effect of herbivores on the distribution of *A. armata* was limited. However, the interpretation of results in this task was hampered, for the most part, by the existence of artefacts associated with the experimental manipulation used to exclude herbivores. The macrofauna associated with the three macroalgal species investigated revealed that the native *Halopteris scoparia* supports a lower number of animals but similar numbers of species compared to *A. armata* e *A. taxiformis*. *H. scoparia* therefore supports a greater species density compared to the *Asparagopsis* genus. The productivity as well as the photosynthetic response of the three *taxa* investigated (*A. armata*, *A. taxiformis* e *Falkenbergia* sp.) was

variable among the temperatures tested. Generally, results highlighted the strong ability of *A. taxiformis* to adapt to the range of temperatures used.

**Keywords:** Macroalgae communities; *Asparagopsis armata*; *Asparagopsis taxiformis*; *Falkenbergia*; *Halopteris scoparia*; epibiota; herbivory; invasive; native; climate change.

# 1. INTRODUÇÃO

## 1.1. Invasões biológicas e respetiva ecologia

As invasões biológicas ocorrem quando uma determinada espécie chega a um local fora de sua área natural de distribuição, expande-se e passa a ser dominante (Vermeij 1991). Classifica-se como introduzida uma espécie que preenche os seguintes critérios: i) coloniza uma nova área onde não estava anteriormente presente; ii) a extensão do seu alcance está vinculada, direta ou indiretamente, à atividade humana; iii) há uma descontinuidade geográfica entre a sua área nativa e a nova área; e iv) as novas gerações nascem *in situ* sem assistência humana, constituindo, conseqüentemente, populações autossustentáveis (Boudouresque & Verlaque 2002). Quando uma espécie cuja introdução e/ou disseminação fora de sua distribuição natural passada ou presente ameaça a diversidade biológica do local onde chegou diz-se que se trata de uma espécie exótica invasora (Convention on Biological Diversity 2001, Colautti & MacIsaac 2004).

A ecologia das invasões engloba o estudo da introdução de organismos fora da sua zona natural de distribuição e do respetivo impacte ecológico/económico na comunidade invadida (Carlton 1996b, Mack *et al.* 2000). Zonas com ambientes mais perturbados (Cohen & Carlton 1998, Occhipinti-Ambrogi & Savini 2003) e com a presença de introduções já estabelecidas, são mais propícias ao estabelecimento de novas espécies e ao conseqüente aumento do respetivo impacte na comunidade (Simberloff & Von Holle 1999). A destruição de habitats e as alterações climáticas, ao causarem um distúrbio na comunidade, proporcionam e potenciam oportunidades para as espécies não nativas se instalarem (Mooney & Hobbs 2000). Estes impactes antrópicos constituem, por outro lado, oportunidades únicas para se estudar e compreender os diversos processos da ecologia das populações, comunidades e ecossistemas (Cadotte *et al.* 2006, Sax *et al.* 2007).

Embora as introduções possam contribuir, numa fase inicial, para o aumento numérico da biodiversidade local (Reise *et al.* 1999, Briggs 2007), elas têm, muitas vezes, conseqüências negativas, pois contribuem para alterar a estrutura e o funcionamento das comunidades invadidas, sendo mesmo consideradas como uma das principais

ameaças e causas para a perda de biodiversidade (Vitousek *et al.* 1996, Mack *et al.* 2000, Melbourne *et al.* 2007, Kimbro *et al.* 2013).

De referir, contudo, que 90 a 95% das invasões têm um impacto ainda desconhecido (Parker *et al.* 1999, Carlton 2003). De facto, o impacto das invasões biológicas só começou a ser amplamente reconhecido na década de 1950 com a publicação do livro “*The Ecology of Invasions by Animals and Plants*” por Charles Elton (1958). Mais recentemente houve uma intensificação nas investigações sobre o assunto em áreas como a agricultura, silvicultura, entomologia, zoologia, botânica, entre outras, numa tentativa de descobrir e/ou compreender as interações e os efeitos (positivos ou negativos) das espécies não nativas nos organismos residentes e seus ecossistemas. Entre 2000 e 2014 o conhecimento da ecologia das invasões biológicas cresceu substancialmente (Carlton 1996a, Stachowicz *et al.* 1999, Lockwood *et al.* 2007, Richardson *et al.* 2010) na sequência da intensificação dos estudos nesta área, resultando na publicação de mais de 62.000 artigos nos últimos 20 anos (Web of Science 2020, Fig. 1.1).

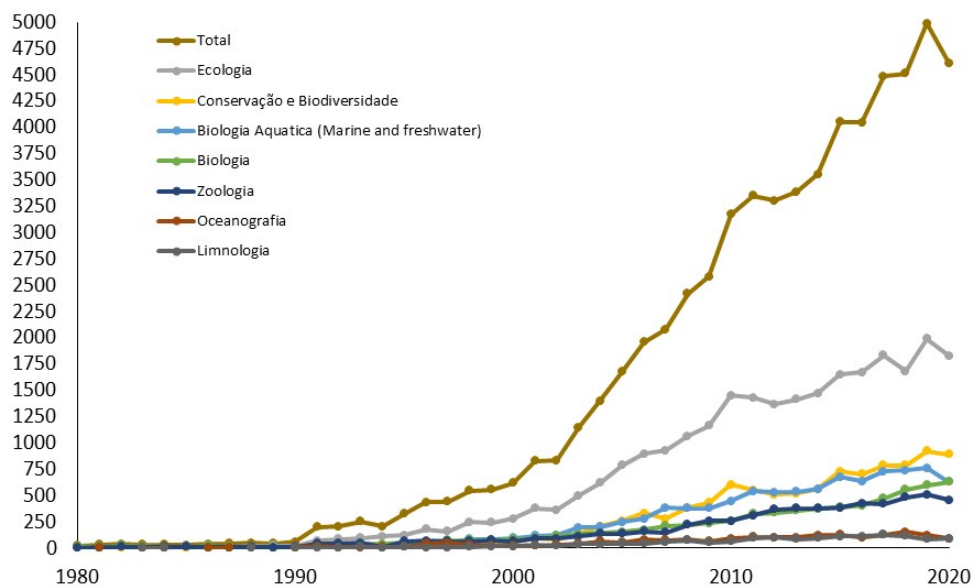


Figura 1.1: Número de publicações de artigos científicos nos últimos 20 anos com a palavra-chave “invas\*”, por categorias na área das ciências naturais (Web of Science 2020).

Estes estudos, no entanto, adotaram diferentes abordagens, nomenclaturas e modelos na investigação do processo de invasão, resultando numa grande variedade de

conceitos, termos e definições (Vitule 2009, Blackburn *et al.* 2011, Richardson *et al.* 2011). Exemplo desta variedade são os diversos termos usados quando se fala de uma espécie não nativa, tais como introduzida, exótica, não nativa, não indígena e alóctone, todos eles possuindo um significado biológico idêntico (Colautti & MacIsaac 2004). Neste estudo adotou-se a designação espécie não nativa.

## **1.2. Fatores condicionantes das invasões biológicas e vetores de introdução**

O processo que medeia a chegada de espécies não nativas a novos locais e o seu posterior desenvolvimento é complexo, dinâmico e engloba várias etapas (Kolar & Lodge 2001, Williamson 2006). A taxa de sucesso de novas introduções está dependente das características da região recetora, dos vetores (ou meios) de introdução, do grupo taxonómico e biologia da própria espécie, da pressão dos propágulos, da estrutura da comunidade recetora, entre outros. Todos estes fatores podem variar ao longo do tempo (Carlton 1996a) e o sucesso da invasão depende da capacidade da espécie invasora em contornar estes fatores, bem como as barreiras ou filtros ecológicos (Richardson *et al.* 2000, Mitchell *et al.* 2006). Williamson & Fitter (1996) estimam que apenas 0,1% de todas as espécies de plantas introduzidas por vetores antrópicos se tornaram invasoras.

Designam-se por vetores as atividades e agentes que transportam espécies em todo o mundo por períodos de tempo relativamente curtos, existindo extensa literatura sobre o assunto (*e.g.* Ruiz & Carlton 2003, Lockwood *et al.* 2007). Assim mesmo, se os vetores modernos (*e.g.* aéreos, marítimos) estão relativamente bem investigados (Carlton 2009, Williams *et al.* 2013), os vetores históricos, como sejam os balastros secos usados por navios durante mais de 1.000 anos, ainda requerem investigação (Carlton 2011).

Lockwood *et al.* (2007) separaram os vetores de transporte em dois grupos, intencional e não intencional. O primeiro reflete a vontade humana de transportar organismos de um local para o outro com um determinado propósito, como por exemplo plantas com fins ornamentais, sementes, organismos para aquacultura, animais domésticos e/ou de estimação, entre outros. O segundo refere-se à deslocação de organismos não nativos como resultado indireto do transporte de produtos ou pessoas. Se normalmente

existem registos da origem e de quando se deram data das introduções intencionais, já o mesmo não se passa com as resultantes do transporte não intencional, levando assim a uma maior falta conhecimento sobre os organismos transportados (mas ver Ruiz *et al.* 2000, Blum *et al.* 2007). Os vetores de transporte podem ser avaliados no tempo e no espaço. Formas de o fazer englobam avaliar: (i) a sua diversidade ou seja o número de vetores distintos num determinado local num determinado período de tempo; (ii) o seu tamanho, medido em quantidade, como a capacidade de água de lastro ou área de superfície do casco para organismos marinhos; (iii) a sua duração, na medida em que, por exemplo, o tempo da viagem influencia a sobrevivência de espécies presentes; e (iv) a sua sazonalidade, nomeadamente a estação do ano em que o vetor está ativo (Carlton & Ruiz 2015).

### **1.3. Etapas do processo invasivo**

Não existe consenso em relação ao número e definição das etapas envolvidas numa invasão biológica (ver *e.g.* Williamson 1996, Richardson *et al.* 2000, Lockwood *et al.* 2007, Blackburn *et al.* 2011). Há, no entanto, pontos em comum a todas as teorias que se referem às etapas de transporte, introdução, estabelecimento e dispersão e que dependem das características bióticas e abióticas das comunidades recetoras (Catford *et al.* 2009). A generalidade dos trabalhos considera a dispersão de células sexuais, propágulos e outros estádios iniciais de desenvolvimento (quantidade e respetivo potencial de dispersão) como fator basilar da invasão biológica (*e.g.* Lonsdale 1999, Davis *et al.* 2000). Uma invasão bem-sucedida requer uma propagação suficiente (que é definida pelo número de indivíduos introduzidos num evento, multiplicado pela frequência temporal desse evento, Eppstein & Molofsky 2007). Embora um único propágulo possa potencialmente levar à colonização, a frequência da propagação é importante para o sucesso contínuo de um invasor (Colautti & MacIsaac 2004). A este fator basilar associam-se outros fatores e etapas. Neste trabalho, adotaram-se as etapas definidas por Lockwood *et al.* (2007), complementadas com as definidas por Vaz-Pinto (2012) e García (2014) (Fig. 1.2):

- **Transporte**, quando o propágulo/larva chega a uma área fora da sua zona natural de distribuição;
- **Estabelecimento**, quando a introdução da espécie não nativa é bem-sucedida, criando uma população viável. O resultado é a
  - **Colonização**, quando alguns propágulos sobrevivem ao transporte e são libertados num novo ambiente, sendo considerada já uma espécie não nativa. Fala-se em
  - **Naturalização** quando a espécie não nativa se reproduz regularmente, desenvolve uma população sustentável
- **Dispersão**, quando a população não nativa já naturalizada aumenta a sua área de distribuição geográfica, em vez de permanecer apenas confinada ao local onde se estabeleceu;
- **Impacte** ocorre somente quando a população não nativa é abundante, está geograficamente bem dispersa e causa algum tipo de dano ecológico ou económico, passando de espécie não nativa a invasora.

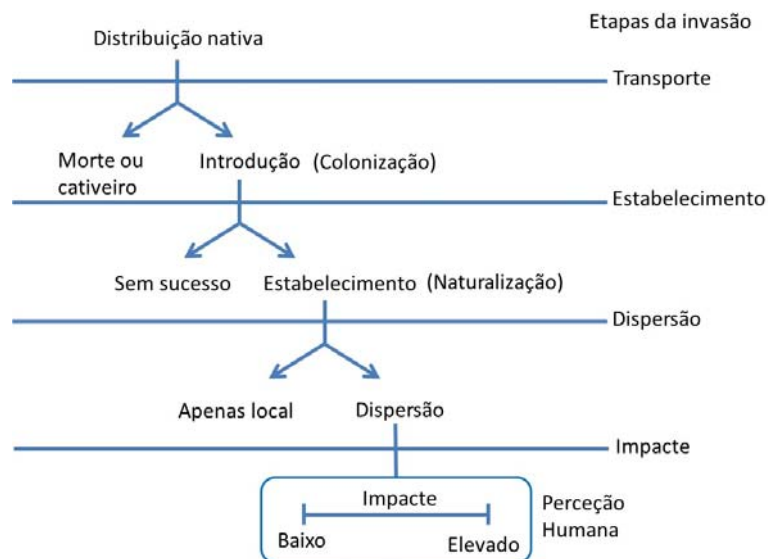


Figura 1.2: Modelo das etapas de invasão (adaptado de Lockwood *et al.* 2007).

Estas etapas ou fatores podem ser interpretados como filtros multiescala na determinação da ocorrência de espécies invasoras, como sugerido por Colautti *et al.* (2006) e Gallardo (2014).

As barreiras geográficas naturais (oceanos, montanhas, glaciares e rios, entre outros) são os principais obstáculos à primeira etapa da invasão. A necessidade e a capacidade da população humana em movimentar-se por todos os continentes, contornando estas barreiras naturais, facilitam o processo de invasão permitindo que a dispersão dos organismos supere barreiras geográficas (Vermeij 1991). O aumento do efetivo populacional humano e das atividades antrópicas relacionadas com o transporte aumentam também a pressão dos propágulos e de outros estádios iniciais de desenvolvimento, atuando como um fator complementar que afeta a vários níveis o transporte, a colonização, o estabelecimento e a dispersão de espécies invasoras (Theoharides & Dukes 2007).

A temperatura é um fator climático chave na distribuição dos organismos, delineando biogeograficamente as espécies (Hijmans & Graham 2006). Este fator influencia de modo diferente as espécies invasoras bem-sucedidas e as espécies nativas, na medida em que as primeiras conseguem mais facilmente transpor os filtros ambientais existentes pois possuem geralmente uma ampla plasticidade fenotípica, elevada tolerância abiótica, crescimento rápido, maturidade precoce, alta fecundidade e mecanismos efetivos de dispersão, sendo ainda generalistas no uso de habitat e recursos disponíveis (Theoharides & Dukes 2007, Davidson *et al.* 2011). O fato de a plasticidade e capacidade de adaptação das espécies invasoras ser muito maior do que a das espécies residentes/naturais, permite-lhes assim expandirem-se para áreas com climas diferentes da sua área normal de distribuição e nelas persistir (Pearman *et al.* 2008).

Outro fator importante no estabelecimento é a disponibilidade de recursos do local receptor (Davis *et al.* 2000, Hood & Naiman 2000, Blumenthal 2006), nomeadamente recursos não usados (Davis & Pelsor 2001). Se o local receptor for favorável à espécie não nativa, esta encontra oportunidade de colonizar e condições para o seu crescimento populacional e poderá dar-se a invasão (Hood & Naiman 2000). Quando a espécie não sobrevive às condições receptoras, a invasão falha (Weiher & Keddy 1995). A disponibilidade de recursos (em quantidade e qualidade) está geralmente associada a distúrbios antropogénicos ou "naturais" como sejam, por exemplo, eutrofização,

ciclones, urbanismo (Sher & Hyatt 1999, Airoidi & Bulleri 2011). Ambientes com recursos elevados são particularmente favoráveis ao estabelecimento de espécies invasoras nas primeiras etapas da sucessão, permitindo-lhes superar as espécies nativas e ter sucesso na invasão (Daehler 2003), conforme demonstrado por Vaz-Pinto *et al.* (2014b) que mostram como o substrato artificial afeta positivamente a percentagem de cobertura de algas não nativas em fases iniciais de colonização.

Neste processo acresce considerar as interações bióticas que a espécie não nativa estabelece com a comunidade recetora (Ricciardi & Atkinson 2004, Joshi & Vrieling 2005, Eppinga *et al.* 2006, Mitchell *et al.* 2006, Lau 2008). Existem interações biológicas conhecidas por facilitar o processo invasivo, como sejam o aumento da capacidade competitiva (“Evolution of increased competitive ability”, Blossey & Notzold 1995) a escassez de predadores/inimigos naturais (“Enemy release hypothesis”, Keane & Crawley 2002), a libertação de substâncias nocivas (Callaway & Ridenour 2004), entre outras. Existem igualmente interações limitadoras da invasão, como sejam a resistência biótica do sistema invadido (Elton 1958, Levine *et al.* 2004, Parker & Hay 2005), a competição interespecífica (Burke & Grime 1996), entre outras.

A hipótese da ausência de inimigos naturais defende que a ausência de predadores e/ou agentes patogénicos permite que as espécies introduzidas se tornem abundantes. Esta hipótese foi formulada pela primeira vez por Darwin (1859), e posteriormente secundada por Blossey & Notzold (1995) para explicar porque algumas espécies introduzidas são raras na sua área nativa de distribuição e se tornam extremamente abundantes nas novas áreas de distribuição. A hipótese baseia-se nos pressupostos de que a) os inimigos especializados do invasor estão ausentes na nova região, e/ou b) as potenciais espécies inimigas nativas levam muito tempo a incluir o invasor nas suas dietas. O invasor, portanto, sofre uma menor predação do que os concorrentes nativos, o que lhe confere uma vantagem competitiva (Naeem *et al.* 2000).

A hipótese da libertação de substâncias nocivas (Callaway & Ridenour 2004) defende que as espécies não nativas produzem substâncias químicas que afetam as espécies nativas ou o biota com o qual as espécies nativas interagem. Ao contrário das anteriores,

esta hipótese foi pouco estudada, não existindo evidência inequívoca de que existam os mecanismos alelopáticos em que a hipótese assenta (Callaway 2002).

No que concerne os fatores limitadores das invasões, a teoria de resistência biótica, desenvolvida pela primeira vez por Elton (1958), defende que a competição ou predação de espécies nativas pode impedir que espécies introduzidas invadam uma comunidade. Segundo esta teoria, quanto mais diversa for uma comunidade, mais resistente será à invasão, porque assegura uma utilização mais completa dos recursos disponíveis. Vários estudos em comunidades de plantas superiores documentaram, por exemplo, que a densa vegetação das espécies residentes, ocupando ou usando os recursos disponíveis (espaço, nutrientes, luz, entre outros, ver Burke & Grime 1996, Naeem *et al.* 2000) pode restringir o estabelecimento de plantas não nativas.

#### **1.4. Invasões marinhas**

As invasões em sistemas marinhos aumentaram substancialmente nos últimos anos, sendo consideradas atualmente uma das principais ameaças à biodiversidade marinha (Chapin *et al.* 2000, Bax *et al.* 2003, Molnar *et al.* 2008). A investigação deste assunto iniciou-se muito depois das invasões terrestres, tendo sido impulsionada pela publicação da tese de doutoramento de Carlton (1979).

O aumento das invasões no meio marinho está relacionado principalmente com o aumento do transporte comercial marítimo (Fig. 1.3) e a expansão da aquacultura marinha (Minchin *et al.* 2009), que têm contribuído para aumentar drasticamente a transferência de espécies entre diferentes áreas geográficas, resultando num número cada vez maior de introduções de espécies (Carlton 1985, Leppäkoski & Olenin 2001, Seebens *et al.* 2013).

A água de lastro transportada pelas embarcações proporciona um vetor para a propagação de espécies (Carlton & Geller 1993), sendo um dos principais contribuintes para as invasões marinhas (Carlton 1996b), na medida em que transporta propágulos entre diferentes regiões num curto prazo de tempo (Carlton 1996b, Rilov & Crooks

2009).

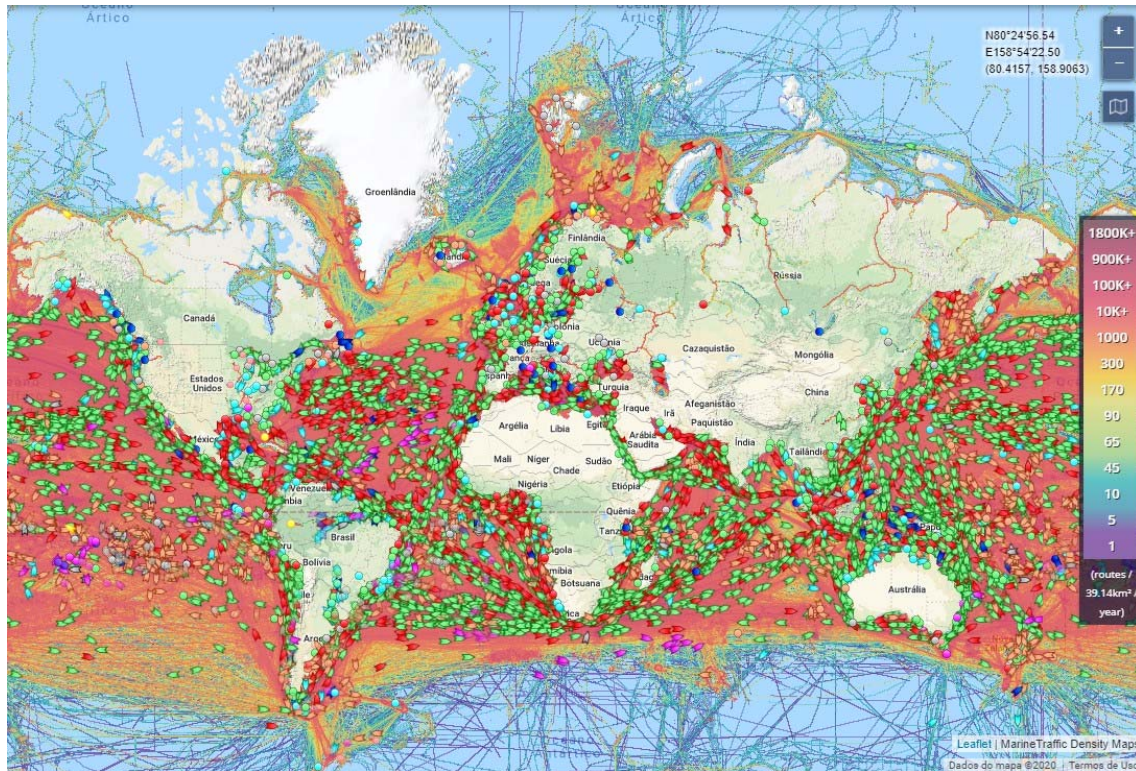


Figura 1.3: Densidade de rotas marítimas em 2019. Cor dos símbolos: navios de carga- verde; navios-tanque- vermelho; navios de passageiros- azul-escuro; embarcações de recreio- rosa; embarcações de pesca- laranja (em <https://www.marinetraffic.com>).

Nem sempre, contudo, este vetor tem sucesso. Sabe-se que a má condição de algumas águas de lastro, a falta de luz e as condições ambientais nos portos de descarga reduzem a sobrevivência de muitas espécies (Wonham *et al.* 2001). Outro vetor importante é a existência de algas incrustantes e de outros organismos que fazem uma acumulação indesejada em estruturas submersas, como os cascos de embarcações (IMO 2012). O custo de limpeza dos cascos é elevado e muitas vezes não é feito de forma adequada facilitando assim a disseminação de espécies não nativas (Floerl & Inglis 2003, Davidson *et al.* 2010). Segundo Hewitt *et al.* (2009) e Sylvester *et al.* (2011) a não limpeza dos cascos pode ser responsável por um número igual ou mesmo superior de introduções de espécies não nativas quando comparado com o vetor das águas de lastro. O transporte de espécies associadas às indústrias de aquicultura e isco é igualmente um vetor com grande peso no processo invasivo (Ruiz *et al.* 1997). A aquariofilia é outro vetor a considerar. Espécies usadas em aquários, mesmo quando cuidadosamente

controladas com períodos de quarentena, podem escapar acidentalmente dos tanques e estabelecer-se no ambiente circundante, como ocorreu com *Caulerpa taxifolia* (M. Vahl) C. Agardh no Mar Mediterrâneo, Califórnia e Austrália (Meinesz & Hesse 1991).

### **1.5. As macroalgas como engenheiros ecossistemáticos**

As macroalgas, sendo organismos fotossintéticos que, na maioria, necessitam de um substrato de fixação, estão sobretudo confinadas às zonas costeiras, onde são organismos estruturantes das comunidades bentónicas litorais (Neto & Pinto 2018). Nestas comunidades desempenham diversas funções ecológicas importantes, como por exemplo: são responsáveis pela produção primária e libertação de oxigénio; oferecem habitat e alimento a diversas espécies de animais; constituem berçário para algumas espécies. Por controlarem a disponibilidade de recursos para outras espécies por meio de sua estrutura física e atividade metabólica (Jones *et al.* 1994), as macroalgas são consideradas engenheiras do ecossistema (Naeem *et al.* 2000, Crooks 2002). Isto tem implicações a nível biótico ou abiótico e mesmo as algas não nativas, podem ter impactes benéficos para o ecossistema (Katsanevakis *et al.* 2014).

Algas marinhas das famílias Fucaceae e Laminariaceae são particularmente importantes como construtores de habitat, fornecendo substrato a uma considerável diversidade de outras espécies, como as algas, que usam a sua superfície dura e relativamente estável como habitat (Dayton 1985, Schiel & Foster 2015, Bellgrove *et al.* 2017). Algas de dimensões menores também podem exercer o mesmo papel para organismos de menores dimensões (Martins *et al.* 2016). Os epibiontes, por sua vez, servem de alimento a uma diversificada comunidade de invertebrados móveis e peixes. Sabe-se que a comunidade faunística presente nas comunidades dominadas por macroalgas marinhas é dominada por invertebrados herbívoros e/ou omnívoros de pequena dimensão, que se alimentam das algas hospedeiras e dos seus epibiontes e que são, por sua vez, presas importantes para muitas espécies de peixes (ver Edgar & Shaw 1995a, b).

## 1.6. Invasões por macroalgas

O fluxo da população humana para áreas costeiras está a causar alterações profundas e dramáticas na estrutura e composição das comunidades litorais dominadas por macroalgas (Benedetti-Cecchi *et al.* 2001, Airoidi & Beck 2007, Cacabelos *et al.* 2016, Bertocci *et al.* 2017). Esta degradação dos ecossistemas costeiros em zonas urbanizadas resulta de fatores como a deterioração da qualidade das águas (eutrofização, aumento da turbidez, entre outros) e a construção de estruturas artificiais os quais, associados aos efeitos invasores de espécies recém-chegadas, contribuem para o declínio de muitas espécies nativas (Cacabelos *et al.* 2016).

Segundo Williams & Smith (2007), cerca de 280 espécies de algas invasoras estão presentes no meio marinho, embora os padrões e impactos de invasão só tenham sido investigados para algumas (Lyons & Scheibling 2009). As Rhodophyta são as algas invasoras que têm maior representação, sendo o Mediterrâneo o local com maior número de espécies marinhas invasoras, provenientes na sua maioria das regiões do Noroeste e Indo-Pacífico, seguindo-se a Austrália e Nova Zelândia (Klein *et al.* 2005, Williams & Smith 2007).

Apesar da crescente preocupação com o possível efeito sobre os ecossistemas costeiros, os processos de invasão marinha e o impacto das espécies algais introduzidas no biota nativo ainda são pouco compreendidos (Grosholz 2002). Alguns casos de estudo interessantes reportam-se às introduções de *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt, *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar e de duas espécies do género *Caulerpa* no Mediterrâneo.

A macroalga *Sargassum muticum* é nativa do sudeste da Ásia (Yendo 1907) onde pode atingir os 1,5 metros de comprimento (Yendo 1907, Rueness 1989). Apesar do seu tamanho, é um componente relativamente pequeno da flora local (Norton 1977, Critchley *et al.* 1983). No entanto, fora dessa área, a maioria das plantas adultas atingem 2 a 3 m, excepcionalmente até aos 10 m (ver Gorham & Lewey 1984, Belsher & Pommellec 1988, Karlsson & Loo 1999). Esta espécie foi introduzida em vários países, principalmente associada ao transporte de ostras japonesas, *Crassostrea gigas*

(Thunberg, 1793) para a aquacultura (Scagel 1956). O primeiro registo de uma população estabelecida de *S. muticum* fora da sua área nativa foi em 1945 na Colúmbia Britânica, Canadá, sendo registada na Califórnia e no México na década de 1970 (Dawson 1961, Abbott & Hollenberg 1976). Na Europa foi registada pela primeira vez nas Ilhas Britânicas em 1973 (Critchley *et al.* 1983), em 1980 na costa mediterrânea de França (Curiel *et al.* 1998), e nos anos 1980 em Astúrias (Península Ibérica), na costa galega (Péres-Cirera *et al.* 1989) e em Portugal (Rull Lluç *et al.* 1994). O sucesso invasivo desta espécie está relacionado principalmente com a sua estrutura pseudoperene e ao seu rápido crescimento, elevada fecundidade, ciclo de vida monoico, e autofertilização (Norton 1976).

Estão registados vários impactes negativos de *S. muticum* nas comunidades invadidas, tais como: (i) substituição de espécies nativas e alterações na taxa de produção primária (Cebrián & Duarte 1995); (ii) estratificação da temperatura da água (Strong *et al.* 2006); (iii) alteração do fluxo de energia nos sedimentos móveis, aumentando a taxa de renovação e a regeneração de nutrientes (Pedersen *et al.* 2005, Rossi *et al.* 2011); (iv) alterações na composição de flora e fauna; (v) aumento de algas epifíticas filamentosas; (vi) interferência com a pesca costeira, bloqueio da navegação em portos estreitos e interferência em atividades recreativas devido a elevadas quantidades de alga à deriva (Critchley *et al.* 1986, Mack *et al.* 2000, Pedersen *et al.* 2005). *S. muticum* inibe o recrutamento da alga nativa *Macrocystis pyrifera* (Linnaeus) C.Agardh (também Ochrophyta, Phaeophyceae) (Ambrose & Nelson 1982), bem como o assentamento e recrutamento de vários outros organismos bentónicos (Critchley *et al.* 1990, Stæhr *et al.* 2000, Britton-Simmons 2004). Alguns autores reportam que *S. muticum* tem impactes positivos nas áreas invadidas ao fornecer habitats para a fauna epibiota, que de outra forma estaria ausente dos sedimentos móveis (Buschbaum *et al.* 2006 para o Mar do Norte; Thomsen 2010 e Gestoso *et al.* 2012 para costas rochosas no global). Contudo, estes serviços estariam provavelmente assegurados por espécies nativas anteriormente à chegada da invasão.

*Undaria pinnatifida*, nativa do Japão, norte da China e Coreia (Akiyama & Kurogi 1982), e mundialmente conhecida como wakame, foi outra alga castanha (Ochrophyta,

Phaeophyceae) que invadiu com sucesso locais como a costa atlântica da Europa, o Mar Mediterrâneo, a Oceânia e a costa oeste dos EUA e México (Silva *et al.* 2002, Aguilar-Rosas *et al.* 2004). O seu primeiro registo fora do Pacífico Noroeste foi na costa mediterrânea da França em 1971, tendo sido aparentemente importada acidentalmente com ostras japonesas (*C. gigas*). Desde então dispersou-se pelas costas do Mediterrâneo (Hay 1990, Fletcher & Manfredi 1995). De referir que esta espécie foi introduzida no Atlântico Norte e Bretanha, em 1983 por razões comerciais (Perez *et al.* 1984, Kass & Perez 1990). O seu sucesso invasivo está relacionado com os vários vetores de disseminação usados, como sejam o transporte marítimo (Hay 1990, Floc'h *et al.* 1991), a transferência de mananciais e equipamentos de aquacultura contaminados (Boudouresque *et al.* 1985), e ainda através de redes de pesca e âncoras de barcos (Sanderson 1997). Acresce ainda referir a sua grande capacidade de adaptação (Nyberg & Wallentinus 2005), nomeadamente a sua capacidade de colonizar rapidamente uma vasta gama de estruturas artificiais e substratos novos ou onde ocorreram distúrbios, um longo período de ocorrência sazonal, associado a uma ampla tolerância fisiológica em relação à temperatura, luz e salinidade e uma taxa de crescimento rápida, associada a uma elevada produção de esporos. As múltiplas estratégias de dispersão de *U. pinnatifida* desempenham um papel significativo na facilitação da sua rápida disseminação entre regiões. A dispersão de esporos é provavelmente o mecanismo chave para a colonização a curta distância (de metros a centenas de metros), enquanto a dispersão através de esporófitos ou fragmentos inteiros, e a aglomeração de esporos, são mais importantes na colonização a grandes distâncias (centenas de metros a quilómetros), podendo mesmo, em eventos episódicos ou fortuitos, levar à disseminação a escalas ainda maiores (Reed *et al.* 1988).

A sua elevada capacidade invasora coloca grandes preocupações devido aos efeitos negativos que tem nos ecossistemas que invade (Wotton *et al.* 2004, Irigoyen *et al.* 2011). Ocupa zonas intertidais e subtidais pouco profundas, competindo com as espécies de algas nativas e provocando uma redução na biodiversidade local (Battershill *et al.* 1998, Casas *et al.* 2004). Possui elevada tolerância a salinidades reduzidas o que lhe permite estabelecer-se em ambientes estuarinos, colonizando áreas onde muitas espécies marinhas nativas não conseguem sobreviver (Farrell & Fletcher 2006). Todos

os aspetos suprarreferidos, associados à exclusão competitiva, envolvendo a limitação de luz, nutrientes, e a falta de herbívoros nativos, contribuem para o sucesso invasor de *U. pinnatifida* (Shea & Chesson 2002). As tentativas de controlo das suas populações e os esforços feitos para recuperar áreas através da sua remoção têm sido ineficazes em todo o mundo (Curiel *et al.* 1998, Hewitt *et al.* 2005).

Outro caso de sucesso invasivo é o reportado para o género *Caulerpa*, comum nas zonas intertidal e subtidal de regiões tropicais e subtropicais (Luning 1990). Nas últimas décadas *Caulerpa taxifolia* (M.Vahl) C.Agardh e *C. racemosa* (Forsskål) J.Agardh colonizaram e ocuparam áreas anteriormente ocupadas por ervas marinhas no Mediterrâneo. *C. taxifolia* é nativa de mares tropicais (Oceano Atlântico, Indico e Pacífico, Phillips & Price 2002), onde cresce em pequenas manchas em harmonia com o restante biota (Vaz-Pinto *et al.* 2014a). No entanto, na área costeira do Mediterrâneo, onde consta que foi acidentalmente libertada a partir do Aquário do Mónaco, em 1984, e disseminada por barcos e redes de pesca (Meinesz *et al.* 2001, Williams & Smith 2007), rapidamente colonizou vastas áreas e teve elevado sucesso invasivo, excluindo espécies nativas (Meinesz *et al.* 1993). Esta espécie também chegou à costa sul da Califórnia nos EUA (Jousson *et al.* 2000) e a Sydney na Austrália, aproximadamente 600 km a sul da faixa conhecida de populações autóctones (Meinesz *et al.* 2001). Estudos genéticos revelaram a extensa homogeneidade da linhagem invasiva de *C. taxifolia* em todo o mundo (Jousson *et al.* 2000).

*Caulerpa racemosa* (Forsskål) J. Agardh var. *cylindracea* (Sonder) Verlaque, Huisman e Boudouresque, uma variedade endémica do sudoeste da Austrália, está em expansão contínua por todo o Mediterrâneo (Verlaque *et al.* 2000, Belton *et al.* 2014). As fontes de introdução e propagação são complexas e ainda pouco conhecidas, embora Ribera & Boudouresque (1995) defendam que o fez a partir do Mar Vermelho através do Canal de Suez, numa expansão provavelmente associada ao tráfego de navios (Klein & Verlaque 2008). Mais recentemente, foi detetada nas Ilhas Canárias (Verlaque *et al.* 2004).

As duas espécies de *Caulerpa* possuem muitas semelhanças ao nível da invasibilidade, morfologia, taxa de crescimento, estratégia de dispersão e sazonalidade na produtividade (Ceccherelli & Piazzi 2001). Ambas se propagam por reprodução sexual e vegetativamente (Klein & Verlaque 2008), a fragmentação é comum e frequentemente revela rápida proliferação quando crescem fora das suas regiões nativas, competindo com ervas marinhas (Villele & Verlaque 1995). *C. taxifolia* parece ainda reproduzir-se por clonagem no Mediterrâneo, onde exhibe maior tamanho, maior crescimento e maior resistência a baixas temperaturas do que nas populações tropicais conhecidas, bem como maior toxicidade para com os predadores (Meinesz *et al.* 1995). *C. racemosa* var. *cylindracea* parece ter uma velocidade de propagação maior do que *C. taxifolia* (Piazzi *et al.* 2005).

Relativamente poucos estudos abordam a interação entre as algas introduzidas e os seus inimigos naturais (Hay & Steinberg 1992). É também pouco abundante a investigação sobre a interação entre os epibiontes e as espécies de algas introduzidas, embora se defenda que os epibiontes podem ter um efeito positivo no hospedeiro, proporcionando proteção contra herbívoros ou *stress* abiótico (Wahl & Hay 1995). No caso de *Caulerpa*, a falta de herbívoros naturais foi proposta como uma explicação para a grande disseminação de *C. taxifolia* no Mediterrâneo (Boudouresque & Verlaque 2002). Sabe-se que as duas espécies introduzidas no Mediterrâneo têm impactos negativos significativos, uma vez que ocupam áreas onde antes existiam ervas marinhas e/ou outras algas, causando modificações nas comunidades bentónicas, nomeadamente ao nível da diversidade e abundância de várias espécies locais, incluindo animais (Piazzi *et al.* 2005), e provocando um decréscimo na biodiversidade local (Ceccherelli & Cinelli 1997, Piazzi *et al.* 2001), com efeitos negativos para a pesca local e para o ecossistema costeiro no geral (Boudouresque *et al.* 1995). *C. taxifolia* foi reportada como hospedando um menor número de espécies de invertebrados do que as algas nativas (Santini-Bellan *et al.* 1996). O estudo de Cebrián *et al.* (2012) mostrou uma relação negativa entre a presença de *C. racemosa* var. *cylindracea* e a abundância do coral vermelho *Paramuricea clavata* (Risso, 1826).

## 1.7. Impactes económicos

Os custos ambientais e económicos das invasões biológicas na primeira década de 2000 foram estimados em 1,4 triliões de dólares americanos por ano, equivalendo a 5% da economia mundial (Engelen & Santos 2009). Segundo Williams *et al.* (2010), somente para a economia da Grã-Bretanha o custo foi de 1,7 biliões de libras por ano, sendo o custo específico de espécies marinhas invasoras relacionadas com o vetor de transporte e aquacultura estimado em mais de 40 milhões de libras por ano.

Embora se afirme que as algas invasoras têm um efeito negativo na economia da pesca e atividades afins, a informação é escassa (Colgan 2003, Davidson *et al.* 2015). Os poucos casos sugeridos, referindo-se a efeitos sobre a pesca e a aquacultura maioritariamente devidos ao seu crescimento sobre redes, cordas, flutuadores e outros equipamentos marítimos, não são suportados por dados quantitativos (Ribera & Boudouresque 1995, Trowbridge 1998, Sinner *et al.* 2000).

Bem documentado é, porém, o efeito que as macroalgas (*e.g.* *Acrothamnion preissii*, *Caulerpa cylindracea*, *C. taxifolia*, *Codium fragile*, *Gracilaria vermiculophylla*, *Lophocladia lallemandii*, *Sargassum muticum*, *Undaria pinnatifida*, *Womersleyella setacea*) têm na degradação de habitats anteriormente dominados por algas calcárias, musgos, pequenas “florestas” submersas e recifes biogénicos, todos importantes para atividades recreativas como o mergulho com escafandro autónomo, apneia e/ou pesca recreativa (Salomidi *et al.* 2012).

Há a considerar ainda o custo das tentativas/medidas de controle e erradicação de espécies invasoras (Schaffelke & Hewitt 2007). Uma vez que as invasões biológicas podem causar danos irreversíveis à biodiversidade, à estrutura e ao funcionamento dos ecossistemas recetores, assim que uma espécie invasora é detetada, é primordial fazer-se uma avaliação da sua distribuição real e do seu impacte na área invadida (Bulleri *et al.* 2012). Se a deteção ocorrer numa fase inicial, a sua erradicação poderá ser possível (Culver & Kuris 2000). Segundo uma análise feita por Schaffelke & Hewitt (2007) os custos associados a estes processos são muito variáveis, não sendo na maioria das vezes clara a forma como as estimativas foram calculadas, o que impossibilita comparações

diretas. Alguns estudos apresentam, no entanto, informação detalhada. Anderson (2005) reporta um custo de 7,6 milhões de dólares para um esforço de contenção de *C. taxifolia* na Califórnia (erradicação, monitorização contínua, investigação e consciencialização pública), incluindo fundos de emergência, uma vez que a introdução foi considerada uma emergência ambiental comparável a um derramamento de crude. Wotton *et al.* (2004) reportam, para a erradicação bem-sucedida de *U. pinnatifida* de uma traineira afundada nas Ilhas Chatham, Nova Zelândia, um gasto de mais de 3.3 milhões de dólares Neozelandeses, dos quais 85% para tentativas falhadas de resgate da traineira, 13% para tratamento *in situ* de gametófitos e esporófitos no casco do navio e 2% para monitorização regular do casco do navio e do litoral adjacente. Miller *et al.* (2004) reportam um gasto de 4.680 dólares para a remoção manual de *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis de uma pequena área invadida na Califórnia. Nos casos de Anderson (2005) e de Wotton *et al.* (2004) houve ainda custos não quantificados para o envolvimento de agências governamentais, autoridades locais, cientistas e outras partes interessadas (Schaffelke & Hewitt 2007).

É importante considerar que o processo de erradicação está associado a um enorme insucesso e deve ser considerado com cautela. Casos de insucesso conhecidos, para além do referido acima para *U. pinnatifida*, e para os quais não há estimativas dos custos envolvidos, incluem, por exemplo, o da tentativa de erradicação de *Caulerpa webbiana* Montagne na ilha do Faial do arquipélago dos Açores (Cardigos *et al.* 2015) e o caso de *Sargassum muticum* no sul do Reino Unido (Critchley *et al.* 1986).

### **1.8. Alterações climáticas: novos cenários**

Pörtner *et al.* (2014) referem que as alterações projetadas para os fatores físicos e biogeoquímicos do oceano, como temperatura, concentração de CO<sub>2</sub> e acidificação, níveis de oxigénio, disponibilidade de nutrientes e quantidade de gelo afetarão a vida marinha, levando as espécies a reagir das seguintes formas: (1) adaptando-se; (2) migrando para regiões com condições climáticas mais apropriadas; ou (3) extinguindo-se na sua distribuição original (Walther *et al.* 2002, Parmesan & Yohe 2003, Parmesan 2006). A extinção de espécies nativas, sensíveis às alterações climáticas, poderá levar a

uma diminuição na diversidade de espécies presentes nas comunidades. Investigação sobre a resposta que algumas espécies têm a alterações dos parâmetros ambientais suprarreferidos indica que a fisiologia e a fenologia reprodutiva podem ser afetadas (Vázquez & Young 2000, Helmuth *et al.* 2002, Stachowicz *et al.* 2002, Fabry *et al.* 2008, Havenhand *et al.* 2008, Feder 2009).

Apesar de existirem poucos dados para avaliar os efeitos das mudanças climáticas nas invasões (Carlton 2001), existe um consenso geral de que as alterações climáticas afetam significativamente os ecossistemas marinhos e podem ter impactes profundos na futura biodiversidade dos oceanos (Pörtner *et al.* 2014, Mazor *et al.* 2018), bem como efeitos dramáticos na estrutura e funcionamento dos ecossistemas em todo o mundo (Carlton 2001, Walther *et al.* 2002). Fatores como o aquecimento e a acidificação dos oceanos são responsáveis pela reorganização das comunidades locais, na medida em que as espécies não nativas têm maior plasticidade e adaptam-se mais eficientemente às mudanças climáticas, ao passo que as espécies nativas muitas vezes extinguem-se. Isto causa alterações nas interações entre as espécies (Wootton *et al.* 2008, Harley 2011), na composição das comunidades (Widdicombe & Spicer 2008), e na própria sobrevivência das espécies (Fabry *et al.* 2008). A disseminação de espécies invasoras, associada às alterações climáticas é, assim, apontada como uma das principais ameaças aos sistemas costeiros marinhos (Stachowicz *et al.* 2002b, Hoegh-Guldberg & Bruno 2010), provocando um impacte nas comunidades marinhas de forma cumulativa no tempo e no espaço.

Sendo as algas marinhas consideradas bons indicadores de alterações ambientais (Harley *et al.* 2006, Faveri *et al.* 2010), a monitorização da sua distribuição no espaço e no tempo pode ajudar a antecipar os efeitos das mudanças globais no biota, permitindo orientar políticas de conservação ambiental e o planeamento de iniciativas de mitigação (Langford 1990).

### **1.9. Invasões marinhas nos Açores**

O arquipélago dos Açores, situado numa zona convergente de três placas tectónicas, a americana, a africana e a europeia, é composto por nove ilhas vulcânicas localizadas no

Atlântico Norte e a uma distância aproximada de 1600 km do continente Português (França *et al.* 2003).

De um modo geral os ecossistemas marinhos em ilhas oceânicas isoladas são caracterizados pela existência de poucas espécies nativas. As populações são normalmente pequenas e há limitação de recursos como o alimento ou o espaço, existindo um nível reduzido de competição e um número reduzido de predadores (Whittaker & Fernández-Palacios 2007). As cadeias tróficas destes sistemas insulares são normalmente simples e apresentam uma menor diversidade funcional comparativamente a ecossistemas continentais similares (Vitousek 1990, Martins *et al.* 2012).

As primeiras espécies marinhas não nativas presentes nos Açores podem ter chegado com os primeiros colonizadores. As embarcações de madeira eram altamente propensas à incrustação de diversas espécies, como pequenos invertebrados e algas. É portanto possível que espécies tidas como nativas, como o poliqueta *Sabella spalanzani*, tenham sido introduzidas no arquipélago dessa maneira (Cardigos *et al.* 2015).

Estão reportadas para os Açores 40 espécies de macroalgas marinhas não nativas (33 Rhodophyta, três Chlorophyta e quatro Ochrophyta, Tabela 1.1). De entre as espécies de macroalgas, *Caulerpa webbiana*, que se saiba ainda confinada à ilha do Faial, teve um impacto negativo considerável nas comunidades costeiras que colonizou, mas tentativas para a sua erradicação resultaram infrutíferas (Chainho *et al.* 2015).

Tabela 1.1: Macroalgas não nativas reportadas para os Açores. Indicação do ano do primeiro registo, potenciais vetores de introdução (a- água de balastro; b- incrustante; c- aquacultura; d- desconhecido), estatuto (E- Estabelecido; NE- Não estabelecido; I- Indeterminado) e referências.

Taxa	1º registo	Vetor	Estatuto	Referências
<b>Rhodophyta</b>				
<i>Aglaothamnion cordatum</i> (Børgesen) Feldmann-Mazoyer	2005 -2007	b	NE	Martins <i>et al.</i> 2014, Micael <i>et al.</i> 2014, Cardigos <i>et al.</i> 2015, Chainho <i>et al.</i> 2015, Gaspar <i>et al.</i> 2019, Neto <i>et al.</i> 2020a b
<i>Amphiroa exilis</i> Harvey	1870			Rosas-Alquicira <i>et al.</i> 2011
<i>Anotrichium furcellatum</i> (J.Agardh) Baldock	2010			Neto <i>et al.</i> 2020a
<i>Antithamnion densum</i> (Suhr) M. Howe	2014			Micael <i>et al.</i> 2014
<i>Antithamnion diminuatum</i> Wollaston	1989	d	E	Athanasiadis & Tittley 1994, Chainho <i>et al.</i> 2015
<i>Antithamnion hubbsii</i> E. Y. Dawson	2014			Micael <i>et al.</i> 2014, Neto <i>et al.</i> 2021a b
<i>Antithamnion pectinatum</i> (Montagne) J. Brauner	1994		E	Athanasiadis & Tittley 1994, Chainho <i>et al.</i> 2015
<i>Acrothamnion preissii</i> (Sonder) E. M. Wollaston	2018			Parente <i>et al.</i> 2018
<i>Antithamnionella boergesenii</i> (Cormaci & G.Furnari) Athanasiadis	2007			León-Cisneros <i>et al.</i> 2012
<i>Antithamnionella spirographidis</i> (Schiffner) E. M. Wollaston	2014			Neto <i>et al.</i> 2020a, 2021a
<i>Antithamnionella ternifolia</i> (J. D. Hooker & Harvey) Lyle	1987	a, b	I	Micael <i>et al.</i> 2014, Vaz-Pinto <i>et al.</i> 2014b, Cardigos <i>et al.</i> 2015, Chainho <i>et al.</i> 2015, Gaspar <i>et al.</i> 2019, Neto <i>et al.</i> 2021a
<i>Asparagopsis armata</i> Harvey	1952-1989	d	E	Vaz-Pinto <i>et al.</i> 2014b, Micael <i>et al.</i> 2014, Cardigos <i>et al.</i> 2015, Chainho <i>et al.</i> 2015, Gaspar <i>et al.</i> 2019, Martins <i>et al.</i> 2019a, Cacabelos <i>et al.</i> 2020, Neto <i>et al.</i> 2020a b c, 2021a b c

Tabela 1.1 (continuação): Macroalgas não nativas reportadas para os Açores. Indicação do ano do primeiro registo, potenciais vetores de introdução (a- água de balastro; b- incrustante; c- aquacultura; d- desconhecido), estatuto (E- Estabelecido; NE- Não estabelecido; I- Indeterminado) e referências.

<i>Asparagopsis armata</i> , fase <i>Falkenbergia rufolanosa</i> (Harvey) F. Schmitz	1952-1989	d	E	Martins <i>et al.</i> 2014, Chainho <i>et al.</i> 2015, Gaspar <i>et al.</i> 2019, Neto <i>et al.</i> 2020a b c d, 2021a b c
<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan	1929	d	E	Schmidt 1929
<i>Bonnemaisonia hamifera</i> Hariot	1989	b	E	Micael <i>et al.</i> 2014, Cardigos <i>et al.</i> 2015, Chainho <i>et al.</i> 2015, Gaspar <i>et al.</i> 2019, Neto <i>et al.</i> 2020c, 2021a b
<i>Ceramium cingulatum</i> Weber-van Bosse	2005 -2007	d	E	Martins <i>et al.</i> 2014, Micael <i>et al.</i> 2014, Vaz-Pinto <i>et al.</i> 2014b, Cardigos <i>et al.</i> 2015, Chainho <i>et al.</i> 2015, Gaspar <i>et al.</i> 2019, Neto <i>et al.</i> 2020b c
<i>Corynomorpha prismatica</i> (J. Agardh) J. Agardh	1990	d	E	Fredericq <i>et al.</i> 1992, Chainho <i>et al.</i> 2015
<i>Grallatoria reptans</i> M.A. Howe	2005 -2007	d	NE	Micael <i>et al.</i> 2014, Vaz-Pinto <i>et al.</i> 2014b, Cardigos <i>et al.</i> 2015, Chainho <i>et al.</i> 2015, Gaspar <i>et al.</i> 2019, Neto <i>et al.</i> 2021a
<i>Grateloupia turuturu</i> Yamada	1914	b	E	Micael <i>et al.</i> 2014, Cardigos <i>et al.</i> 2015, Chainho <i>et al.</i> 2015, Gaspar <i>et al.</i> 2019
<i>Gymnophycus hapsiphorus</i> Huisman & Kraft	2020			Neto <i>et al.</i> 2020c, 2021a
<i>Hypnea flagelliformis</i> Greville ex J. Agardh	2005 -2007	b	NE	Neto & Tittley 1995, Micael <i>et al.</i> 2014, Cardigos <i>et al.</i> 2015, Chainho <i>et al.</i> 2015, Gaspar <i>et al.</i> 2019, Neto <i>et al.</i> 2020b
<i>Hypoglossum heterocystideum</i> (J. Agardh) J. Agardh	2020			Neto <i>et al.</i> 2020a
<i>Laurencia brongniartii</i> J. Agardh	2005 -2007	d	NE	Micael <i>et al.</i> 2014, Cardigos <i>et al.</i> 2015, Chainho <i>et al.</i> 2015, Gaspar <i>et al.</i> 2019, Neto <i>et al.</i> 2020b d, 2021a

Tabela 1.1 (continuação): Macroalgas não nativas reportadas para os Açores. Indicação do ano do primeiro registo, potenciais vetores de introdução (a- água de balastro; b- incrustante; c- aquacultura; d- desconhecido), estatuto (E- Estabelecido; NE- Não estabelecido; I- Indeterminado) e referências.

<i>Laurencia chondrioides</i> Børgesen	2005 -2007	d	NE	Micael <i>et al.</i> 2014, Cardigos <i>et al.</i> 2015, Chainho <i>et al.</i> 2015, Gaspar <i>et al.</i> 2019, Neto <i>et al.</i> 2020b c d
<i>Laurencia dendroidea</i> (J. Agardh) Yamada	2005 -2007	d	NE	Micael <i>et al.</i> 2014, Cardigos <i>et al.</i> 2015, Chainho <i>et al.</i> 2015, Gaspar <i>et al.</i> 2019, Neto <i>et al.</i> 2020a b c d, 2021a
<i>Laurencia minuta</i> Vandermeulen, Garbary & Guiry	2013		I	Neto <i>et al.</i> 2020a b e
<i>Melanothamnus harveyi</i> (Bailey) Díaz-Tapia & Maggs	2005 -2007	b	NE	Micael <i>et al.</i> 2014, Cardigos <i>et al.</i> 2015, Chainho <i>et al.</i> 2015, Gaspar <i>et al.</i> 2019
<i>Melanothamnus sphaerocarpus</i> (Børgesen) Díaz-Tapia & Maggs	2005 -2007	b	NE	Martins <i>et al.</i> 2014, Micael <i>et al.</i> 2014, Cardigos <i>et al.</i> 2015, Chainho <i>et al.</i> 2015, Gaspar <i>et al.</i> 2019, Neto <i>et al.</i> 2020e
<i>Neoizziella divaricata</i> (C. K. Tseng) S. -M. Lin, S. -Y. Yang & Huisman	1986		I	Neto <i>et al.</i> 2020c, 2021a b
<i>Xiphosiphonia pinnulata</i> (Kützinger) Savoie & G. W. Saunders	2005 -2007	b	NE	Micael <i>et al.</i> 2014, Cardigos <i>et al.</i> 2015, Chainho <i>et al.</i> 2015, Gaspar <i>et al.</i> 2019, Neto <i>et al.</i> 2021a
<i>Scageliopsis patens</i> Wollaston	1989	d	I	Tittley & Neto 1994, Chainho <i>et al.</i> 2015
<i>Spongoclonium caribaeum</i> (Børgesen) M. J. Wynne	2005 -2007	b	NE	Micael <i>et al.</i> 2014, Cardigos <i>et al.</i> 2015, Chainho <i>et al.</i> 2015, Gaspar <i>et al.</i> 2019, Neto <i>et al.</i> 2020b, 2021a
<i>Symphyocladia marchantioides</i> (Harvey) Falkenberg	1971	d	E	Ardré <i>et al.</i> 1974, Chainho <i>et al.</i> 2015
<b>Chlorophyta</b>				
<i>Caulerpa webbiana</i> Montagne	2002	d	E	Cardigos <i>et al.</i> 2006, Chainho <i>et al.</i> 2015
<i>Caulerpa prolifera</i> (Forsskål) J. V. Lamouroux	2019	a, c	E	Cacabelos <i>et al.</i> 2019a, Neto <i>et al.</i> 2021a
<i>Codium fragile</i> subsp. <i>fragile</i> (Suringar) Hariot	1993	b	E	Tittley & Neto 1994, Chainho <i>et al.</i> 2015

Tabela 1.1 (continuação): Macroalgas não nativas reportadas para os Açores. Indicação do ano do primeiro registo, potenciais vetores de introdução (a- água de balastro; b- incrustante; c- aquacultura; d- desconhecido), estatuto (E- Estabelecido; NE- Não estabelecido; I- Indeterminado) e referências.

<b>Ochrophyta</b>				
<i>Hydroclathrus tilesii</i> (Endlicher) Santiañez & M. J. Wynne	2018		E	Neto <i>et al.</i> 2020 a b c d, 2021b c
<i>Papenfussiella kuromo</i> (Yendo) Inagaki	1990	d	NE	Tittley <i>et al.</i> 2009, Chainho <i>et al.</i> 2015
<i>Petalonia binghamiae</i> (J. Agardh) K. L. Vinogradova	1985	b	E	Yoneshigue 1985, Chainho <i>et al.</i> 2015
<i>Sargassum stenophyllum</i> C. Martius	1844		E	Seubert 1844, Drouët 1866, Neto 1994

### 1.10. *Asparagopsis armata* – caso de estudo

*Asparagopsis armata* Harvey, foi a espécie selecionada para investigação no presente estudo, pelo elevado caráter invasivo que aparentava ter nas comunidades litorais da ilha de São Miguel (Neto 1997, Micael *et al.* 2014). Descrita com base em exemplares nativos da Austrália e Nova Zelândia (Horridge 1951, Guerra-García *et al.* 2012), os primeiros registos da introdução desta espécie no Atlântico e Mediterrâneo datam do início da década de 1920, com o primeiro registo de sua ocorrência na Europa em 1923 (Sauvageau 1925). Atualmente está amplamente distribuída, desde as costas ocidentais da Inglaterra e Irlanda, costa atlântica de França, Espanha e Portugal até às Ilhas Canárias, e em todo o Mar Mediterrâneo. Está igualmente presente nos Oceanos Pacífico e Índico (Feldmann & Feldmann 1942, Guiry & Dawes 1992, Garon-Lardiere 2004, Kraan & Barrington 2005). Embora alguns autores (ver Micael *et al.* 2014, Chainho *et al.* 2015) indiquem que o primeiro registo da sua presença nos Açores data de 1989, Tittley & Neto (2005) referem 1952, a data que vamos considerar neste estudo.

*A. armata* tem um ciclo de vida complexo do tipo diplohaplôntico com meiose espórica (Ní Chualáin *et al.* 2004, Pacios *et al.* 2011), com alternância de três fases distintas: a gametófita, a carposporófita e a tetrasporófita (Fig. 1.4). A geração gametófita é representada por gametófitos frondosos haploides masculinos e femininos que produzem gametas ( $n$ ), em órgãos reprodutivos específicos, espermatângios e carpogónio, respetivamente. Após a fertilização dos gametas, desenvolve-se um carposporófito ( $2n$ ), normalmente epífita do gametófito. Os carpósporos produzidos por esta geração carposporófita são libertados na coluna de água, onde normalmente germinam e originam tetrasporófitos filamentosos diploides. Cada tetrasporófito produz quatro tetrásporos ( $n$ ) por meiose que, após libertação na água, germinam e originam novos gametófitos masculinos e femininos. O tetrasporófito, inicialmente considerado como uma espécie distinta denominada *Falkenbergia rufolanosa* (Harvey) F.Schmitz (Feldmann & Feldmann 1939, Ní Chualáin *et al.* 2004), é atualmente considerado um sinónimo da espécie (ver Guiry & Guiry 2020).

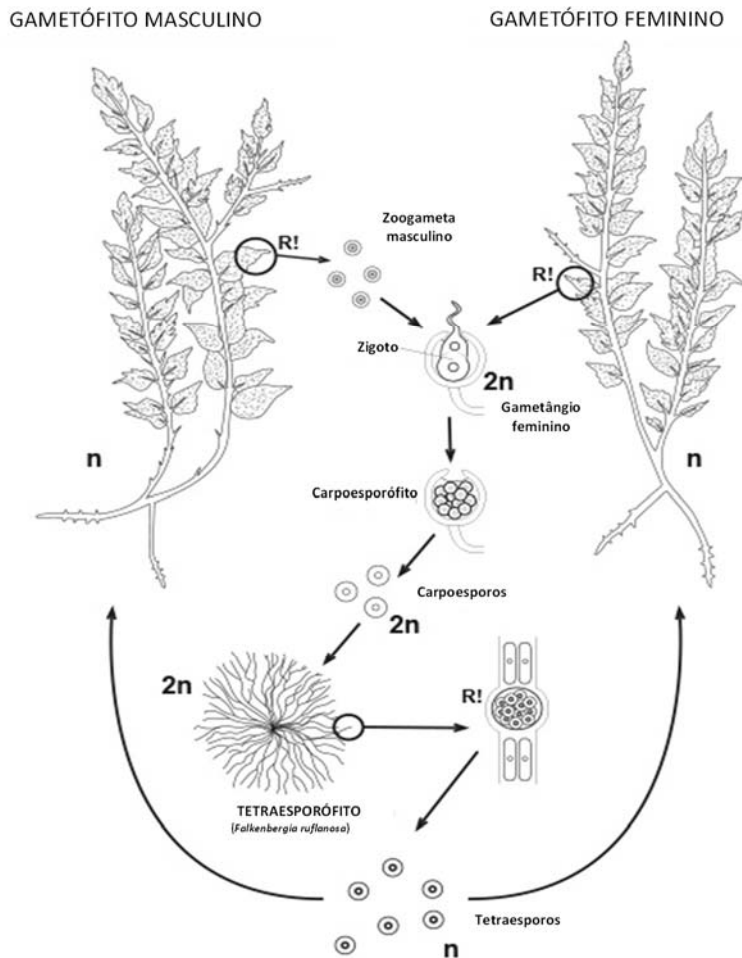


Figura 1.4: Representação esquemática do ciclo de vida de *Asparagopsis armata* (adaptado de Lloréns *et al.* 2012).

O gametófito possui estolones e rizoides basais que facilitam a sua fixação ao substrato e propagação, são responsáveis pela elevada capacidade desta espécie em colonizar novos habitats, já que favorecem a competição pelo espaço com as espécies nativas (Andreakis *et al.* 2004, Ní Chualáin *et al.* 2004, Soler-Hurtado & Guerra-García 2011). Dada a sua ampla distribuição e natureza invasiva, *A. armata* encontra-se na lista das 100 piores espécies invasoras no Mediterrâneo (Streftaris & Zenetos 2006) sendo, por isso, alvo de considerável investigação, nomeadamente estudos a nível: (i) taxonómico e morfológico (como os de Børgesen 1915, Feldmann & Feldmann 1939, Ní Chualáin *et al.* 2004); (ii) genético (como os de Andreakis *et al.* 2004, Ní Chualáin *et al.* 2004); (iii) bioquímico (como os de McConnell & Fenical 1977, Woolard *et al.* 1979 para compostos halogenatos, os de Alves *et al.* 2016, 2018 sobre actividade antitumoral, os de Paul *et al.* 2006 e Genovese *et al.* 2009 sobre actividade antibacteriana, o de Pinteus *et al.* 2018 sobre atividade antioxidante e o de

Jacinto 2015 sobre atividade ecotoxicológica, entre outros); e (iv) potencial como biofiltro em aquicultura (Mata 2008). No entanto são muito poucos os estudos feitos sobre o seu impacto ecológico e/ou económico ver (Nyberg & Wallentinus 2005, Pacios *et al.* 2011, Guerra-García *et al.* 2012, Katsanevakis *et al.* 2014) e nenhum nos Açores.

Com este estudo, pretende-se investigar o efeito que *A. armata* tem nas comunidades do litoral dos Açores e prever o seu comportamento num cenário de aquecimento global, através do desenvolvimento das seguintes tarefas:

- avaliação das alterações ocorridas a longo prazo nas comunidades algais do litoral da ilha de São Miguel, comparando a estrutura atual com a que dominava há mais de vinte anos atrás (reportada por Neto 1997);
- avaliação dos padrões de distribuição das espécies *A. armata*, *A. taxiformis* e da comunidade algal associada;
- determinação da extensão da distribuição de *A. armata* e do papel que os herbívoros nativos podem ter no controlo das suas populações;
- comparação dos efeitos que *A. armata* e *A. taxiformis* têm ao nível da comunidade;
- avaliação da taxa de sobrevivência e crescimento de *A. armata* sob diferentes regimes de temperatura, simulando futuros cenários de alterações climáticas.

## 2. CARACTERIZAÇÃO GERAL DO LOCAL DE ESTUDO

O arquipélago dos Açores está localizado no Oceano Atlântico entre 37° - 40°N e 25° - 31°W e é composto por 9 ilhas e vários ilhéus, ocupando uma área aproximada de 2.344 km<sup>2</sup> demarcando o limite norte da Macaronésia. Fica situado aproximadamente a meio do Nordeste Atlântico, numa zona temperada quente, sendo influenciado por massas de ar tropical, temperado frio e polar (Morton *et al.* 1998). As ilhas são de origem vulcânica e encontram-se na zona da Crista Médio-Atlântica, que separa a placa Americana, a Oeste, das placas Euroasiática e Africana, a Este (Fig. 2.1).

Na generalidade, as costas das ilhas têm plataformas basálticas baixas, dominadas por escoadas lávicas compactas e/ou blocos rochosos, praias arenosas e de calhau rolado, e escarpas altas e íngremes. Devido à inexistência de uma plataforma continental, profundidades da ordem dos 1000 metros ocorrem a apenas 200 metros da costa (Morton *et al.* 1998, Wallenstein *et al.* 2009a).

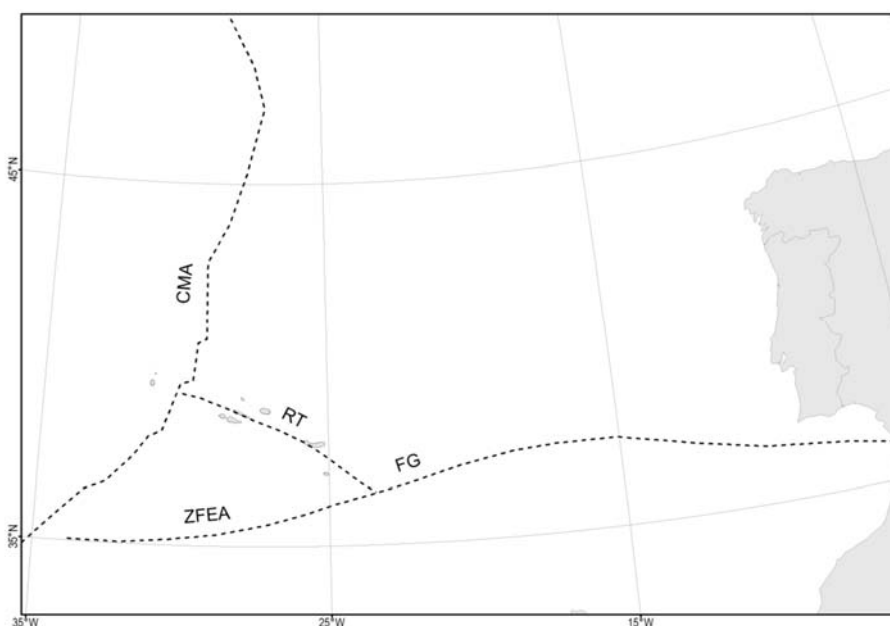


Figura 2.1: Localização do arquipélago dos Açores e representação das principais estruturas tectónicas. CMA - Crista Média Atlântica; ZFEA - Zona de Fratura Este dos Açores; FG - Falha da Glória; RT - Rift da Terceira (em Pacheco *et al.* 2013).

### 2.1. Correntes e massas de água

Devido à sua localização, fronteira norte do giro subtropical do Atlântico Norte, os Açores são caracterizados por um elevado gradiente horizontal de temperatura e são muito

influenciados pela Corrente do Golfo conforme descrito, por exemplo, por Santos *et al.* (1995) (Fig. 2.2). Esta corrente é responsável pelo transporte de massas de água superficiais quentes originadas nas zonas equatoriais e tropicais a oeste para as águas frias do Atlântico Norte.

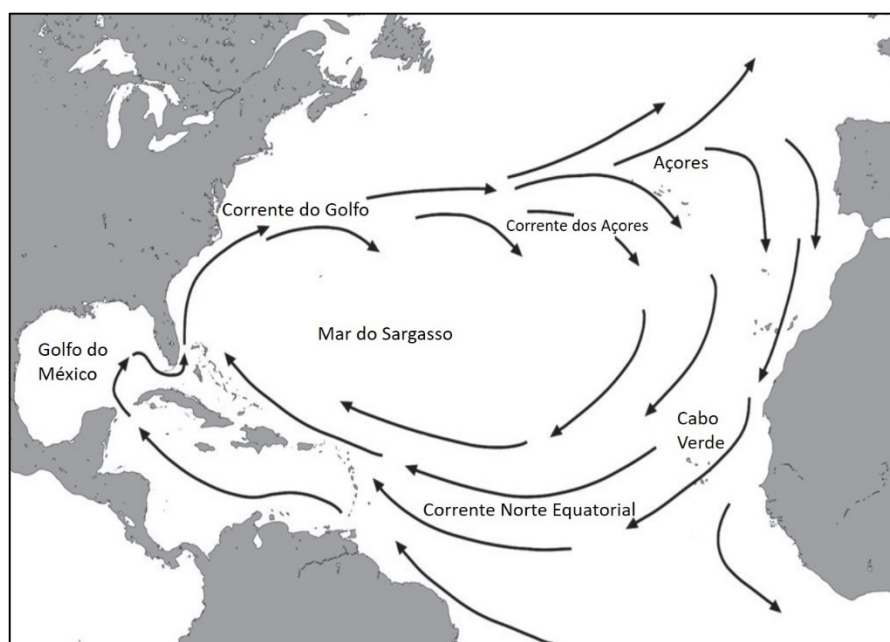


Figura 2.2: Esquema geral da Corrente do Golfo (adaptado de Putman & He 2013).

A Corrente do Golfo (CG) é uma das mais fortes correntes oceânicas, podendo atingir velocidades da ordem dos 2,5 m/s. Possui ramificações, como a Corrente do Atlântico Norte (CAN, norte dos Açores) que transporta águas frias e domina a circulação, e a Corrente dos Açores (CA, sul dos Açores) que transporta águas mais quentes e que apresenta um conjunto complexo de frentes, meandros e vórtices de pequena ou mesoescala. Devido aos padrões da CG, as águas dos Açores são caracterizadas por um regime de alta salinidade, temperatura relativamente alta e baixo nível de nutrientes.

## 2.2. A ilha de São Miguel

A ilha de São Miguel tem aproximadamente 820 mil anos (Sibrant *et al.* 2015). Zbyszewski *et al.* (1958, 1959) na sua análise geomorfológica da ilha, definiram a existência de oito regiões distintas: Maciço Vulcânico das Sete Cidades, Região dos Picos, Maciço Vulcânico de Água de Pau (Vulcão do Fogo), Planalto da Achada das Furnas, Vulcão das Furnas, Vulcão

da Povoação, Região da Tronqueira e do Nordeste e o Planalto Setentrional ou Plataforma Litoral do Norte.

A linha costeira da ilha, com cerca de 155 km, é constituída maioritariamente por falésias altas e íngremes de difícil acesso por terra, embora existam algumas praias de areia e de calhau rolado de diferentes dimensões (Neto 1997, Morton *et al.* 1998). Estão definidas seis áreas marinhas protegidas para a ilha, totalizando uma área superior a 7.440 hectares. Existe a área protegida para a gestão de habitats ou espécies do Ilhéu de Vila Franca do Campo (SMG6) e cinco áreas protegidas de gestão de recursos, localizadas entre Caloura e Ilhéu de Vila Franca do Campo (SMG19), na costa Este (SMG20), entre Ponta do Cintrão e a Ponta da Maia (SMG21), entre Porto das Capelas e a Ponta das Calhetas (SMG22) e entre a Ponta da Ferraria e a Ponta da Bretanha (SMG23) (Decreto Legislativo Regional n.º 19/2008/A).

O hidrodinamismo é mais forte na costa norte e responsável pela maior erosão naquela parte da ilha. As tempestades mais intensas são sempre de Oeste, sendo a costa norte mais influenciada por ondas vindas de noroeste, e a costa sul por ondas de proveniência sudoeste (Borges 1995). As marés são semidiurnas e a sua amplitude é inferior a 2 metros, variando em média entre 0,16 na baixa-mar e 1,89 m na preia-mar (Antunes 2007). A temperatura de superfície da água do mar varia regularmente ao longo do ano, observando-se valores médios entre os 15 e os 23 °C (Neto 1997, DETRA 2013, Sbrocco & Barber 2013).

As comunidades bióticas bênticas das costas rochosas da zona entre-marés e da zona submersa pouco profunda de São Miguel são, à semelhança das restantes ilhas, dominadas por macroalgas (Neto 1997, Wallenstein *et al.* 2009a). De acordo com estes autores, na zona entre-marés são comuns as algas verdes dos géneros *Ulva* e *Blidingia*, as crostas (maioritariamente Ochrophyta e Rhodophyta), musgo algal (emaranhado de pequenas algas, formando tapetes de espessura variável que pode ser monoespecífico ou multiespecífico, Wallenstein *et al.* 2009a), algumas algas frondosas (tais como *Fucus*, *Gelidium* nas zonas mais elevadas; *Cystoseira*, *Ellisolandia*, *Laurencia*, *Osmundea*, *Pterocladia* nas zonas mais baixas). Na zona submersa adjacente, a comunidade algal dos

primeiros metros de profundidade (até cerca dos 10 metros) apresenta igualmente musgo algal, normalmente multiespecífico (composto por *Aglaothamnion*, *Callithamnion*, *Gastroclonium*, *Herposiphonia*, *Lophosiphonia*, *Polysiphonia*, *Pterosiphonia*, *Sphacelaria*), mas é dominada por algas frondosas (e.g. as algas calcárias eretas *Ellisolandia*, *Jania*; as algas vermelhas *Dasya* e *Pterocladella*, e as algas castanhas *Dictyota* e *Halopteris*). A profundidades mais elevadas (entre 25 e 30 metros) predominam *Dictyota*, *Halopteris*, *Plocamium cartilagineum*, *Sphaerococcus coronopifolius*, *Symphycladia marchantioides* and *Zonaria tournefortii*.

### 2.3. Locais de estudo

Para este trabalho foram selecionados 3 locais na costa sul da ilha de São Miguel (São Roque, Lagoa e Caloura, Fig.2.3), localizados dentro de baías envolvendo águas pouco profundas, permitindo fácil acesso por terra, não sendo necessário usar embarcação para a realização das amostragens. Caracterizados por condições muito semelhantes ao nível de exposição ao hidrodinamismo, a zona entremarés de todos os locais é caracterizada por escoada lávica, com declive relativamente suave, que continua a nível subtidal e que apresenta, a este nível, alguns calhaus, blocos de vários tamanhos e algumas manchas de areia.



Figura 2.3: Localização dos locais de estudo na ilha de São Miguel (por Nuno V. Álvaro 2016).

### 3. VARIAÇÕES TEMPORAIS NA ESTRUTURA DAS COMUNIDADES SUBTIDAIS DE MACROALGAS

Neste capítulo, investigou-se possíveis alterações a longo prazo na comunidade algal do litoral pouco profundo de São Miguel (Açores), comparando a estrutura desta comunidade atual com a que dominava há vinte anos atrás (Neto 1997).

#### 3.1. Metodologia

Sendo objetivo deste capítulo fazer uma comparação a longo termo ( $\approx 20$  anos) das comunidades algais da ilha de São Miguel, seguiu-se sempre que possível a metodologia do estudo original de Neto (1997). A forte tempestade tropical “*Gaston*”, que assolou a ilha de São Miguel em setembro de 2016 (Brown 2017), destruiu o acesso à rampa do porto de São Vicente de Ferreira, impossibilitando o acesso ao mar. Ficou assim impossibilitado o trabalho de campo no local investigado por Neto (1997) na costa norte da ilha. Para garantir maior robustez estatística aos resultados, aumentou-se o número de locais de amostragem na costa sul. Adicionalmente ao local amostrado por Neto (1997), São Roque, o trabalho desenrolou-se em dois novos locais, Lagoa e Caloura (Fig. 3.1), escolhidos pelo seu fácil acesso ao mar e proximidade a Ponta Delgada, permitindo assim fazer as recolhas mensais com segurança.



Figura 3.1: Ilha de São Miguel com os locais de amostragem de Neto (1997) representados com um quadrado (São Roque e São Vicente Ferreira) e os locais de amostragem deste estudo representados com um círculo preenchido a negro (São Roque, Lagoa e Caloura).

Outra alteração metodológica envolveu reduzir os níveis de profundidade amostrados, uma vez que se aumentou o número de locais. Assim amostraram-se apenas 2 níveis de profundidade, correspondentes aos extremos dos três amostrados por Neto (1997) (5, 10 e 15 metros). Esta alteração justifica-se, por um lado, por Neto (1997) considerar que os 10 metros de profundidade marcavam a transição entre os níveis mais superficial e profundo, apresentando comunidades mistas entre aqueles dois níveis. Por outro lado, e mais recentemente, Wallenstein *et al.* (2008) sugeriram que a amostragem da zona subtidal pouco profunda seja feita em faixas de 2 metros a cada profundidade escolhida, em intervalos não inferiores a 6 metros. Assim, no presente estudo a amostragem foi efetuada entre os 4 e 6 metros (nível menos profundo) e entre os 12 e os 14 metros (nível mais profundo). A última alteração implementada foi a nível temporal. Neto (1997) amostrou mensalmente durante dois anos. Neste estudo optou-se por fazer amostragem mensal no primeiro ano. No segundo ano amostrou-se unicamente nos meses em que se detetou a presença da *Falkenbergia* sp. e/ou de *Asparagopsis armata*. Isto permitiu simplificar o trabalho laboratorial, uma vez que a identificação das algas presentes nas amostras foi muito demorada, devido à elevada presença de algas epífitas, atrasando em muito o tempo previsto inicialmente para esta tarefa. Esta decisão resultou em doze amostragens no ano 1 (novembro de 2016 a outubro 2017 e quatro amostragens no ano 2 (entre maio e agosto de 2018).

### **3.1.1. Estrutura das comunidades de macroalgas**

#### **3.1.1.1. Recolhas de amostras**

A metodologia adotada para a recolha das amostras e posterior tratamento laboratorial foi a usada por Neto (1997). A amostragem foi efetuada com recurso a escafandro autónomo. Utilizou-se um quadrado de 2.500 cm<sup>2</sup> (50×50 cm) e fizeram-se 3 leituras visuais da percentagem de cobertura dos taxa *A. armata*, *A. taxiformis* e *Falkenbergia* sp. (seguindo a metodologia de Dethier *et al.* 1993). Após cada leitura, toda a área ocupada pelo quadrado foi raspada com o auxílio de um formão para um saco de rede fina. As amostras, devidamente etiquetadas, foram transportadas para laboratório, onde foram, sempre que possível, triadas em fresco com o auxílio de lupa (*Zeiss Stemi 2000-C*, *Leica M80*) e

microscópio (*Zeiss AXIO Imager.A1*). As algas foram identificadas até ao nível taxonómico mais baixo possível, recorrendo a diversas floras e chaves dicotómicas (*e.g.* Dixon & Irvine 1978, Lawson & John 1982, Burrows 1991, Maggs & Hommersand 1993, Irvine 1995, Afonso-Carrillo 1999, Brodie *et al.* 2007). Após identificação, a totalidade de biomassa de cada taxa foi colocada em recipientes de alumínio e/ou caixas de *Petri*, as quais foram colocadas numa estufa com circulação de ar forçado (da marca *VWR* e modelo VL 115) onde permaneceram durante 48 horas a 60 °C. Terminado este período, determinou-se a biomassa utilizando uma balança de precisão (da marca *Kern* e modelo ALJ 220-5DNM).

### **3.1.1.2. Análise dos dados**

Os dados de ambos os estudos em análise foram registados e organizados em folhas de cálculo e posteriormente analisados estatisticamente usando o software *PRIMER 6 & PERMANOVA* (Clarke & Gorley 2006).

Para se investigar a existência de alterações na estrutura da comunidade algal, entre os dados desta investigação (atual) e os dados de Neto (1997, histórico), usou-se uma análise *PERMANOVA* (Anderson 2001) com um desenho misto com 4 fatores: data (histórico vs. atual, fixo), ano (aleatório e aninhado em data), local (aleatório e aninhado em data e ano) e mês (aleatório e aninhado em data, ano e local). Os dados foram analisados usando os índices de similaridade *Jaccard* e *Bray-Curtis* (sem transformação). O primeiro avalia somente diferenças ao nível da composição específica das comunidades; o segundo dá maior ênfase a alterações na abundância das espécies. Utilizou-se uma análise *Multidimensional Scaling (MDS)* para visualizar as diferenças encontradas. A análise *SIMPER* foi utilizada para verificar quais as algas que contribuem para as alterações observadas na estrutura da comunidade.

Todos os taxa algais foram organizados em 6 grupos morfofuncionais de acordo com Steneck & Dethier (1994): articuladas calcárias (ArC); corticadas (Cor); corticadas foliosas (CoF); filamentosas (Fil); foliosas (Fol); e frondosas (Fro). Recorreu-se à análise *PERMANOVA* com o desenho descrito acima para analisar alterações na abundância dos vários grupos morfofuncionais entre os dados históricos e atuais, utilizando-se a distância Euclidiana como índice de similaridade. Esta mesma análise foi também usada para avaliar

se existiam diferenças na abundância de algas não nativas (Micael *et al.* 2014, Chainho *et al.* 2015 entre outros) entre os dados de Neto (1997) e os deste trabalho.

### 3.2. Resultados

Do total das 288 amostras recolhidas no período total de 16 meses de amostragem (novembro de 2016 a outubro de 2017 e maio a agosto de 2018), foram identificados **198 taxa** (Anexo 1), compreendendo **127 Rhodophyta**, **38 Chlorophyta** e **33 Ochrophyta**. O total de taxa corresponde a cerca de **49%** do total de taxa de macroalgas registadas para o arquipélago (405) por Freitas *et al.* (2019).

A análise comparativa da estrutura das comunidades algais (Tabela 3.1, Fig. 3.2) revelou diferenças significativas e consistentes nos dados temporais a ambos os níveis de profundidade (4-6 m e 12-14 m).

Tabela 3.1: Análise *PERMANOVA* com base numa matriz de similaridade *Bray-Curtis* para comparação da estrutura das comunidades algais e numa matriz de similaridade *Jaccard* para comparação da composição específica das comunidades aos níveis de profundidade 4-6 m e 12-14 m; valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

<i>Bray-Curtis</i>	4-6 m	Fatores	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
		Dados temporais	1	91174	13253	<b>0,001</b>
		Ano (Dt)	4	7149	16892	0,057
		Mês (Ano (Dt))	34	4225	0,600	1,000
		Local (Mês (Ano (Dt)))	55	7076	70692	<b>0,001</b>
		Residual	187	1001		
	12-14 m					
		Dados temporais	1	1,12E+09	11886	<b>0,001</b>
		Ano (Dt)	4	9877	17382	<b>0,004</b>
		Mês (Ano (Dt))	34	5594	0,859	0,967
		Local (Mês (Ano (Dt)))	55	6510	37716	<b>0,001</b>
		Residual	190	1726		
<i>Jaccard</i>	4-6 m	Fatores	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
		Dados temporais	1	1,09E+09	77992	<b>0,001</b>
		Ano (Dt)	4	15260	34868	<b>0,001</b>
		Mês (Ano (Dt))	34	4245	0,725	0,999
		Local (Mês (Ano (Dt)))	55	5891	53132	<b>0,001</b>
		Residual	187	1109		
	12-14 m					
		Dados temporais	1	1,26E+09	99833	<b>0,001</b>
		Ano (Dt)	4	13711	25574	<b>0,001</b>
		Mês (Ano (Dt))	34	5190	12565	<b>0,001</b>
		Local (Mês (Ano (Dt)))	55	4130	29571	<b>0,001</b>
		Residual	190	1397		

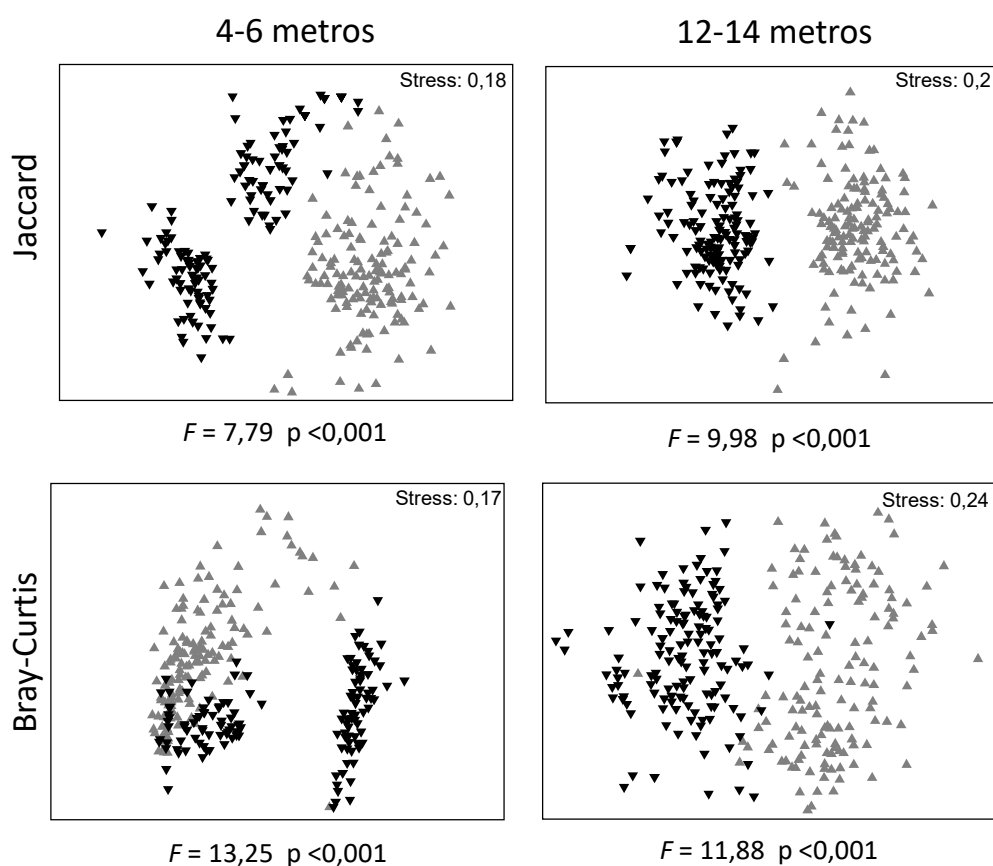


Figura 3.2: MDS evidenciando diferenças significativas na estrutura as comunidades de ambos os níveis de profundidade entre os dados históricos (triângulos pretos) e os atuais (triângulos cinzentos) tendo como base a composição da comunidade, traduzida no índice de *Jaccard*, bom como a respetiva estrutura, medida pelo índice de *Bray-Curtis*.

A análise *SIMPER* revelou a contribuição de vários *taxa* para as alterações observadas na estrutura da comunidade ao longo do tempo, a ambos os níveis de profundidade.

No nível menos profundo 14 *taxa* contribuíram para cerca de 90% das diferenças encontradas (Tabela 3.2), sendo que apenas seis deles foram responsáveis por 70% dessas diferenças. No geral, verificou-se um decréscimo na abundância em relação aos dados históricos, incluindo das espécies introduzidas *A. armata* e *Symphocladia marchantioides*. Só *Jania* sp. revelou uma ligeira subida na biomassa média.

Tabela 3.2: Valores médios de biomassa seca ( $\text{gm}^{-2}$ ), e percentagem de contribuição dos taxa algais para as diferenças na estrutura da comunidade entre os dois períodos estudados (análise SIMPER), para o nível de profundidade de 4-6 m. A cinzento as algas responsáveis por, cumulativamente, 70% das diferenças.

Taxa	Dados históricos (Neto 1997)	Dados atuais (este estudo)	Contribuição %	% acumulada
<i>Ellisolandia elongata</i>	206,26	196,14	24,56	24,56
<i>Jania</i> sp.	127,98	140,94	17,08	41,64
<i>Asparagopsis armata</i>	84,42	4,05	9,65	51,29
<i>Pterocladia capillacea</i>	81,92	0,09	7,87	59,16
<i>Halopteris scoparia</i>	56,42	20,42	6,50	65,67
<i>Plocamium cartilagineum</i>	41,87	1,62	4,91	70,57
<i>Hypnea musciformis</i>	49,22	2,10	4,90	75,47
<i>Symphyocladia marchantioides</i>	32,33	14,22	4,07	79,55
<i>Corallina officinalis</i>	36,34	0,00	3,74	83,29
<i>Chondracanthus acicularis</i>	27,70	0,00	2,68	85,96
<i>Jania rubens</i>	19,16	0,00	1,96	87,92
<i>Jania longifurca</i>	11,53	0,00	1,08	89,00
<i>Zonaria tournefortii</i>	8,76	0,10	1,00	90,00
<i>Dictyota dichotoma</i>	9,97	0,01	0,99	90,99

No nível mais profundo 24 taxa contribuíram para cerca de 90% das diferenças encontradas entre dados históricos e atuais (Tabela 3.3), sendo que nove deles foram responsáveis por 70% dessas diferenças, Também neste nível se verificou em geral um decréscimo na abundância de todos os taxa em relação aos dados históricos, incluindo as espécies introduzidas *A. armata* e *S. marchantioides*. No entanto, nas algas calcárias observou-se um aumento de abundância.

Tabela 3.3: Valores médios de biomassa seca ( $\text{gm}^{-2}$ ), e percentagem de contribuição dos taxa algais para as diferenças na estrutura da comunidade entre os dois períodos estudados (análise *SIMPER*), para o nível de profundidade de 12-14 m. A cinzento as algas responsáveis por, cumulativamente, 70% das diferenças.

Taxa	Dados históricos (Neto, 1997)	Dados atuais (este estudo)	Contribuição %	% acumulada
<i>Halopteris scoparia</i>	68,11	5,25	15,52	15,52
<i>Zonaria tournefortii</i>	75,51	6,14	14,27	29,79
<i>Symphyocladia marchantioides</i>	40,62	11,01	8,27	38,06
<i>Ellisolandia elongata</i>	7,07	34,66	7,29	45,35
<i>Asparagopsis armata</i>	32,41	2,04	6,11	51,46
<i>Plocamium cartilagineum</i>	32,17	0,45	5,72	57,18
<i>Dictyota dichotoma</i>	24,84	0,01	5,50	62,68
<i>Hypnea musciformis</i>	22,54	0,21	4,25	66,93
<i>Pterocladia capillacea</i>	18,07	0,02	4,04	70,97
<i>Jania</i> sp.	3,29	13,50	3,27	74,23
<i>Codium elisabethiae</i>	6,93	0,21	1,95	76,19
<i>Halopteris filicina</i>	1,84	6,15	1,73	77,92
<i>Cladophora prolifera</i>	0,36	5,39	1,56	79,48
<i>Gongolaria abies-marina</i>	5,38	2,04	1,56	81,04
<i>Sphaerococcus coronopifolius</i>	8,02	0,00	1,25	82,29
<i>Taonia atomaria</i>	3,71	2,57	1,15	83,44
<i>Chondracanthus acicularis</i>	4,34	0,00	1,14	84,58
<i>Dasya crouaniana</i>	0,00	3,43	0,97	85,56
<i>Colpomenia sinuosa</i>	3,67	0,36	0,93	86,48
<i>Dictyota</i> sp.	0,00	3,91	0,91	87,39
<i>Sargassum furcatum</i>	0,00	3,73	0,83	88,23
<i>Rhodomenia holmesii</i>	2,75	0,00	0,77	89,00
<i>Aglaothamnion bipinnatum</i>	1,70	0,00	0,65	89,65
<i>Dasya hutchinsiae</i>	0,47	2,29	0,58	90,23

A análise da abundância dos diferentes grupos morfofuncionais revelou resultados distintos para cada nível de profundidade. No nível mais superficial registou-se uma redução significativa na abundância entre os dados históricos e atuais em calcárias articuladas, corticadas, corticadas foliosas e foliosas (Tabela 3.4, Fig. 3.3). No nível mais profundo, observou-se um aumento significativo na abundância de calcárias articuladas e filamentosas, e uma diminuição significativa na abundância de corticadas, corticadas foliosas e foliosas (Tabela 3.5, Fig. 3.4).

Tabela 3.4: Resultados da análise *PERMANOVA* com a comparação temporal da abundância dos vários grupos morfofuncionais de macroalgas entre os dados históricos e atuais para o nível de profundidade 4-6 m; valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

4-6 m	Grupo	Fatores	df	MS	Pseudo-F	P(per)
	<b>Articuladas calcárias</b>					
		Dados temporais	1	2,72E+09	55478	<b>0,038</b>
		Ano (Dt)	4	33584	0,401	0,829
		Mês (Ano(Dt))	34	1,35E+09	0,286	1,000
		Local (Mês(Ano(Dt)))	55	4,77E+09	12271	<b>0,001</b>
		Res	187	38839		
	<b>Corticadas</b>					
		Dados temporais	1	4,29E+10	23497	<b>0,002</b>
		Ano (Dt)	4	2,03E+08	47738	<b>0,003</b>
		Mês (Ano(Dt))	34	41506	0,390	0,999
		Local (Mês(Ano(Dt)))	55	1,07E+09	8623	<b>0,001</b>
		Res	187	12427		
	<b>Corticadas foliosas</b>					
		Dados temporais	1	18703	64684	<b>0,027</b>
		Ano (Dt)	4	2982	15335	0,216
		Mês (Ano(Dt))	34	1918	0,881	0,642
		Local (Mês(Ano(Dt)))	55	2187	45807	<b>0,001</b>
		Res	187	478		
	<b>Filamentosas</b>					
		Dados temporais	1	1050	0,659	0,464
		Ano (Dt)	4	1674	14279	0,250
		Mês (Ano(Dt))	34	1154	1007	0,448
		Local (Mês(Ano(Dt)))	55	1152	60979	<b>0,001</b>
		Res	187	189		
	<b>Foliosas</b>					
		Dados temporais	1	45456	6175	<b>0,024</b>
		Ano (Dt)	4	7121	0,957	0,438
		Mês (Ano(Dt))	34	7396	11793	0,294
		Local (Mês(Ano(Dt)))	55	6301	35853	<b>0,001</b>
		Res	187	1758		
	<b>Frondosas</b>					
		Dados temporais	1	393	0,811	0,432
		Ano (Dt)	4	521	19655	0,141
		Mês (Ano(Dt))	34	259	0,951	0,537
		Local (Mês(Ano(Dt)))	55	273	46531	<b>0,001</b>
		Res	187	58749		

Tabela 3.5: Resultados da análise *PERMANOVA* com a comparação temporal da abundância dos vários grupos morfofuncionais de macroalgas entre os dados históricos e atuais para o nível de profundidade 12-14 m; valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

12-14 m	Group	Fatores	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
<b>Articuladas calcárias</b>						
		Dados temporais	1	32922	61347	<b>0,032</b>
		Ano (Dt)	4	5585	1,610	0,181
		Mês (Ano(Dt))	34	3729	0,253	1,000
		Local (Mês(Ano(Dt)))	55	14737	16712	<b>0,001</b>
		Res	190	882		
<b>Corticadas</b>						
		Dados temporais	1	1,41E+10	12326	<b>0,007</b>
		Ano (Dt)	4	1,29E+09	6178	<b>0,001</b>
		Mês (Ano(Dt))	34	20149	0,947	0,543
		Local (Mês(Ano(Dt)))	55	21276	39447	<b>0,001</b>
		Res	190	5394		
<b>Corticadas foliosas</b>						
		Dados temporais	1	4,36E+09	35039	<b>0,001</b>
		Ano (Dt)	4	12422	12127	0,341
		Mês (Ano(Dt))	34	10405	0,623	0,940
		Local (Mês(Ano(Dt)))	55	16714	37644	<b>0,001</b>
		Res	190	4440		
<b>Filamentosas</b>						
		Dados temporais	1	3640	49503	<b>0,031</b>
		Ano (Dt)	4	638	0,589	0,693
		Mês (Ano(Dt))	34	1133	0,890	0,604
		Local (Mês(Ano(Dt)))	55	1273	39765	<b>0,001</b>
		Res	190	320		
<b>Foliosas</b>						
		Dados temporais	1	37326	11745	<b>0,007</b>
		Ano (Dt)	4	3151	11325	0,367
		Mês (Ano(Dt))	34	2781	0,891	0,670
		Local (Mês(Ano(Dt)))	55	3122	38131	<b>0,001</b>
		Res	190	819		
<b>Frondosas</b>						
		Dados temporais	1	87794	0,121	0,810
		Ano (Dt)	4	840	10673	0,422
		Mês (Ano(Dt))	34	773	15174	0,090
		Local (Mês(Ano(Dt)))	55	509	22142	<b>0,001</b>
		Res	190	230		

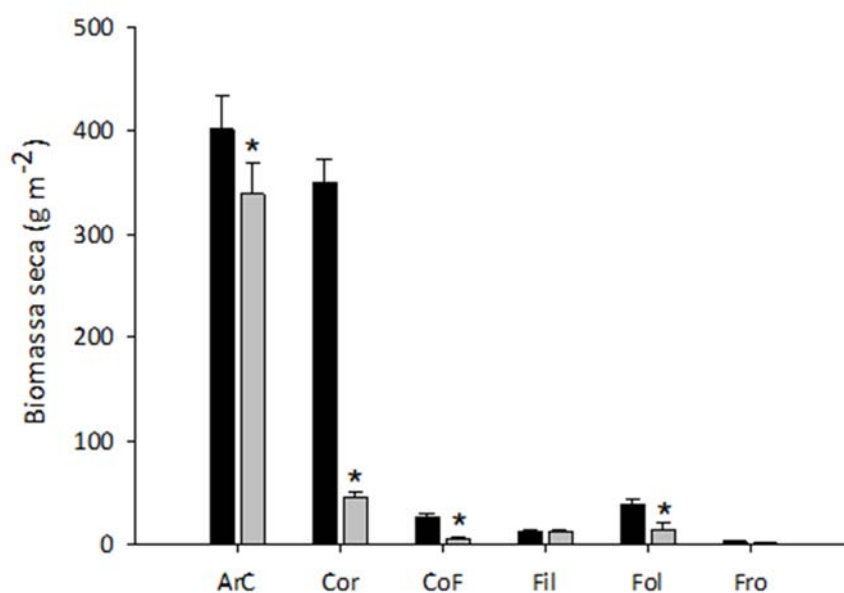


Figura 3.3: Comparação temporal (dados históricos – barra preta, dados atuais – barra cinzenta) dos valores de abundância dos grupos morfofuncionais de macroalgas no nível de profundidade de 4-6 m (média + erro padrão); articuladas calcárias (ArC); corticadas (Cor); corticadas foliosas (CoF); filamentosas (Fil); foliosas (Fol); frondosas (Fro), diferenças significativas ( $p < 0.05$ ) evidências por \*.

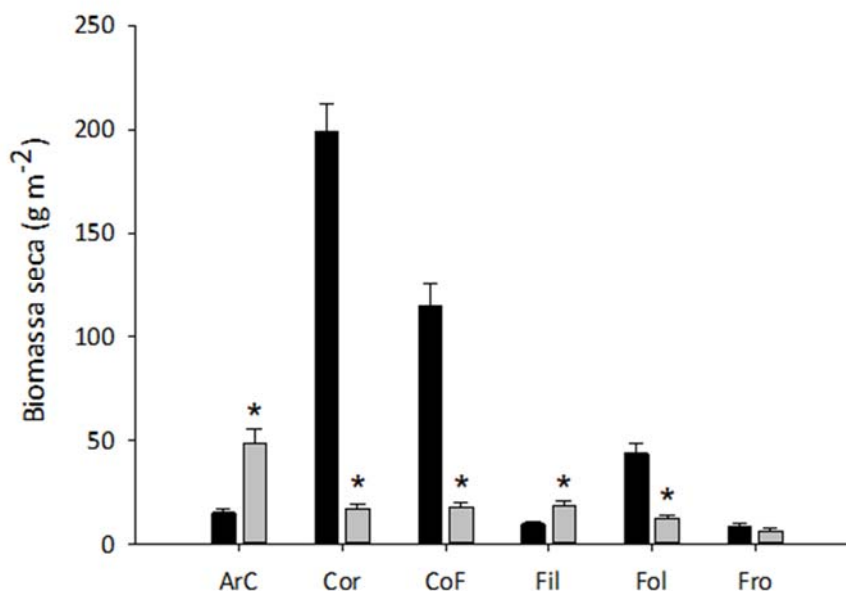


Figura 3.4: Comparação temporal (dados históricos – barra preta, dados atuais – barra cinzenta) dos valores de abundância dos grupos morfofuncionais de macroalgas no nível de profundidade de 12-14 m (média + erro padrão); articuladas calcárias (ArC); corticadas (Cor); corticadas foliosas (CoF); filamentosas (Fil); foliosas (Fol); frondosas (Fro), diferenças significativas ( $p < 0.05$ ) evidências por \*.

Verificou-se ainda, e a ambos os níveis de profundidade, um decréscimo significativo nos valores médios de abundância das espécies introduzidas *Aglothamnion cordatum*, *A. armata*, *Melanothamnus harveyi*, *Melanothamnus sphaerocarpus* e *S. marchantioides* entre os dados históricos e os atuais (Tabela 3.6, Fig.3.5).

Tabela 3.6: Resultados da análise *PERMANOVA* com a comparação temporal, para os dois níveis de profundidade, da abundância das espécies de macroalgas introduzidas no arquipélago; valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

4-6 m	Fatores	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
	Dados temporais	1	400540	7,228	<b>0,026</b>
	Ano (Dt)	4	57017	1,501	0,240
	Mês (Ano(Dt))	34	36746	1,967	<b>0,026</b>
	Local (Mês(Ano(Dt)))	55	18776	4,552	<b>0,001</b>
	Res	187	4125		
12-14 m	Fatores	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
	Dados temporais	1	124160	6,563	<b>0,027</b>
	Ano (Dt)	4	19620	1,569	0,210
	Mês (Ano(Dt))	34	12199	1,343	0,159
	Local (Mês(Ano(Dt)))	55	9083	5,421	<b>0,001</b>
	Res	190	1676		

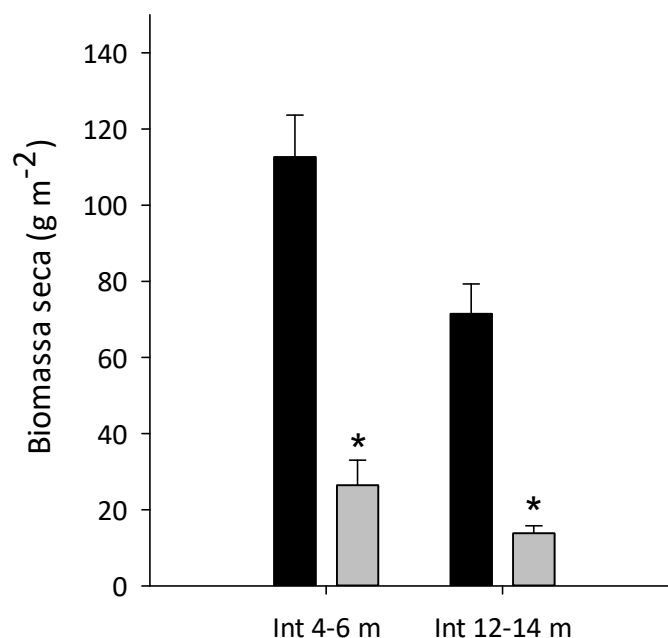


Figura 3.5: Variação temporal da biomassa global das espécies de macroalgas introduzidas no arquipélago (média + erro padrão) nos dois níveis de profundidade investigados, barra preta- dados históricos e barra cinzenta dados deste trabalho, diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) evidências por \*.

### 3.3. Discussão

Demonstraram-se diferenças significativas entre os dados históricos e os deste estudo ao nível da composição e estrutura das comunidades algais da ilha de São Miguel. De realçar o decréscimo generalizado da biomassa algal (em quase todos os grupos morfofuncionais e em ambas as profundidades), mais marcado na biomassa de algas corticadas. Este grupo compreende espécies que são dominantes nos fundos marinhos dos Açores, como *Pterocladia capillacea*, *Halopteris scoparia*, *Plocamium cartilagineum*, *Hypnea musciformis* e *Chondracanthus acicularis* (Neto 1997, 2000, 2001, Wallenstein *et al.* 2009a b, Sangil *et al.* 2018), e que servem não só de alimento mas também possuem uma estrutura tridimensional que proporciona habitat para uma diversidade de outros organismos (Martins *et al.* 2016). Algumas destas algas, como *P. capillacea*, são exploradas nos Açores para a indústria do agar-agar o que poderá explicar o decréscimo observado na sua abundância. A apanha intensiva desta alga entre 1950 e 1980 originou o colapso do stock existente nos Açores tendo sido abandonada a sua comercialização até 2013 (Patarra *et al.* 2019). Durante o ano de 2016 deram entrada nas diferentes lotas da ilha de São Miguel cerca de 160 toneladas em peso húmido de *P. capillacea*, no entanto em 2019 apenas 102 quilos deram entrada nas lotas de São Miguel (Lotaçor 2021).

Por outro lado, as algas frondosas, que têm registado um decréscimo a nível mundial (ver Duarte *et al.* 2013, Filbee-Dexter & Wernberg 2018, Casado-Amezúa *et al.* 2019), não sofreram alterações na sua abundância entre os dados históricos e os deste estudo. De realçar, no entanto, que estas algas nunca foram abundantes, nem agora nem nos dados históricos. Estas algas apenas são dominantes em sítios com condições abióticas muito próprias, nomeadamente zonas muito expostas ao hidrodinamismo e que por isso não foram incluídos na amostragem mensal (tanto na amostragem histórica como na atual). Embora existam indícios de que também na região da Macaronésia estas algas estejam a desaparecer (Riera *et al.* 2015, Valdazo *et al.* 2017), é difícil identificar se houve ou não uma alteração na abundância destas algas tendo por base este estudo, dada a sua escassez em ambos os conjuntos de dados.

De salientar também a inesperada diminuição substancial na abundância da alga invasora *A. armata*, que registou um decréscimo médio de 84,42 para 4,05 g.m<sup>-2</sup>. Nos Açores, em geral, mas em particular em São Miguel, têm-se registado alterações profundas nas comunidades algais nos últimos anos, com o aparecimento de um cada vez maior número de espécies não nativas (Micael *et al.* 2014, Cardigos *et al.* 2015, Chainho *et al.* 2015, Neto *et al.* 2020a b c d e f, 2021a b c, Faria *et al.* em revisão). *A. armata*, outrora muito abundante em São Miguel (Neto 1997), de facto nunca apareceu em grande quantidade durante os trabalhos desta tese. Este facto poderá estar relacionado com o aparecimento, durante o período deste estudo, de outra alga potencialmente invasora, *Rugulopteryx okamurae* (E.Y.Dawson) I.K.Hwang, W.J.Lee & H.S.Kim, a qual neste estudo poderá ter sido confundida com *Dyctiota* sp. A população de *R. okamurae* registou uma explosão demográfica nos últimos anos em São Miguel (Faria *et al.* em revisão), situação semelhante à registada na zona do estreito de Gibraltar (Altamirano *et al.* 2016, Ocaña *et al.* 2016). Este crescimento poderá contribuir de forma significativa para o desaparecimento de outras espécies de algas, uma vez que *R. okamurae* ocupa todo o substrato.

Para além da exploração de macroalgas e da introdução e expansão de espécies não nativas, outros fatores poderão explicar a diminuição geral observada na abundância de macroalgas. Vários artigos fazem, por exemplo, a ligação entre alterações climáticas (Dayton *et al.* 1992, Steneck *et al.* 2002, Wernberg *et al.* 2010, Voerman *et al.* 2013), o aumento da herbivoria (Verlaque 1987, Fina 2004), e/ou aumento da sedimentação costeira (Airoldi & Cinelli 1997, Airoldi 1998, Eriksson *et al.* 1998, 2002) com alterações significativas nas comunidades algais costeiras. Por exemplo, o aumento da temperatura da água do mar poderá ter contribuído para a diminuição de *A. armata*, uma vez que esta é uma espécie de águas temperadas frias (Andreakis *et al.* 2004, Ní Chualáin *et al.* 2004). A relação positiva entre as taxas de herbivoria e a temperatura (Gaines & Lubchenco 1982, Steneck *et al.* 2002, Hawkins *et al.* 2009, O'Connor 2009, Kordas *et al.* 2017) poderá também explicar a diminuição observada na abundância de macroalgas marinhas. De facto, e por exemplo, Martins *et al.* (2019b) observaram nos Açores uma correlação positiva entre a temperatura da água do mar e a abundância do peixe herbívoro *Sarpa salpa* Linnaeus 1758.

Os resultados obtidos estão em concordância com muita da literatura na qual se documentam alterações profundas e recentes nas comunidades bentónicas costeiras (ver Harley *et al.* 2012, Mineur *et al.* 2015). Não obstante as razões que levaram à redução generalizada observada na biomassa algal em São Miguel nos últimos 20 anos, este resultado é surpreendente e tem como implicação direta uma perda acentuada do papel desempenhado pelas macroalgas nos ecossistemas marinhos; entre outros, a perda de habitat, a redução da produtividade primária e consequente capacidade de captação de CO<sub>2</sub>.

A distribuição de macroalgas na zona subtidal rochosa próxima à costa está dependente ou condicionada por diversos fatores, tais como temperatura, hidrodinamismo (ação das ondas), declive do substrato rochoso, sedimentação, interações biológicas (herbivoria, competição) e luz (Hiscock 1986, Hawkins *et al.* 2008, 2009, Jenkins *et al.* 2008, Smale & Vance 2015). Em média, a temperatura da água do mar aumentou 0,1°C por década nos últimos 40 anos (IPCC 2013). Apesar de ser um fenómeno a nível global, a taxa de aquecimento pode variar entre as regiões e/ou latitudes (Burrows *et al.* 2011). No caso da costa ao longo da Península Ibérica, por exemplo, a temperatura de superfície da água do mar parece ter aquecido um pouco mais rápido do que a média global (Barton *et al.* 2013). Existem evidências de efeitos físicos diretos para os organismos marinhos devido ao aumento da temperatura: esse aquecimento, juntamente com outros fatores de *stress* antropogénico, está a afetar as comunidades marinhas (Halpern *et al.* 2008, Hoegh-Guldberg & Bruno 2010, Wernberg *et al.* 2011, Piñeiro-Corbeira *et al.* 2016). Segundo Ruiz *et al.* (1997) alterações na temperatura podem afetar um conjunto de características da população (por exemplo, taxas de reprodução, crescimento e sobrevivência), bem como interações interespecíficas, as quais podem influenciar a distribuição, abundância e importância ecológica de espécies não nativas, assim como das nativas.

Assim como no passado alterações nas correntes dominantes nos Açores permitiram a colonização por espécies vindas da Europa e Norte de África (Santos *et al.* 1995), assim o aumento da temperatura da água pode permitir o estabelecimento de novas espécies (Lewis 1999, Perry *et al.* 2005, Walther *et al.* 2009). Desde há já alguns anos que têm sido reportadas a chegada aos Açores de peixes com origem em águas mais quentes (ver Santos

*et al.* 1995, 1997, Aires *et al.* 1998, Machado & Barreiros 2006, Petit & Prudent 2008, Azevedo & Neto 2020), como o caso de *Diplodus vulgaris* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817) visto pela primeira vez nos Açores em 1997 (Afonso *et al.* 2013). Além disso, as interações planta-herbívoro podem mudar devido ao aquecimento global, com consequências para a estrutura da comunidade e funcionamento do ecossistema (Schiel *et al.* 2004).

A existência de uma forte pressão dos peixes herbívoros ao longo dos anos nas algas corticadas, corticadas foliosas e foliosas, pode ter feito com que a abundância destas formas algais atualmente seja muito inferior quando comparada com os dados de Neto (1997), permitindo assim a algas oportunistas e/ou sem predadores ocuparem o espaço das algas consumidas pelos herbívoros (Martins *et al.* 2019b). Isso explicaria o aumento de algas articuladas calcárias (bem como das filamentosas epífitas que lhe estão associadas) na profundidade entre os 12 e 14 metros, uma vez que as algas calcárias são resistentes à predação dos herbívoros (Littler & Kauker 1984).

Por exemplo, a composição e distribuição das comunidades algais no Mediterrâneo, nomeadamente a distribuição de *Cystoseira*, são altamente influenciadas pela Salema (Verlaque 1990, Vergés *et al.* 2009, Gianni *et al.* 2017): ao consumir diversas algas eretas este peixe facilita o desenvolvimento de outras formas algais menos competitivas, como as incrustantes e os “tapetes” de musgos (Verlaque 1990). Nos Açores, e segundo Martins *et al.* (2019b), a Salema tem tido um papel importante no declínio de algas do género *Fucus*. Por outro lado, a Veja (*Sparisoma cretense* Linnaeus, 1758) e o Peixe-Porco (*Balistes capriscus* Gmelin, 1879) podem reduzir a biomassa de algas calcárias porque, apesar de não as consumirem diretamente, destroem parte delas para predação dos crustáceos que nelas se encontram (Turingan & Wainwright 1993).

A análise dos dados de capturas pela frota pesqueira (Lotaçor 2021) das principais espécies de peixes herbívoros ou omnívoros predominantes a baixas profundidades, revela um aumento das capturas anuais de: Boga (*Boops boops* Linnaeus, 1758) em mais de 10 toneladas; Peixe-Porco em mais de 13 toneladas; Salema em cerca de 0,5 toneladas; dos Sargos (incluindo *Diplodus sargus* Linnaeus, 1758 e *Diplodus vulgaris* em mais de 48 toneladas. A Veja, por outro lado, apresentou de 2009 a 2014 um decréscimo das capturas

anuais em mais de 52 toneladas, embora desde então a quantidade desembarcada tenha vindo a aumentar. Os dados de desembarque não são, no entanto, um bom indicador da abundância das espécies de peixes. Apenas uma análise da relação entre as capturas e o esforço de pesca podia fornecer os dados de abundância de peixe necessários para testar a hipótese de uma relação entre a diminuição da biomassa das algas e o aumento da predação por vertebrados.

*A. armata* foi considerada como uma das algas com maior potencial invasor nos Açores, devido à sua elevada abundância e alargada distribuição (ver Neto 1994, Cardigos *et al.* 2006, Martins *et al.* 2019a). O presente trabalho demonstrou que a abundância de *A. armata* decresceu significativamente na área em estudo, sendo esta observação generalizável pelo menos à ilha de São Miguel (obs. pess.). Sendo originária de zonas temperadas da Nova Zelândia e sul da Austrália (Horrige 1951, Boni & Hawkes 1987), com o aumento da temperatura da superfície da água do mar nos Açores, correspondendo a cerca de 1 °C entre o período de 1990 e 2016 (Reynolds *et al.* 2008), e com os diferentes tipos de resposta que as espécies de *Asparagopsis* têm à temperatura (Ní Chualáin *et al.* 2004, Flagella *et al.* 2005, Padilla-Gamiño & Carpenter 2007, Zanolla *et al.* 2015), é possível que a abundância de *A. armata* continue a diminuir, podendo ser observada apenas nos meses com temperaturas da água do mar mais baixas.

Neto (2001) sugeriu que seria importante dar continuidade ao seu estudo para se poder avaliar alterações a longo prazo. Também afirmou que seria difícil prever como seriam as comunidades algais dentro de 20 anos, devido ao aquecimento global e variações relacionadas com os fatores ambientais. Este trabalho demonstrou que efetivamente, passados pouco mais de 20 anos, as comunidades estão diferentes, e que é fundamental fazer estudos a longo prazo, para continuar a seguir os efeitos que as alterações climáticas ou outro tipo de fator bióticos e abióticos podem ter nas comunidades algais.

## 4. ESTRUTURA DAS COMUNIDADES ALGAIS DE BAIXA PROFUNDIDADE EM SÃO MIGUEL

Neste capítulo, realizou-se uma amostragem visual quantitativa, para investigar o papel das Áreas Marinhas Protegidas (AMP) na estruturação de comunidades de macroalgas subtidais pouco profundas, e em particular, na distribuição de *Asparagopsis* spp..

### 4.1. Metodologia

Para verificar os padrões de distribuição das espécies *Asparagopsis armata*, *A. taxiformis* e da comunidade algal associada, efetuou-se, no mês de junho de 2017 (altura em que se detetou um pico na presença da *A. armata*), uma amostragem em 15 locais com características semelhantes, distribuídos à volta da ilha de São Miguel (Fig. 4.1) seis dentro e nove fora de AMP.

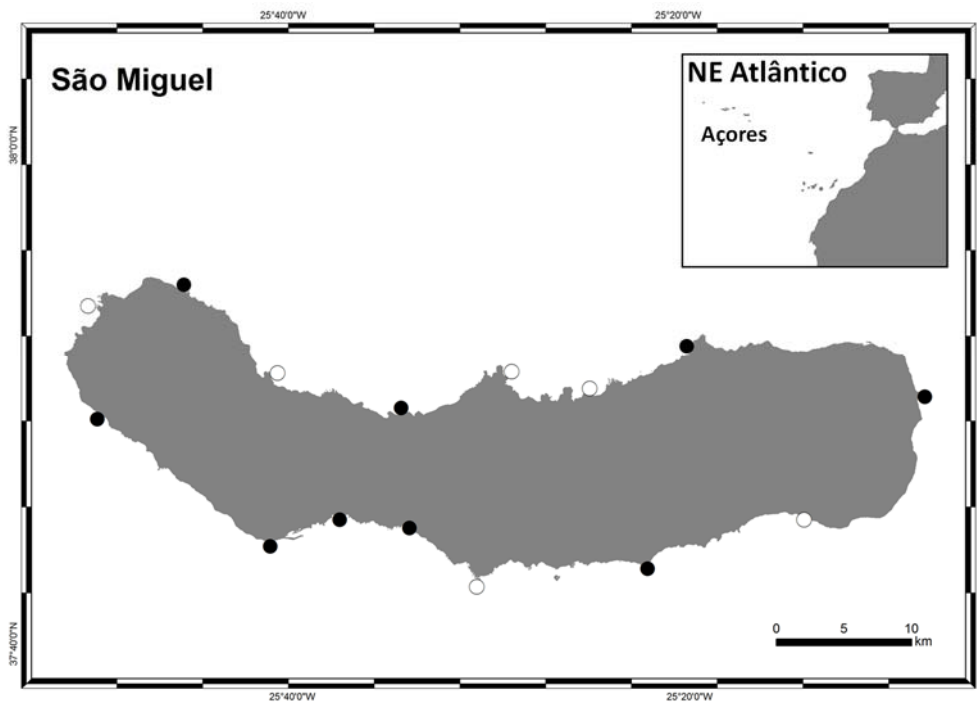


Figura 4.1: Locais de amostragem à volta da ilha de São Miguel. Os círculos brancos indicam os locais incluídos em AMP e os círculos pretos os locais fora de AMP (em Cacabelos *et al.* 2020).

#### 4.1.1. Recolhas de amostras

Em cada local foram feitas 9 leituras aleatórias de quadrados de 2.500 cm<sup>2</sup>, subdivididos em 25 quadrados de 10×10 cm, seguindo o método de determinação de percentagem de cobertura de Dethier *et al.* (1993), segundo o qual se atribui uma percentagem que varia

entre 0 (sem presença) a 4 (totalmente preenchido, equivalente a 4%) a cada espécie presente de acordo com o nível de ocupação que tem em cada subdivisão. Todas as espécies que na totalidade do quadrado tiveram uma presença inferior a 1% foram consideradas raras, tendo-lhes posteriormente atribuído o valor arbitrário de 0,5%. Após o levantamento percentual, os exemplares de *A. armata*, *A. taxiformis* e *Falkenbergia* sp. presentes foram cuidadosamente removidos para sacos de recolha e transportados para laboratório. Aqui procedeu-se à remoção das algas epífitas e à determinação da biomassa de cada taxa, seguindo a mesma metodologia do capítulo 3.

#### 4.1.2. Tratamento e análise de dados

Os dados foram armazenados e organizados em folhas de cálculo e posteriormente tratados estatisticamente usando o software *PRIMER 6* & *PERMANOVA* (Clarke & Gorley 2006).

A metodologia adotada neste processo englobou, tal como no capítulo anterior, a organização das espécies identificadas em grupos morfofuncionais, adaptados de Steneck & Dethier (1994). No total criaram-se sete grupos funcionais, nomeadamente: ArC - articuladas calcárias (e.g. *Ellisolandia elongata*, *Jania* spp.); Cor - corticadas (e.g. *Halopteris* spp., *Plocamium cartilagineum*); CoF - corticadas foliosas (e.g. *Dictyota* spp.); Inc - Incrustantes (incluindo crostas calcárias e não-calcárias); Fil - filamentosas (e.g. *Cladophora* spp., *Polysiphonia* spp.); Fol - foliosas (e.g. *Ulva rigida*); e Fro - frondosas (e.g. *Sargassum* spp., *Cystoseira* spp.).

Para verificar a possível influência das AMP na riqueza específica e abundância (biomassa e percentagem de cobertura) de *Asparagopsis* spp. e dos grupos morfofuncionais (percentagem de cobertura), usou-se uma *PERMANOVA* mista com dois níveis de fatores (Anderson 2001), a Proteção (fixo) e a Localização (aleatório, aninhado no fator Proteção). Usou-se a distância euclidiana como índice de similaridade e, antes de se efetuar a análise, fez-se uma análise PERMDISP para verificar a heterogeneidade de variâncias dos dados. Efetuaram-se transformações onde necessário (Underwood 1996).

Para investigar a existência de diferenças ao nível da estrutura das comunidades algais entre zonas de AMP e não protegidas, usou-se um desenho experimental idêntico ao

descrito acima e realizou-se uma *PERMANOVA* com uma matriz de similaridade *Bray-Curtis* tendo-se transformados os dados com uma raiz quarta (Clarke & Warwick 1994), de modo a reduzir a influência dos taxa mais abundantes na análise.

## 4.2. Resultados

Verificou-se uma grande variação espacial na percentagem de cobertura de *A. armata* (0 a  $36\% \pm 5$ , neste e nos valores seguintes representando a média  $\pm$  erro padrão) e de *A. taxiformis* (0 a  $11\% \pm 4$ ) ao redor da ilha de São Miguel (Fig. 4.2). Resultado semelhante foi obtido para a biomassa (seca, por  $0,25 \text{ m}^2$ ), que variou entre 0 e  $17 \pm 8 \text{ g}$  para *A. armata* e entre 0 e  $3 \pm 2 \text{ g}$  para *A. taxiformis* (Fig. 4.3).



Figura 4.2: Média (+ erro padrão) da percentagem de cobertura de *Asparagopsis armata* (a) e *A. taxiformis* (b) nas localidades amostradas em redor da ilha de São Miguel (dentro e fora das AMP).

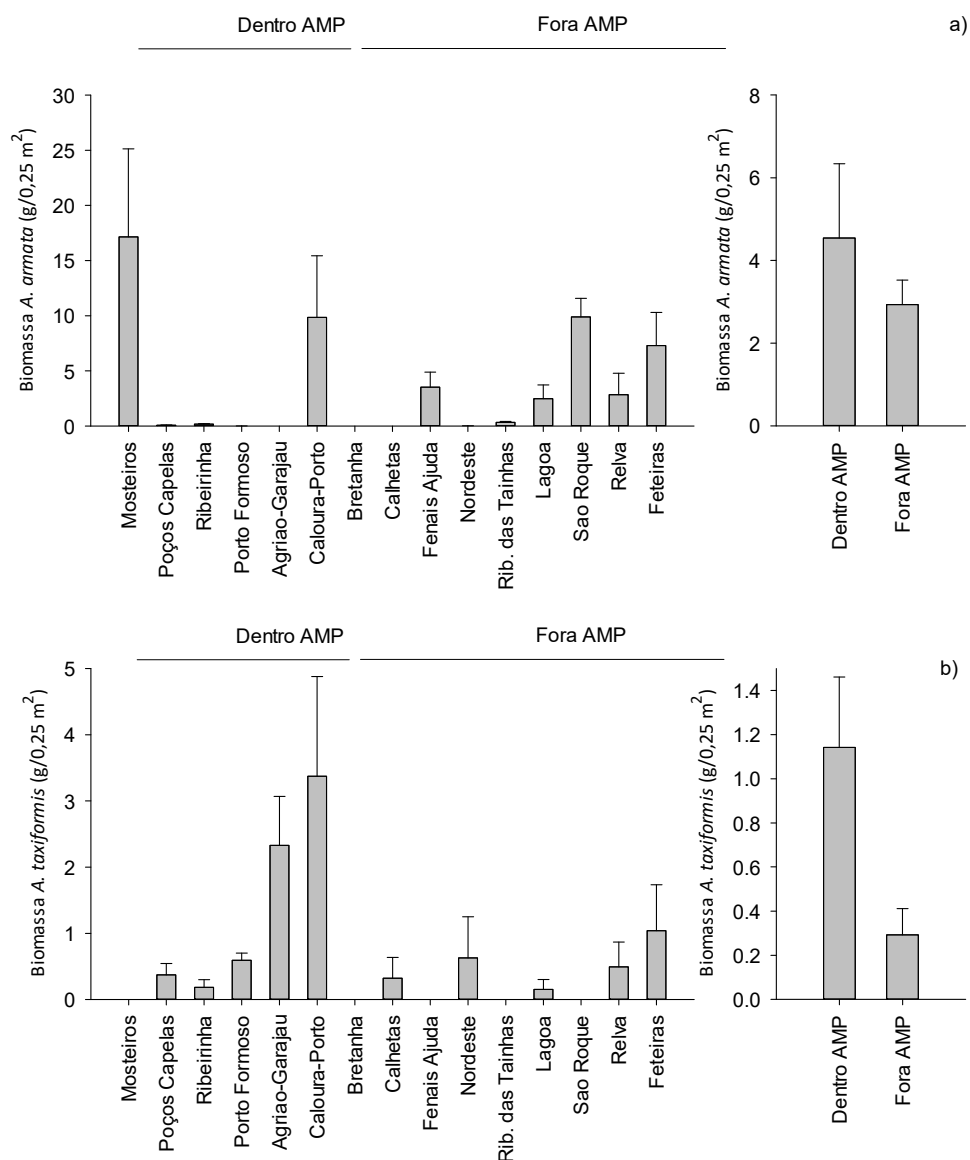


Figura 4.3: Média (+ erro padrão) da biomassa seca de *Asparagopsis armata* (a) e *A. taxiformis* (b) nas localidades amostradas em redor da ilha de São Miguel (dentro e fora das AMP).

Para *A. taxiformis* registou-se uma percentagem de cobertura significativamente maior dentro das AMP (aprox. 5 vezes, em média) o que, no entanto, não se traduziu numa diferença significativa na biomassa, apesar de esta tender a ser maior nos locais protegidos (Tabela 4.1). *A. armata* não revelou variações significativas nos valores de percentagem de cobertura e de biomassa entre locais protegidos e não protegidos (Tabela 4.1).

Tabela 4.1: ANOVA permutacional comparando a percentagem de cobertura e a biomassa de *Asparagopsis armata* e *A. taxiformis* e o número de taxa algais e de grupos funcionais dentro e fora das AMP. Valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito, df -graus de liberdade, MS – média dos quadrados.

	Fonte	df	MS	F	p
<i>A. armata</i> cobertura P(perm) PERMDISP: 0,084	Proteção	1	1814,6	1,307	0,28
	Localização (Proteção)	13	1388,3	8,779	<b>0,001</b>
	Residual	120	158,14		
<i>A. taxiformis</i> cobertura P(perm) PERMDISP: 0,119	Proteção	1	587,4	6,321	<b>0,027</b>
	Localização (Proteção)	13	92,94	3,724	<b>0,001</b>
	Residual	120	24,95		
<i>A. armata</i> biomassa P(perm) PERMDISP: 0,133	Proteção	1	83,70	0,328	0,64
	Localização (Proteção)	13	254,87	3,731	<b>0,001</b>
	Residual	120	68,30		
<i>A. taxiformis</i> biomassa P(perm) PERMDISP: 0,062	Proteção	1	23,34	3,188	0,084
	Localização (Proteção)	13	7,32	3,043	<b>0,002</b>
	Residual	120	2,41		
Número de espécies P(perm) PERMDISP: 0,584	Proteção	1	183,95	15,189	<b>0,001</b>
	Localização (Proteção)	13	12,11	4,984	<b>0,001</b>
	Residual	120	2,43		
Número de grupos funcionais P(perm) PERMDISP: 0,160	Proteção		47,91	14,384	<b>0,007</b>
	Localização (Proteção)	13	3,33	4,355	<b>0,001</b>
	Residual	120	0,7648		

O número de espécies foi significativamente maior dentro das AMP ( $7,19 \pm 0,28$ ) do que fora ( $4,80 \pm 0,19$ ). Situação semelhante ocorreu com o número de grupos morfofuncionais (dentro das AMP  $4,72 \pm 0,92$ ; fora AMP  $3,51 \pm 0,11$ ; Tabela 4.1, Fig. 4.1).

Já relativamente à abundância, não se encontraram diferenças significativas na abundância dos diferentes grupos morfofuncionais em função da proteção, provavelmente devido à elevada variação espacial observada entre locais (Tabela 4.2, Figs. 4.4, 4.5, 4.6).

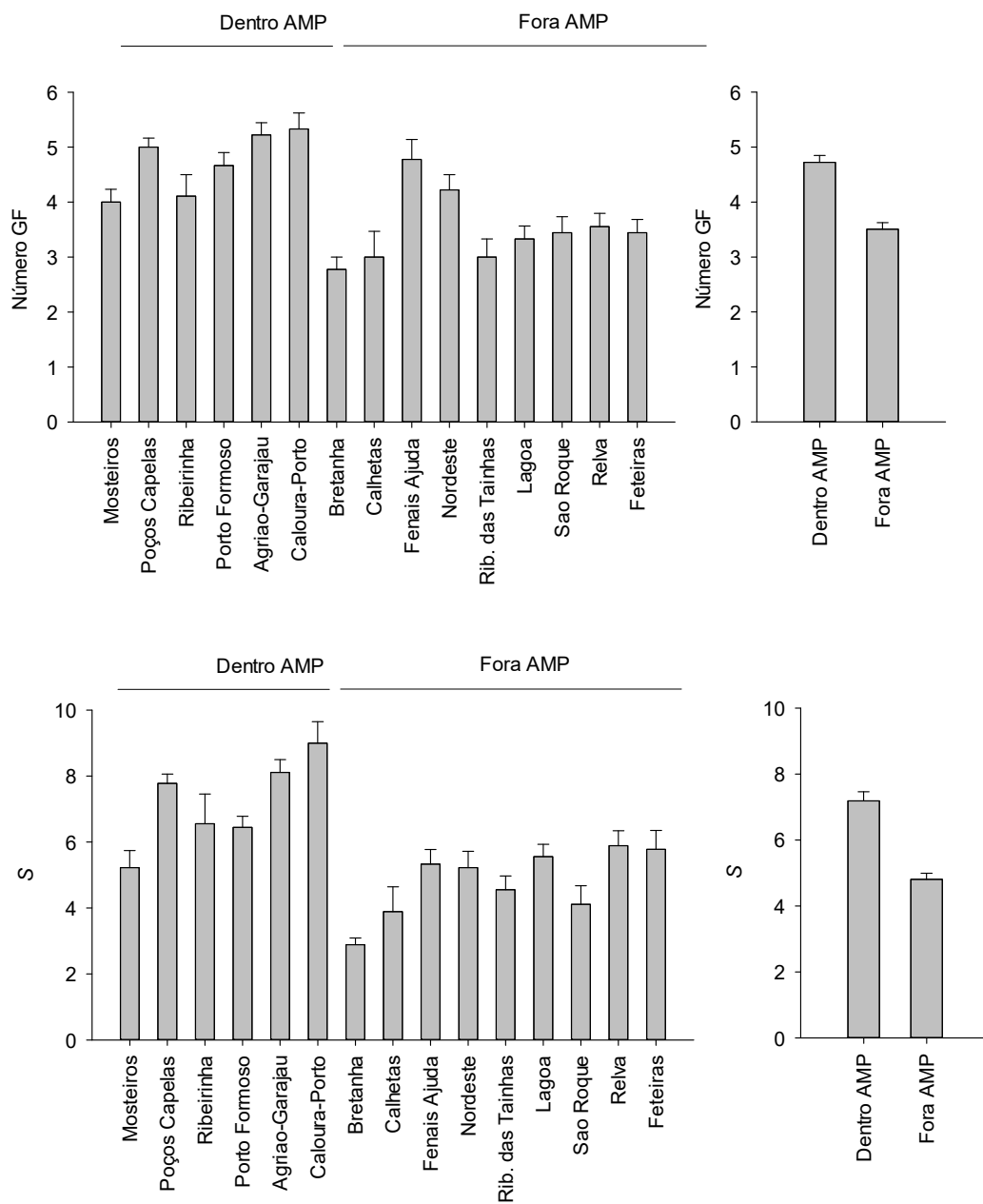


Figura 4.4: Média (+ erro padrão) do número de grupos funcionais (GF, a) e número de espécies (S, b) nas localidades amostradas em redor da ilha de São Miguel (dentro e fora das AMP).

Tabela 4.2: Anova permutacional comparando a abundância dos grupos funcionais (GF) dentro e fora das AMP. Valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito, df -graus de liberdade, MS – média dos quadrados.

	Fonte	df	MS	F	P
Corticadas foliosas P(perm) PERMDISP: 0,215	Proteção	1	94,97	0,026	0,862
	Localização (Proteção)	13	3697,6	12,074	<b>0,001</b>
	Residual	120	306,26		
Foliosas P(perm) PERMDISP: 0,417	Proteção	1	0,02	0,687	0,428 (P(MC))
	Localização (Proteção)	13	0,03	1,019	0,455 (P(MC))
	Residual	120	0,03		
Corticadas P(perm) PERMDISP: 0,459	Proteção	1	331,39	0,304	0,587
	Localização (Proteção)	13	1091,20	4,187	<b>0,001</b>
	Residual	120	260,59		
Fronosas P(perm) PERMDISP: 0,446	Proteção	1	398,37	0,0593	0,825
	Localização (Proteção)	13	6722,70	16,872	<b>0,001</b>
	Residual	120	398,46		
Filamentosas P(perm) PERMDISP: 0,230	Proteção	1	4031,2	1,207	0,305
	Localização (Proteção)	13	3339,7	18,597	<b>0,001</b>
	Residual	120	179,59		
Articuladas calcárias P(perm) PERMDISP: 0,084 ( $\sqrt[4]{\quad}$ )	Proteção	1	1,84	0,160	0,68
	Localização (Proteção)	13	11,52	44,458	<b>0,001</b>
	Residual	120	0,26		
Incrustantes P(perm) PERMDISP: 0,054	Proteção	1	194,43	0,080	0,816
	Localização (Proteção)	13	2426,5	12,501	<b>0,001</b>
	Residual	120	194,1		

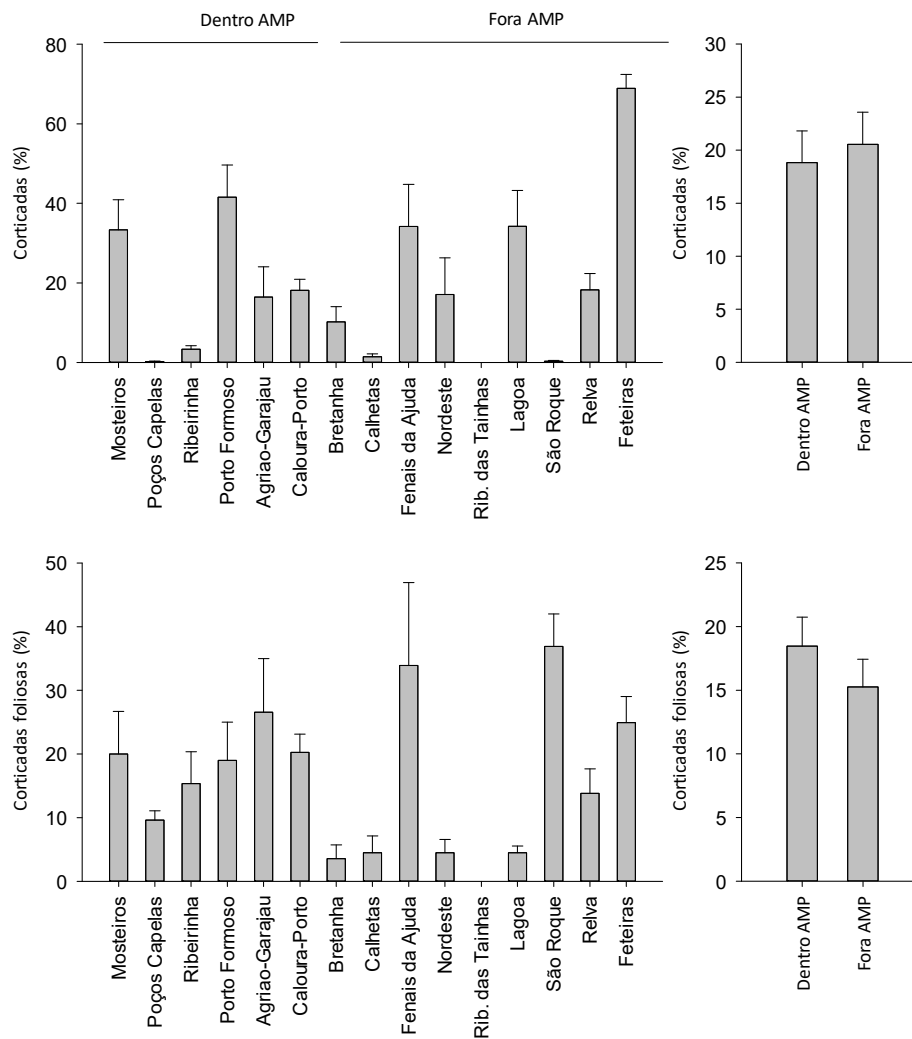


Figura 4.5: Média (+ erro padrão) da percentagem de cobertura dos grupos funcionais das algas corticadas e corticadas foliosas, nas localidades amostradas em redor da ilha de São Miguel (dentro e fora das AMP).

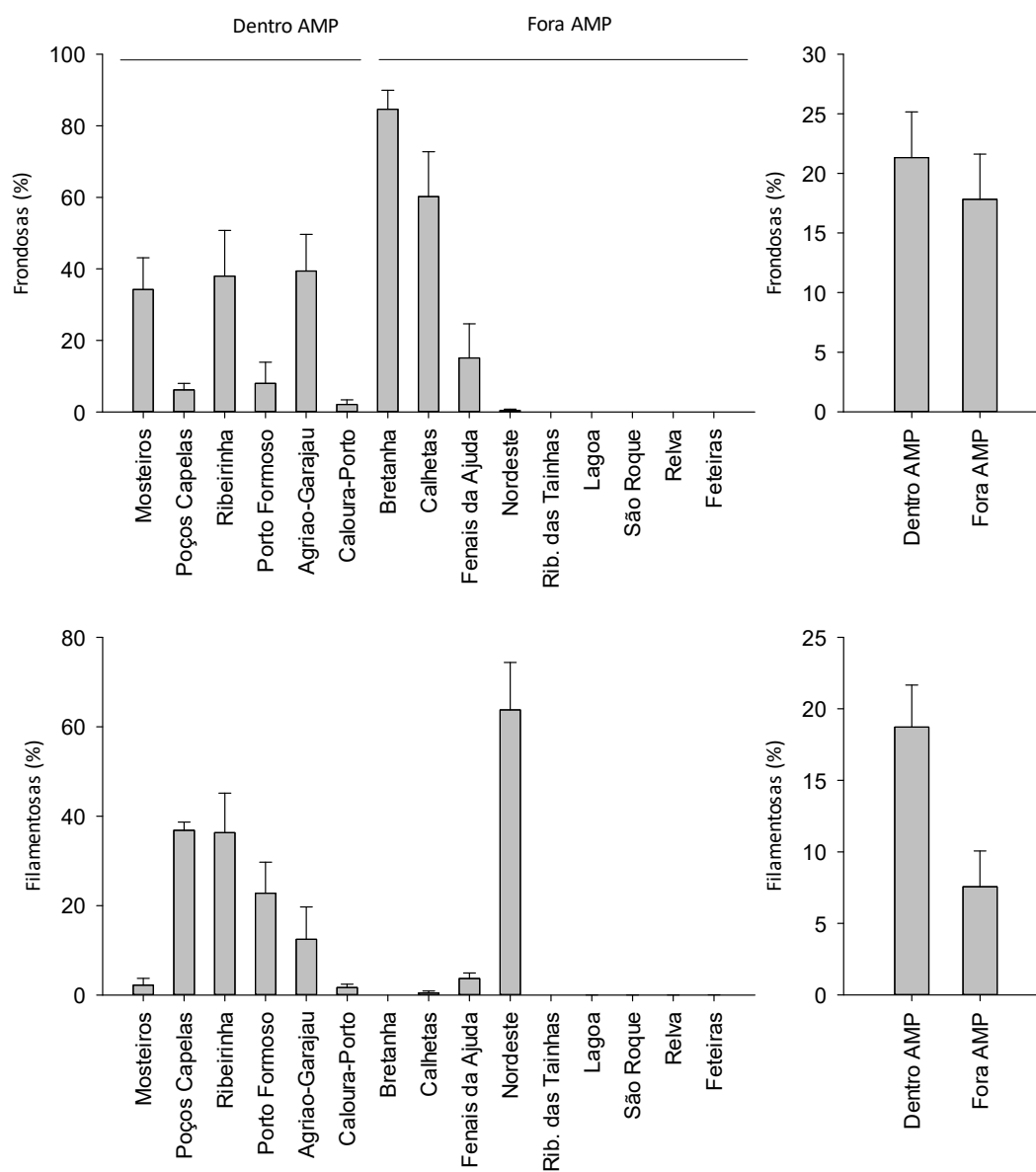


Figura 4.6: Média (+ erro padrão) da percentagem de cobertura dos grupos funcionais das algas frondosas e filamentosas, nas localidades amostradas em redor da ilha de São Miguel (dentro e fora das AMP).

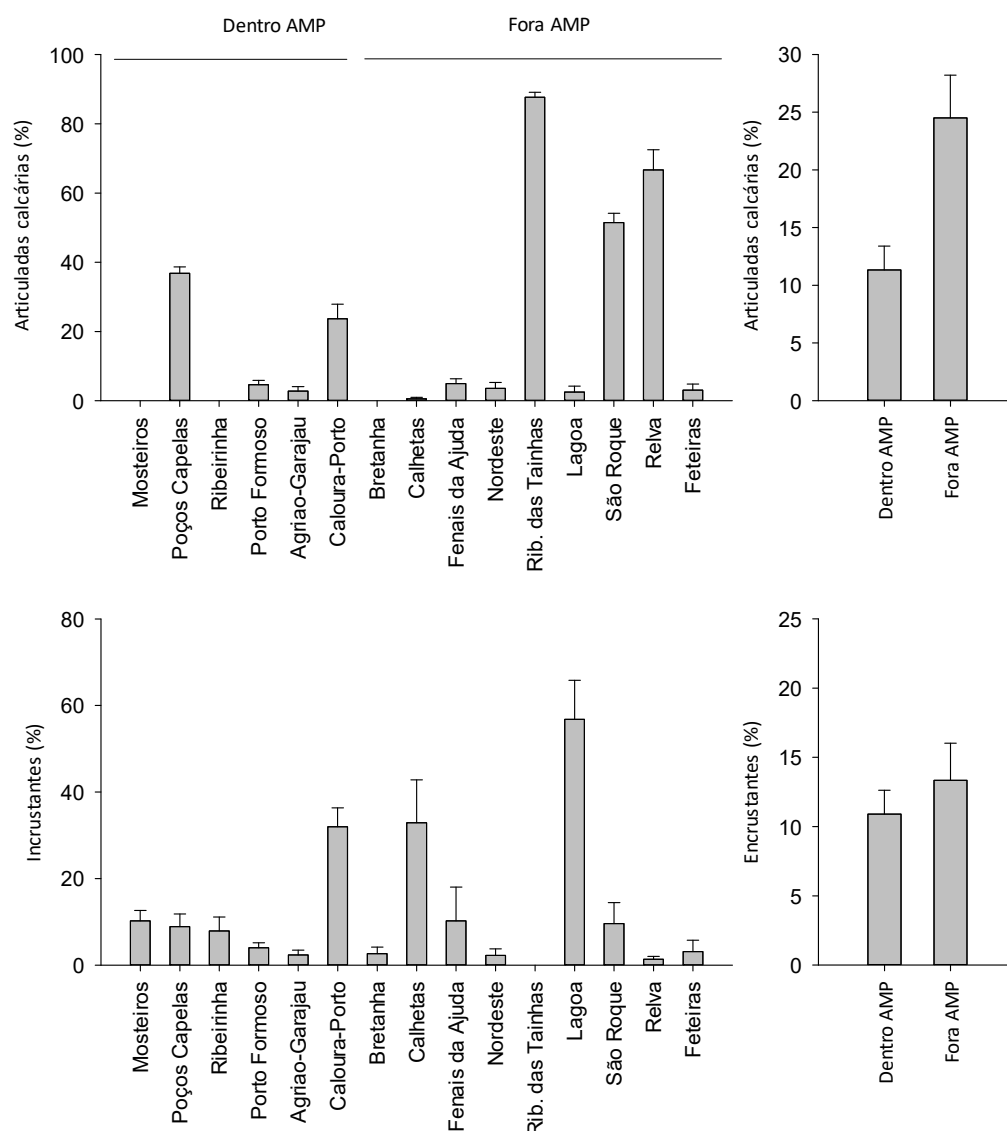


Figura 4.7: Média (+ erro padrão) da percentagem de cobertura dos grupos funcionais das algas calcárias articuladas e incrustantes, nas localidades amostradas em redor da ilha de São Miguel (dentro e fora das AMP).

### 4.3. Discussão

Os resultados revelaram que a diversidade, tanto em termos de riqueza de espécies como do número de grupos funcionais de macroalgas, foi significativamente maior dentro das Áreas Marinhas Protegidas. Este resultado, que está de acordo com teorias estabelecidas de que as AMP têm um efeito positivo na diversidade dos habitats marinhos costeiros (Fraschetti *et al.* 2005, Gaines *et al.* 2010, Leenhardt *et al.* 2015). No entanto, a existência de poucas evidências no nosso estudo de que as AMP influenciaram a abundância relativa

de espécies de macroalgas. Além disso, existem também poucas evidências de que as AMP têm algum efeito na distribuição de *Asparagopsis*. Este resultado é inesperado, considerando a hipótese da resistência biótica (Elton 1958), segundo a qual comunidades mais diversas são consideradas menos suscetíveis à invasão devido a uma utilização mais completa dos recursos, facto demonstrado experimentalmente por Arenas *et al.* (2006).

De facto, há poucas evidências de que as AMP influenciaram a abundância relativa de espécies de macroalgas, assim como a distribuição das espécies de *Asparagopsis* no presente estudo, à semelhança do reportado por Blanco *et al.* (2018) para a distribuição de *A. armata* em duas AMP localizadas na costa oeste da Península Ibérica, uma em Espanha, outra nas Berlengas (Portugal).

O papel que as AMP podem ter na prevenção de invasões biológicas, especialmente de macroalgas, e a sua influência nos mecanismos que determinam o sucesso da invasão, é, de facto, pouco conhecido (Stachowicz *et al.* 2002a, Blanco *et al.* 2018), quando comparado com outros fatores importantes na determinação de padrões de distribuição de organismos invasores, como por exemplo, predação, perturbação, produtividade ou fornecimento de propágulos (Stachowicz *et al.* 2002a).

Muitas espécies de macroalgas estão vulneráveis à herbivoria, que pode ter um papel estruturante nas comunidades de macroalgas (Ruitton *et al.* 2000, Gianni *et al.* 2017, 2018, Martins *et al.* 2019a b). Nesse contexto, a remoção de predadores naturais pode influenciar direta ou indiretamente as comunidades de macroalgas por meio de cascatas tróficas (Micheli *et al.* 2005, Alves *et al.* 2018b). Por exemplo, a ocorrência em massa de ouriços-do-mar, causada por atividades humanas que exploram em excesso os seus predadores, é responsável pelo esgotamento das comunidades de macroalgas e pela subsequente formação de extensas áreas de rocha “nua” (Tuya & Haroun 2006, Norderhaug & Christie 2009, Gianni *et al.* 2017). Embora tenhamos considerado ouriços-do-mar em nossa amostragem, esses macro herbívoros foram registados em densidades tão baixas que não foram analisados, nem relatados neste trabalho. Vale a pena considerar no entanto a influência dos peixes herbívoros na abundância e dinâmica das espécies de algas, facilitando a dominância sazonal de populações de algas protegidas quimicamente, como

*A. armata* (e.g. Sala & Boudouresque 1997), ou a sua importância recentemente destacada no controle das algas sublitorais (Ruitton *et al.* 2000, Gianni *et al.* 2017, 2018). Os peixes herbívoros podem estar a desempenhar um papel importante na estruturação da comunidade algal à profundidade das nossas amostragens, pois nos Açores, o peixe omnívoro *Sparisoma cretense* (Linnaeus, 1758) e o herbívoro *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758), têm as suas maiores densidades médias aos 6 m de profundidade (0,11/m<sup>2</sup> e 0,09/m<sup>2</sup> respectivamente, Bertoncini *et al.* 2010). Densidades médias semelhantes (entre 0,2 ind/m<sup>2</sup> e 0,04 ind/m<sup>2</sup>) foram registadas em diferentes áreas do Mar Mediterrâneo (ver Gianni *et al.* 2017 e referências nele citadas), mostrando que a conservação de habitats marinhos com vegetação deve levar em consideração o papel de peixes herbívoros e a avaliação das respetivas densidades no espaço e no tempo (Gianni *et al.* 2017, 2018). Mudanças na pressão da pesca, atuando sobre os predadores de topo e em cascata ao longo da cadeia alimentar (Sala *et al.* 1998, Gianni *et al.* 2013), bem como o aumento da adaptação do habitat térmico de *S. salpa* devido ao aumento da temperatura da água do mar à superfície (Marras *et al.* 2015), podem resultar num aumento da sua pressão nas algas frondosas (Gianni *et al.* 2018). Não está, contudo, claro se algum desses processos poderia ser responsável por camuflar os efeitos potenciais dos AMP na distribuição das espécies invasoras, ou na natureza da relação entre as duas espécies de *Asparagopsis* ao longo do tempo, considerando que elas têm dinâmicas sazonais muito diferentes.

## 5. O PAPEL DOS HERBÍVOROS NO CONTROLO DE *ASPARAGOPSIS ARMATA*

Os herbívoros podem desempenhar um papel fundamental no controlo e distribuição de organismos. Neste capítulo realizou-se uma experiência manipulativa de campo para avaliar o efeito de alguns macro-herbívoros marinhos na distribuição de *Asparagopsis armata* e restante comunidade algal.

### 5.1. Metodologia

#### 5.1.1. Área de estudo

A experiência realizou-se em São Roque (Fig. 5.1), na encosta Este do ilhéu de Rosto do Cão. A comunidade algal nesta área é caracterizada por algas calcárias articuladas (*e.g. Ellisolandia elongata, Jania spp.*) crescendo individualmente ou formando tapetes de musgo, várias espécies de *Dictyota spp.* e ainda por musgo não calcário constituído por diversas taxa como: *Aglaothamnion sp., Callithamnion sp., Centroceras clavulatum*, entre outros (Neto 1997, Wallenstein *et al* 2009a).

Foram escolhidos dois locais separados cerca de 300 metros para garantir replicação ao desenho experimental, sendo por isso considerados como um fator aleatório. Em ambos os locais, a experiência foi montada entre os 3 e os 5 metros de profundidade.

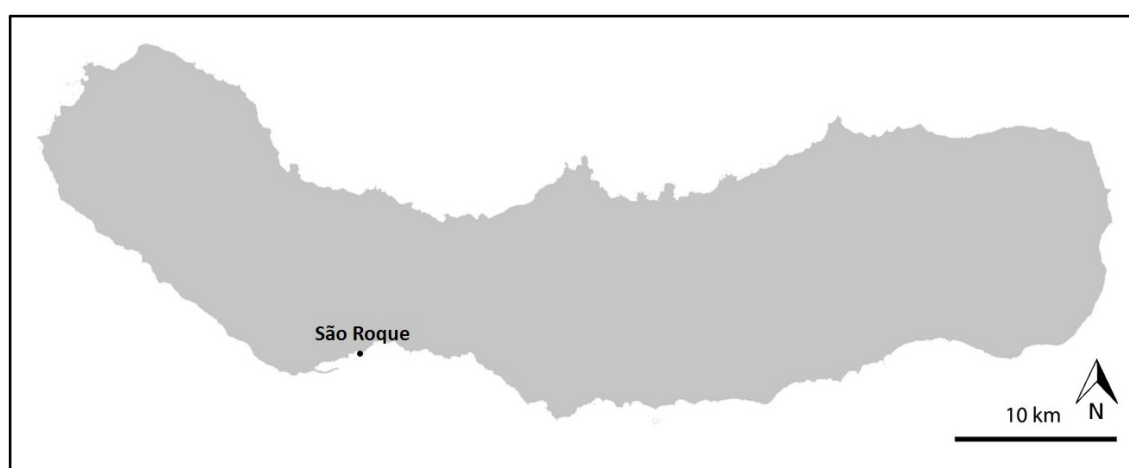


Figura 5.1: Mapa de São Miguel com a localização da área onde decorreu a experiência (São Roque).

#### 5.1.2. Montagem das estruturas

Construíram-se estruturas em ferro em forma de quadrado de 50 × 50 cm (2.500cm<sup>2</sup>) que foram soldadas a 4 estacas com 40 cm de altura (Fig. 5.2) providas de aros laterais na sua

porção inferior destinados à sua fixação no local de trabalho. No total construíram-se 24 estruturas, tendo-se montado 12 em cada local, 4 por cada tratamento com estrutura, de acordo com o desenho experimental definido (ver abaixo). Para a fixação de cada estrutura, fizeram-se furos na rocha com o auxílio de um berbequim de percussão subaquático (*Nemo Power Tools*), e procedeu-se à sua amarração utilizando parafusos de inox com cabeça em argola, às quais se fixaram abraçadeiras plásticas. Nas estruturas destinadas à exclusão de herbívoros, utilizou-se uma rede de metal revestida a plástico com uma abertura de 1cm<sup>2</sup>.

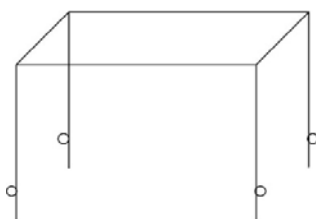


Figura 5.2: Esquema da estrutura em ferro utilizada na experiência.

Fizeram-se quatro tratamentos (Fig. 5.3): controlo (apenas se colocaram os parafusos para marcar os cantos da área experimental); controlo de procedimento (estrutura sem rede); exclusão parcial (estrutura com rede lateral mas topo descoberto); exclusão total (estrutura com rede lateral e superior). A exclusão parcial teve em vista a exclusão principalmente de ouriços do mar (*Arbacia lixula* Linnaeus 1758) que são abundantes no local, permitindo, no entanto e em princípio, o acesso de peixes; a exclusão total impedia o acesso de quaisquer macro herbívoros.

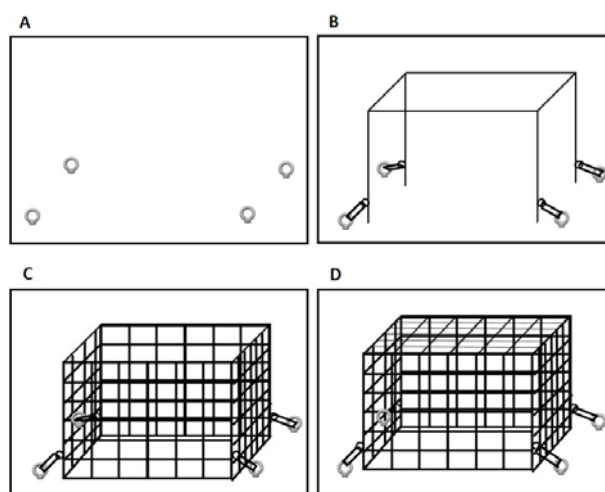


Figura 5.3: Esquema dos 4 tratamentos da experiência: A- controlo (apenas parafusos); B- controlo de procedimento (estrutura sem rede); C- exclusão parcial (estrutura com rede lateral); D- exclusão total (estrutura com rede lateral e superior).

### 5.1.3. Amostragem

A experiência decorreu durante seis meses, entre abril e setembro de 2018. Partiu-se da premissa de que no tempo zero não há diferenças entre os vários tratamentos, mas que estas são expectáveis com o passar do tempo. Tratando-se de uma experiência não destrutiva, foram feitas apenas leituras visuais *in loco* da percentagem de cobertura algal usando o método de Dethier (1993). As leituras foram feitas mensalmente, com a exceção do mês de maio.

### 5.1.4. Análise estatística dos dados

Todos os dados foram organizados em folhas de cálculo e posteriormente analisados usando o software *PRIMER 6 & PERMANOVA* (Clarke & Gorley 2006). A análise dos dados fez-se usando um desenho misto de 3 fatores: tratamento (fixo), local (aleatório) e mês (aleatório). Antes de proceder à interpretação do potencial efeito das exclusões, é importante neste tipo de estudos manipulativos averiguar o efeito da manipulação em si e testar se existe algum artefacto introduzido pela manipulação. Para este efeito, antes de qualquer interpretação importa verificar se há diferenças, em cada uma das variáveis, entre o controlo e o controlo de procedimento. O facto desta comparação ser significativa indica a existência de artefactos causados pela manipulação e inviabiliza as restantes interpretações. No caso em que não exista um efeito da manipulação procede-se com a interpretação. Neste caso, importa examinar se há efeitos da herbivoria o que se faz comparando os resultados obtidos entre o controlo e as duas exclusões. Em caso de se encontrarem diferenças significativas entre o controlo e as exclusões, importa, finalmente, testar se existem diferenças entre a exclusão parcial (efeito dos ouriços) e a exclusão total (o que indicaria um efeito dos peixes para além dos herbívoros).

Ao nível da comunidade algal, os dados foram analisados usando o índice de similaridade *Bray-Curtis* com transformação a raiz quarta de modo a reduzir a influência dos taxa mais abundantes na análise (Clarke & Warwick 1994). Posteriormente, as algas identificadas foram agrupadas nos seis grupos morfofuncionais definidos para este estudo (adaptados de Steneck & Dethier 1994) tendo estas sido analisadas usando o mesmo desenho descrito acima mas utilizando, neste caso, a distância Euclidiana como índice de similaridade.

Antes de se efetuar as análises anteriormente descritas, fez-se uma análise *PERMDISP* para verificar a heterogeneidade de variâncias dos dados tendo sido feitas transformações onde necessário (Underwood 1997). Em todas as análises, quando necessário, foram feitas comparações *post hoc* usando o método de comparações *pair-wise* para identificar diferenças significativas entre os níveis de tratamentos ou no caso de interações significativas. Foi ainda calculada a probabilidade de significância recorrendo a permutações de *Monte Carlo* sempre que o número de permutações foi reduzido (Anderson 2001).

## 5.2. Resultados

A análise comparativa da estrutura das comunidades algais (Tabela 5.1) revelou uma interação significativa entre os tratamentos e o local e entre os tratamentos e o mês.

Tabela 5.1: *PERMANOVA* comparando o efeito dos tratamentos na estrutura das comunidades algais (*Bray-Curtis*), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Fatores	df	MS	Pseudo-F	p(perm)
Tratamento	3	5046	0,981	0,517
Local	1	35566	29,306	<b>0,007</b>
Mês	4	5622	4,632	<b>0,003</b>
TratamentoxLocal	3	4197	8,446	<b>0,001</b>
TratamentoxMês	12	1451	2,919	<b>0,009</b>
LocalxMês	4	1214	0,641	0,732
TratamentoxLocalxMês	12	497	0,262	0,999
Residual	120	1893		
PERMDISP				0,107

A análise *pair-wise* para a interação entre tratamento e local (Tabela 5.2, Fig. 5.4) revelou um efeito significativa da estrutura utilizada no local 1, mas não no local 2. Se excluirmos a interpretação do local 1, verificou-se apenas um efeito significativo na estrutura das comunidades entre a exclusão parcial e a exclusão total, embora em nenhuma das situações se tenha verificado diferenças entre o controlo e os dois tratamentos de exclusão.

Tabela 5.2: *PERMANOVA* usando o método de análise *pair-wise* comparando o efeito dos tratamentos por local. Valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito (Controlo – só parafusos, Cont. Proc. – só estrutura, Exc. Parcial – exclusão de ouriços, Exc. Total – exclusão de ouriços e peixes).

Local 1	t	P(perm)
Controlo, Exc. Parcial	1,584	0,156
Controlo, Cont. Proc.	3,112	<b>0,039</b>
Controlo, Exc. Total	1,397	0,196
Exc. Parcial, Cont. Proc.	10,078	<b>0,004</b>
Exc. Parcial, Exc. Total	1,832	0,082
Cont. Proc., Exc. Total	3,540	<b>0,011</b>

Local 2	t	P(perm)
Controlo, Exc. Parcial	0,756	0,543
Controlo, Cont. Proc.	2,334	0,079
Controlo, Exc. Total	0,733	0,554
Exc. Parcial, Cont. Proc.	3,016	<b>0,018</b>
Exc. Parcial, Exc. Total	1,004	0,415
Cont. Proc., Exc. Total	2,271	<b>0,049</b>

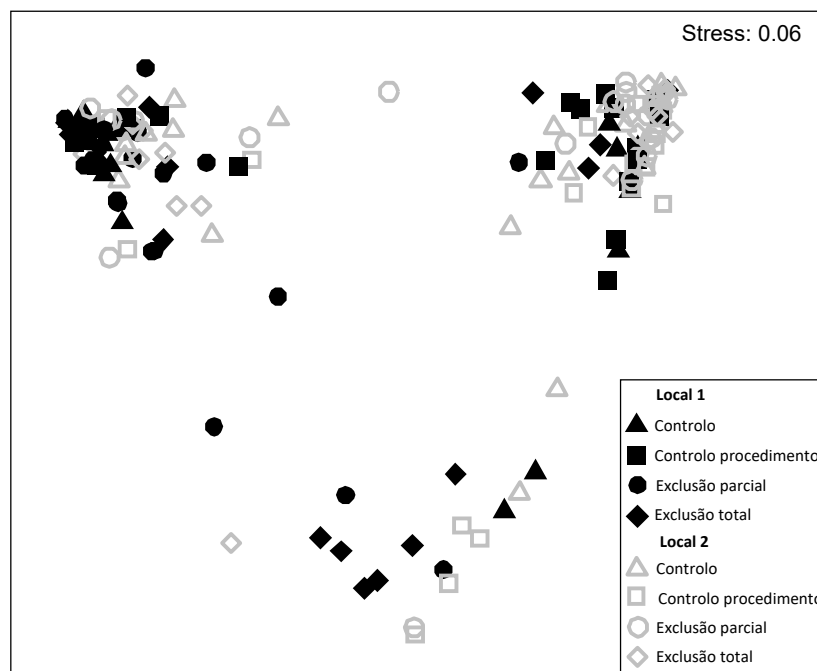


Figura 5.4: MDS da interação dos tratamentos com os locais tendo como base o índice *Bray-Curtis*.

Relativamente à interação entre tratamento e mês, a análise *pair-wise* (Tabela 5.3) foi incapaz de distinguir quaisquer diferenças entre tratamentos em qualquer um dos meses da experiência.

Tabela 5.3: *PERMANOVA* usando o método de análise *pair-wise* comparando o efeito dos tratamentos por mês; valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito (Controlo – só parafusos, Cont. Proc. – só estrutura, Exc. Parcial – exclusão de ouriços, Exc. Total – exclusão de ouriços e peixes).

Abril	t	P(MC)	Junho	t	P(MC)
Controlo, Exc. Parcial	0,755	0,591	Controlo, Exc. Parcial	2,071	0,183
Controlo, Cont. Proc.	3,875	0,084	Controlo, Cont. Proc.	0,825	0,564
Controlo, Exc. Total	0,401	0,789	Controlo, Exc. Total	4,443	0,069
Exc. Parcial, Cont. Proc.	1,813	0,263	Exc. Parcial, Cont. Proc.	1,254	0,383
Exc. Parcial, Exc. Total	1,018	0,463	Exc. Parcial, Exc. Total	0,858	0,600
Cont. Proc., Exc. Total	3,737	0,099	Cont. Proc., Exc. Total	2,748	0,114

Julho	t	P(MC)	Agosto	t	P(MC)
Controlo, Exc. Parcial	Negativo	-	Controlo, Exc. Parcial	0,513	0,789
Controlo, Cont. Proc.	0,280	0,918	Controlo, Cont. Proc.	1,951	0,195
Controlo, Exc. Total	0,900	0,558	Controlo, Exc. Total	1,806	0,218
Exc. Parcial, Cont. Proc.	1,447	0,309	Exc. Parcial, Cont. Proc.	1,466	0,305
Exc. Parcial, Exc. Total	1,350	0,361	Exc. Parcial, Exc. Total	2,184	0,146
Cont. Proc., Exc. Total	1,109	0,443	Cont. Proc., Exc. Total	0,418	0,862

Setembro	t	P(MC)
Controlo, Exc. Parcial	1,227	0,424
Controlo, Cont. Proc.	3,284	0,065
Controlo, Exc. Total	0,987	0,487
Exc. Parcial, Cont. Proc.	0,584	0,723
Exc. Parcial, Exc. Total	0,833	0,573
Cont. Proc., Exc. Total	0,755	0,630

A abundância média dos grupos morfofuncionais foi semelhante nos dois locais (Fig. 5.5), com exceção das algas corticadas que foram dominantes no local 1 (com cerca de 52% de abundância), e das algas articuladas calcárias que dominaram no local 2 (com cerca de 53% de abundância). Em ambos os locais, as algas frondosas foram as que apresentaram valores médios mais baixos, não tendo presença no tratamento controlo do local 1 e nos tratamentos controlo de procedimento e exclusão total do local 2.

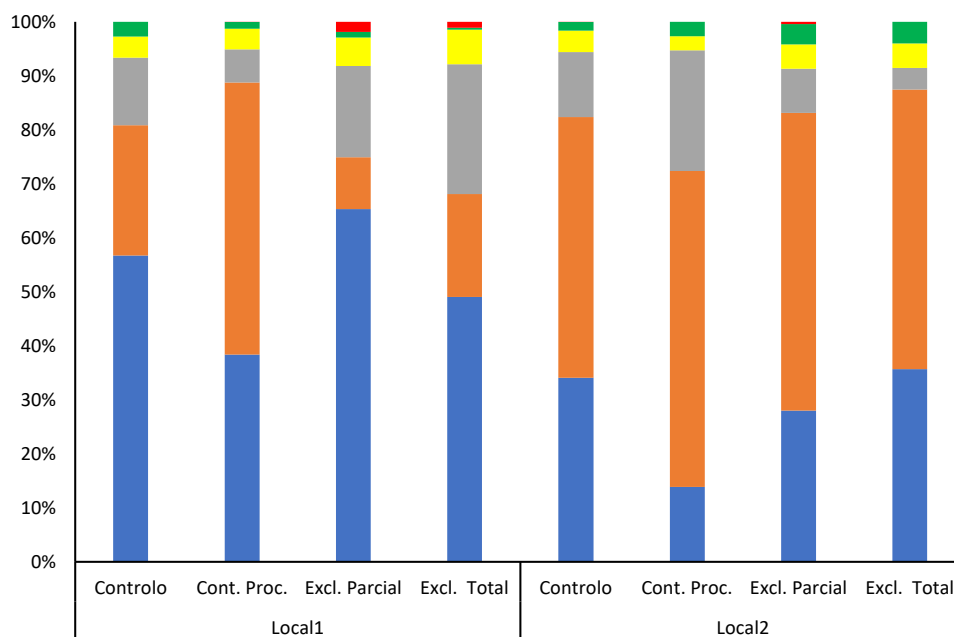


Figura 5.5: Percentagem de cobertura algal média dos diferentes grupos morfofuncionais por tratamento e por local, algas corticadas-azul; algas calcárias - laranja; algas incrustantes - cinzento; algas corticadas foliosas - amarelo; algas filamentosas - verde; algas frondosas – vermelho.

Ao nível dos grupos morfofuncionais, observou-se uma interação significativa ( $p < 0,05$ ) entre tratamento e local, bem como entre tratamento e mês para as algas articuladas calcárias (Tabela 5.4). A análise *pair-wise* para a interação Tratamento  $\times$  Local revelou artefactos da manipulação no local 1. No local 2, embora não se tenham registado efeitos significativos da manipulação, também não se verificaram quaisquer diferenças entre os vários tratamentos. (Tabela 5.5, Fig. 5.6).

Tabela 5.4: PERMANOVA comparando os efeitos dos tratamentos na abundância das algas articuladas calcárias, valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Fatores	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Tratamento	3	3911	1,255	0,347
Local	1	29477	44,646	<b>0,011</b>
Mês	4	2137	3,237	0,105
TratamentoxLocal	3	2411	8,347	<b>0,007</b>
TratamentoxMês	12	936	3,239	<b>0,026</b>
LocalxMês	4	660	0,576	0,713
TratamentoxLocalxMês	12	289	0,252	0,993
Residual	120	1146		
PERMDISP				0,530

Tabela 5.5: PERMANOVA usando o método de análise *pair-wise* comparando o efeito dos tratamentos por local, valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito (Controlo – só parafusos, Cont. Proc. – só estrutura, Exc. Parcial – exclusão de ouriços, Exc. Total – exclusão de ouriços e peixes).

Local 1	t	P(perm)
Controlo, Exc. Parcial	1,771	0,156
Controlo, Cont. Proc.	5,046	<b>0,007</b>
Controlo, Exc. Total	1,038	0,356
Exc. Parcial, Cont. Proc.	11,221	<b>0,007</b>
Exc. Parcial, Exc. Total	1,255	0,268
Cont. Proc., Exc. Total	6,506	<b>0,005</b>

Local 2	t	P(perm)
Controlo, Exc. Parcial	0,701	0,503
Controlo, Cont. Proc.	1,459	0,221
Controlo, Exc. Total	0,232	0,822
Exc. Parcial, Cont. Proc.	0,681	0,535
Exc. Parcial, Exc. Total	0,398	0,702
Cont. Proc., Exc. Total	0,719	0,496

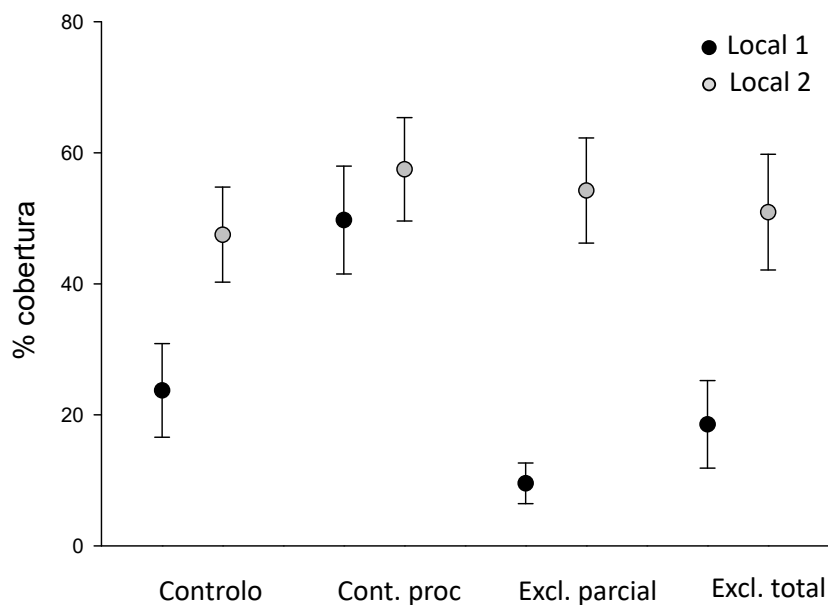


Figura 5.6: Percentagem média ( $\pm$  erro padrão) de cobertura de algas articuladas calcárias em cada um dos tratamentos.

Relativamente ao teste *pair-wise* do Tratamento  $\times$  Mês foram apenas encontradas diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) entre o tratamento controlo de procedimntno e exclusão total em junho, tratamento exclusão parcial e controlo no mês de julho e entre tratamento exclusão parcial com exclusão total no mês de setembro (Tabela 5.6, Fig. 5.7).

Tabela 5.6: Análise *pair-wise* para o Tratamento×Mês (Controlo – só parafusos, Cont. Proc. – só estrutura, Exc. Parcial – exclusão de ouriços, Exc. Total – exclusão de ouriços e peixes), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Abril	t	P(MC)	Junho	t	P(MC)
Controlo, Exc. Parcial	1,000	0,508	Controlo, Exc. Parcial	2,385	0,289
Controlo, Cont. Proc.	4,661	0,144	Controlo, Cont. Proc.	0,656	0,636
Controlo, Exc. Total	3,059	0,189	Controlo, Exc. Total	3,100	0,166
Exc. Parcial, Cont. Proc.	1,686	0,336	Exc. Parcial, Cont. Proc.	1,739	0,346
Exc. Parcial, Exc. Total	0,824	0,546	Exc. Parcial, Exc. Total	Negativo	-
Cont. Proc., Exc. Total	4,253	0,148	Cont. Proc., Exc. Total	16,037	<b>0,041</b>

Julho	t	P(MC)	Agosto	t	P(MC)
Controlo, Exc. Parcial	22,714	<b>0,028</b>	Controlo, Exc. Parcial	0,721	0,589
Controlo, Cont. Proc.	0,477	0,696	Controlo, Cont. Proc.	5,655	0,097
Controlo, Exc. Total	3,452	0,177	Controlo, Exc. Total	1,755	0,341
Exc. Parcial, Cont. Proc.	0,995	0,526	Exc. Parcial, Cont. Proc.	1,272	0,433
Exc. Parcial, Exc. Total	1,440	0,400	Exc. Parcial, Exc. Total	3,515	0,172
Cont. Proc., Exc. Total	2,051	0,275	Cont. Proc., Exc. Total	0,105	0,948

Setembro	t	P(MC)
Controlo, Exc. Parcial	1,489	0,414
Controlo, Cont. Proc.	4,429	0,117
Controlo, Exc. Total	0,687	0,627
Exc. Parcial, Cont. Proc.	0,427	0,738
Exc. Parcial, Exc. Total	19,833	<b>0,031</b>
Cont. Proc., Exc. Total	0,927	0,531

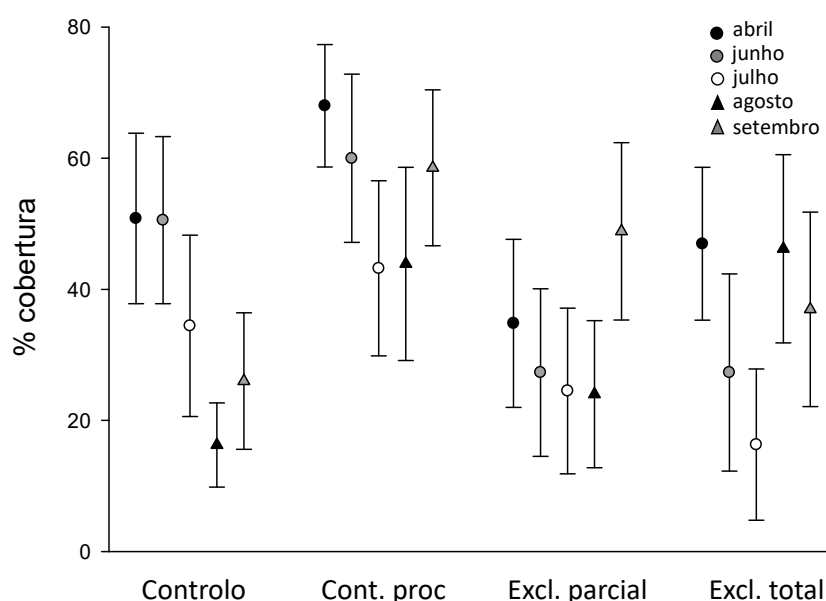


Figura 5.7: Médias mensais da percentagem média ( $\pm$  erro padrão) de cobertura de algas articuladas calcárias em cada um dos tratamentos.

Em relação à abundância de algas corticadas, observaram-se resultados semelhantes aos anteriores. Isto é, houve diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) nas interações Tratamento  $\times$  Local e Tratamento  $\times$  Mês (Tabela 5.7). Após a análise *pair-wise* para o Tratamento  $\times$  Local verificou-se novamente um efeito da manipulação (artefacto) no local 1 ( $p < 0,05$ , Tabela 5.8). Já no local 2, não se observaram efeitos da manipulação, tendo-se registado diferenças entre os dois tratamentos de exclusão (parcial e total), mas não entre estes e o controlo (Fig. 5.8). Relativamente ao *pair-wise* do Tratamento  $\times$  Mês foi encontrado um efeito da manipulação em setembro, e diferenças entre o controlo de procedimento e as exclusões parcial e total respectivamente em junho e abril (Fig. 5.9, Tabela 5.9).

Tabela 5.7: *PERMANOVA* comparando os efeitos dos tratamentos na abundância de algas corticadas, valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Fatores	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Tratamento	3	3546	1,8622	0,171
Local	1	23399	177,41	<b>0,015</b>
Mês	4	2695,2	20,435	<b>0,005</b>
TratamentoxLocal	3	1039,5	4,9547	<b>0,015</b>
TratamentoxMês	12	977,29	4,658	<b>0,007</b>
LocalxMês	4	131,89	9,63E-02	0,983
TratamentoxLocalxMês	12	209,81	0,15314	1
Residual	120	1370,1		
PERMDISP				0,187

Tabela 5.8: Análise *pair-wise* para o Tratamento $\times$ Local (Controlo – só parafusos, Cont. Proc. – só estrutura, Exc. Parcial – exclusão de ouriços, Exc. Total – exclusão de ouriços e peixes), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Local 1	t	P(perm)
Controlo, Exc. Parcial	1,298	0,247
Controlo, Cont. Proc.	3,350	<b>0,040</b>
Controlo, Exc. Total	0,895	0,426
Exc. Parcial, Cont. Proc.	5,789	<b>0,015</b>
Exc. Parcial, Exc. Total	2,496	0,068
Cont. Proc., Exc. Total	2,143	0,111
Local 2	t	P(perm)
Controlo, Exc. Parcial	0,538	0,634
Controlo, Cont. Proc.	2,461	0,091
Controlo, Exc. Total	0,124	0,925
Exc. Parcial, Cont. Proc.	4,116	<b>0,017</b>
Exc. Parcial, Exc. Total	1,212	0,279
Cont. Proc., Exc. Total	2,992	0,052

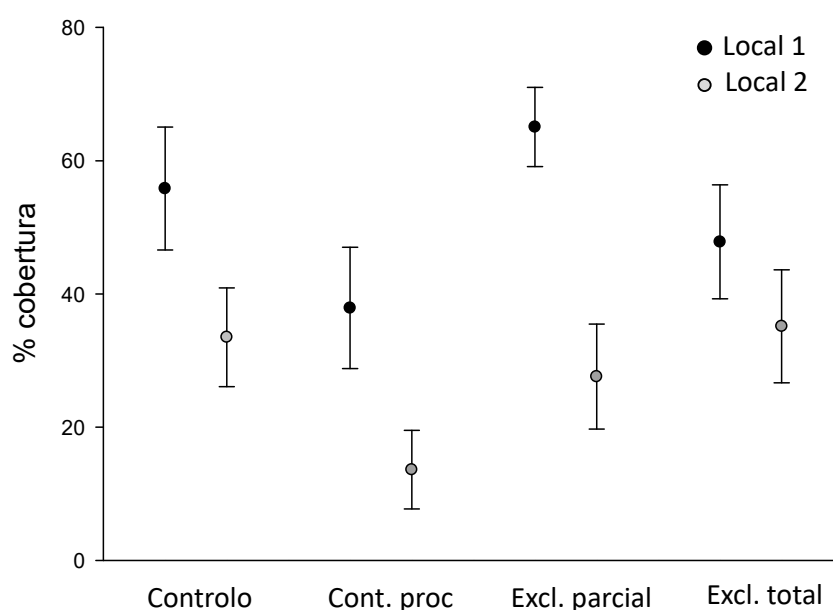


Figura 5.8: Percentagem média ( $\pm$  erro padrão) de cobertura de algas corticadas em cada um dos tratamentos.

Tabela 5.9: Análise *pair-wise* para o Tratamento $\times$ Mês (Controlo – só parafusos, Cont. Proc. – só estrutura, Exc. Parcial – exclusão de ouriços, Exc. Total – exclusão de ouriços e peixes), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Abril	t	P(MC)	Junho	t	P(MC)
Controlo, Exc. Parcial	1,044	0,469	Controlo, Exc. Parcial	3,246	0,215
Controlo, Cont. Proc.	9,963	0,061	Controlo, Cont. Proc.	1,093	0,467
Controlo, Exc. Total	1,200	0,453	Controlo, Exc. Total	4,979	0,125
Exc. Parcial, Cont. Proc.	2,515	0,225	Exc. Parcial, Cont. Proc.	14,524	<b>0,044</b>
Exc. Parcial, Exc. Total	1,146	0,423	Exc. Parcial, Exc. Total	1,638	0,339
Cont. Proc., Exc. Total	15,118	<b>0,045</b>	Cont. Proc., Exc. Total	3,133	0,188

Julho	t	P(MC)	Agosto	t	P(MC)
Controlo, Exc. Parcial	2,691	0,234	Controlo, Exc. Parcial	0,869	0,521
Controlo, Cont. Proc.	0,570	0,659	Controlo, Cont. Proc.	3,820	0,176
Controlo, Exc. Total	0,174	0,901	Controlo, Exc. Total	4,306	0,136
Exc. Parcial, Cont. Proc.	4,427	0,129	Exc. Parcial, Cont. Proc.	2,192	0,268
Exc. Parcial, Exc. Total	0,820	0,571	Exc. Parcial, Exc. Total	1,795	0,314
Cont. Proc., Exc. Total	0,988	0,521	Cont. Proc., Exc. Total	0,889	0,543

Setembro	t	P(MC)
Controlo, Exc. Parcial	2,265	0,273
Controlo, Cont. Proc.	22,967	<b>0,037</b>
Controlo, Exc. Total	5,924	0,126
Exc. Parcial, Cont. Proc.	1,343	0,390
Exc. Parcial, Exc. Total	0,286	0,817
Cont. Proc., Exc. Total	3,255	0,199

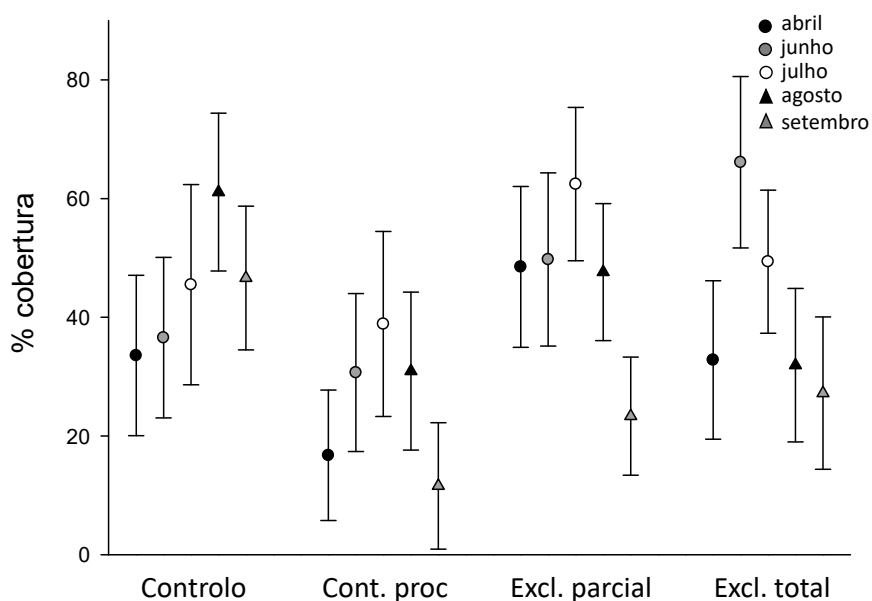


Figura 5.9: Valores mensais da percentagem média ( $\pm$  erro padrão) de cobertura de algas corticadas em cada um dos tratamentos.

No caso das algas corticadas foliosas, verificou-se uma interação significativa entre os tratamentos e o mês (Tabela 5.10). A análise *pair-wise* não revelou efeitos da manipulação neste grupo de algas tendo-se apenas verificado diferenças entre os dois tratamentos de exclusão (parcial e total) no mês de julho, embora em nenhum dos meses se tenha verificado diferenças na sua abundância entre o controlo e as exclusões (Tabela 5.11, Fig. 5.10).

Tabela 5.10: *PERMANOVA* comparando os efeitos dos tratamentos na abundância de algas corticadas foliosas, valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Fatores	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Tratamento	3	39,451	2,060	0,139
Local	1	36,864	1,589	0,233
Mês	4	72,370	3,120	0,138
TratamentoxLocal	3	5,947	1,487	0,269
TratamentoxMês	12	15,143	3,787	<b>0,017</b>
LocalxMês	4	23,199	1,730	0,153
TratamentoxLocalxMês	12	3,999	0,298	0,992
Residual	120	13,407		
PERMDISP				0,718

Tabela 5.11: Análise *pair-wise* para o Tratamento×Mês (Controlo – só parafusos, Cont. Proc. – só estrutura, Exc. Parcial – exclusão de ouriços, Exc. Total – exclusão de ouriços e peixes), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Abril	t	P(MC)	Junho	t	P(MC)
Controlo, Exc. Parcial	4,333	0,141	Controlo, Exc. Parcial	1,000	0,490
Controlo, Cont. Proc.	7,889	0,073	Controlo, Cont. Proc.	3,400	0,205
Controlo, Exc. Total	1,693	0,324	Controlo, Exc. Total	0,286	0,820
Exc. Parcial, Cont. Proc.	-	-	Exc. Parcial, Cont. Proc.	9,000	0,074
Exc. Parcial, Exc. Total	0,429	0,731	Exc. Parcial, Exc. Total	1,571	0,373
Cont. Proc., Exc. Total	3,286	0,196	Cont. Proc., Exc. Total	9,500	0,075

Julho	t	P(MC)	Agosto	t	P(MC)
Controlo, Exc. Parcial	0,653	0,629	Controlo, Exc. Parcial	2,191	0,261
Controlo, Cont. Proc.	6,000	0,096	Controlo, Cont. Proc.	1,076	0,462
Controlo, Exc. Total	2,040	0,285	Controlo, Exc. Total	1,190	0,444
Exc. Parcial, Cont. Proc.	0,906	0,546	Exc. Parcial, Cont. Proc.	3,000	0,204
Exc. Parcial, Exc. Total	44,000	<b>0,009</b>	Exc. Parcial, Exc. Total	10,273	0,054
Cont. Proc., Exc. Total	2,221	0,275	Cont. Proc., Exc. Total	1,262	0,395

Setembro	t	P(MC)
Controlo, Exc. Parcial	2,846	0,215
Controlo, Cont. Proc.	1,865	0,291
Controlo, Exc. Total	1,822	0,309
Exc. Parcial, Cont. Proc.	2,600	0,238
Exc. Parcial, Exc. Total	0,775	0,572
Cont. Proc., Exc. Total	1,754	0,316

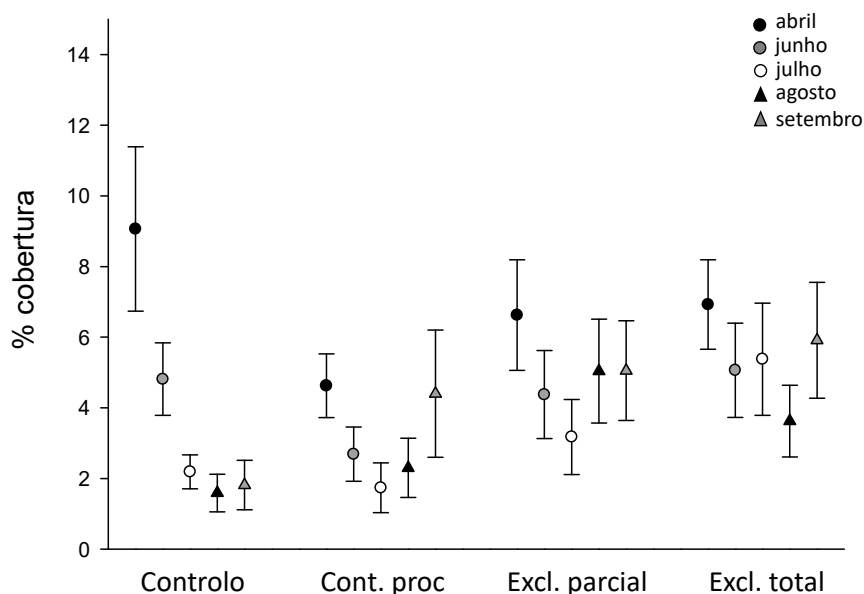


Figura 5.10: Valores mensais da percentagem média ( $\pm$  erro padrão) de cobertura de algas corticadas foliosas em cada um dos tratamentos.

No caso das algas incrustantes verificou-se uma interação significativa ( $p < 0,05$ ) entre os tratamentos e o local (Tabela 5.12). A análise *pair-wise* revelou a existência de um efeito da manipulação (artefacto) em ambos os locais, inviabilizando assim quaisquer interpretações relativamente a este grupo de algas (Fig. 5.11, Tabela 5.12).

Tabela 5.12: *PERMANOVA* comparando os efeitos dos tratamentos na abundância de algas incrustantes, Análise *pair-wise* para a interação Tratamento x Local (Controlo – só parafusos, Cont. Proc. – só estrutura, Exc. Parcial – exclusão de ouriços, Exc. Total – exclusão de ouriços e peixes), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Fatores	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Tratamento	3	36	0,140	0,999
Local	1	410	1,021	0,498
Mês	4	1698	4,230	0,101
TratamentoxLocal	3	2227	7,432	<b>0,006</b>
TratamentoxMês	12	172	0,575	0,833
LocalxMês	4	401	0,888	0,502
TratamentoxLocalxMês	12	300	0,663	0,751
Residual	120	452		
PERMDISP				0,920

Local 1	t	P(perm)
Controlo, Exc. Parcial	1,496	0,207
Controlo, Cont. Proc.	4,884	<b>0,009</b>
Controlo, Exc. Total	1,518	0,196
Exc. Parcial, Cont. Proc.	3,876	<b>0,024</b>
Exc. Parcial, Exc. Total	0,736	0,489
Cont. Proc., Exc. Total	2,236	0,103

Local 2	t	P(perm)
Controlo, Exc. Parcial	0,885	0,436
Controlo, Cont. Proc.	3,874	<b>0,037</b>
Controlo, Exc. Total	3,974	<b>0,027</b>
Exc. Parcial, Cont. Proc.	3,736	<b>0,029</b>
Exc. Parcial, Exc. Total	1,088	0,412
Cont. Proc., Exc. Total	4,908	<b>0,012</b>

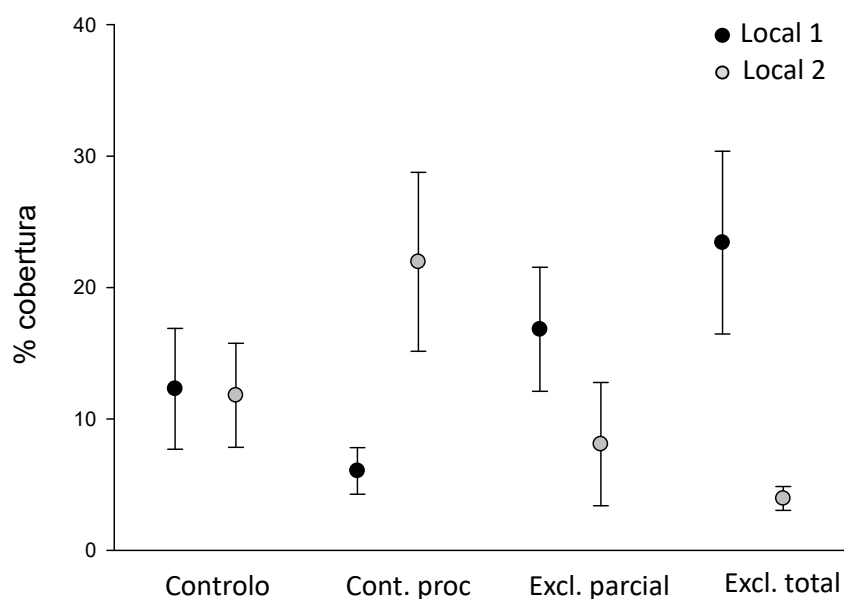


Figura 5.11: Percentagem de cobertura média ( $\pm$  erro padrão) de algas incrustantes em cada um dos tratamentos.

No caso das algas filamentosas apenas se verificou variação temporal e espacial na sua abundância (interação significativa entre os locais e os meses, ( $p < 0,05$ , Tabela 5.13, Fig. 5.12), não se tendo registado quaisquer efeitos decorrentes das manipulações.

Tabela 5.13: PERMANOVA comparando os efeitos dos tratamentos na abundância do grupo morfofuncional de algas filamentosas, valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Fatores	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Tratamento	3	1,356	0,266	0,978
Local	1	108,080	0,882	0,442
Mês	4	98,590	0,805	0,553
TratamentoxLocal	3	41,027	2,720	0,089
TratamentoxMês	12	20,854	1,383	0,280
LocalxMês	4	122,490	9,876	<b>0,001</b>
TratamentoxLocalxMês	12	15,083	1,216	0,275
Residual	120	12,403		
PERMDISP				0,984

No caso das algas frondosas verificou-se uma variação significativa ( $p < 0,05$ ) entre tratamento e local (Tabela 5.14). No entanto, quando se fez a análise *pair-wise*, não se verificaram diferenças significativas ( $p > 0,05$ ) na abundância destas algas que, de facto, apresentaram os valores mais baixos para cada um dos locais, estando mesmo ausentes no

local 1 para o tratamento controle, e no local 2 para os tratamentos de controle de procedimento e exclusão total de herbívoros (Fig. 5.13).

Tabela 5.14: PERMANOVA comparando os efeitos dos tratamentos na abundância de algas frondosas, Análise *pair-wise* para a interação Tratamento x Local (Controle – só parafusos, Cont. Proc. – só estrutura, Exc. Parcial – exclusão de ouriços, Exc. Total – exclusão de ouriços e peixes), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Fatores	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Tratamento	3	11,004	1,485	0,269
Local	1	16,066	6,187	0,067
Mês	4	4,336	1,670	0,293
TratamentoxLocal	3	5,384	5,348	<b>0,015</b>
TratamentoxMês	12	2,707	2,689	0,051
LocalxMês	4	2,597	0,791	0,538
TratamentoxLocalxMês	12	1,007	0,307	0,993
Residual	120	3,282		
PERMDISP				0,002

Local 1	t	P(MC)
Controle, Exc. Parcial	2,290	0,080
Controle, Cont. Proc.	1,000	0,384
Controle, Exc. Total	2,596	0,055
Exc. Parcial, Cont. Proc.	2,239	0,082
Exc. Parcial, Exc. Total	1,284	0,256
Cont. Proc., Exc. Total	2,641	0,066

Local 2	t	P(MC)
Controle, Exc. Parcial	1,246	0,300
Controle, Cont. Proc.	1,000	0,368
Controle, Exc. Total	1,000	0,389
Exc. Parcial, Cont. Proc.	1,372	0,219
Exc. Parcial, Exc. Total	1,372	0,240
Cont. Proc., Exc. Total	-	-

- denominador 0

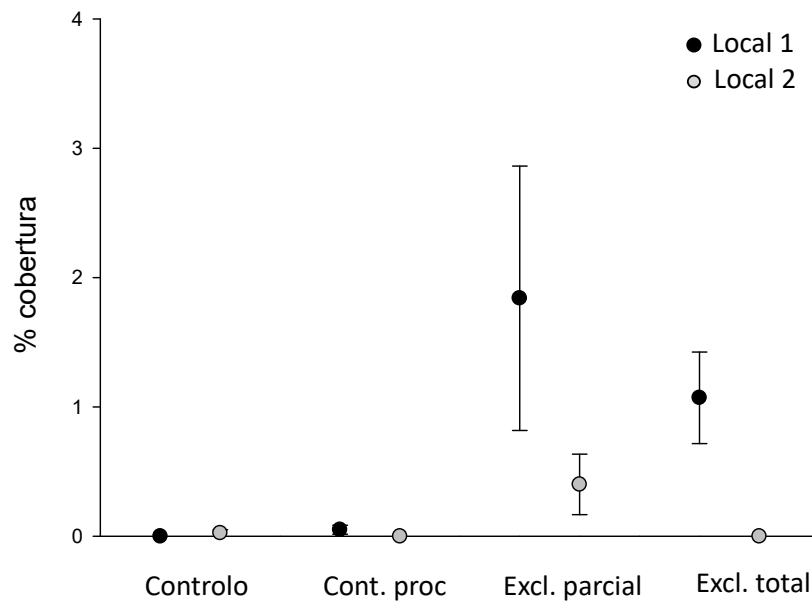


Figura 5.12: Percentagem de cobertura média ( $\pm$  erro padrão) de algas frondosas em cada um dos tratamentos.

A análise à abundância de *A. armata* revelou que apenas a variação temporal foi significativa (Tabela 5.15). De facto a abundância da *A. armata* aumentou ao longo do tempo (resultado não mostrado), embora não se tenha registado quaisquer efeitos dos tratamentos.

Tabela 5.15: Resultados da análise PERMANOVA com a comparação dos efeitos dos tratamentos na abundância da *Asparagopsis armata*, valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Fatores	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Tratamento	3	0,255	0,947	0,516
Local	1	0,006	0,443	0,537
Mês	4	0,742	58,743	<b>0,004</b>
TratamentoxLocal	3	0,167	1,677	0,226
TratamentoxMês	12	0,207	2,075	0,115
LocalxMês	4	0,013	0,123	0,967
TratamentoxLocalxMês	12	0,100	0,967	0,458
Residual	120	0,103		
PERMDISP				0,108

### 5.3. Discussão

De um modo geral registaram-se efeitos da manipulação em si, que impossibilitaram analisar o efeito da exclusão. O uso de barreiras físicas (por exemplo cercas ou gaiolas) é

comum em experiências de exclusão como alternativa a remoções ou adições manuais de indivíduos (ver Range *et al.* 2008). A utilização deste tipo de estruturas permite um melhor controlo das densidades, uma maior proximidade entre os controlos e os tratamentos, bem como uma menor área de experimentação. No entanto, essas barreiras físicas podem influenciar os resultados ao serem colonizadas por algas e invertebrados (Underwood & Denley 1984), modificando fatores físicos e biológicos, como a luz, os movimentos da água ou a acumulação de sedimentos. Estas barreiras físicas, em especial as que implicam um confinamento, podem também influenciar a própria movimentação dos animais, alterando o seu padrão natural de comportamento (ou seja, "efeito de cerca", Benedetti-Cecchi & Cinelli 1997, Mac Nally 1997).

De um modo geral, os resultados obtidos ficaram assim aquém do esperado tendo ficado por concluir se os herbívoros de facto desempenham um papel chave na estrutura destas comunidades algais de baixa profundidade.

Apesar dos vários efeitos encontrados da manipulação em si, os mesmos não foram encontrados no caso da abundância da espécie alvo deste estudo, *A. armata*. No entanto não se encontraram efeito das exclusões. Se a abundância geral de *A. armata*, que se esperaria ser superior àquela efectivamente encontrada ao longo de toda a experiência, talvez as análises conseguissem detectar um sinal significativo.

O ano de 2018 foi, de fato, um ano de baixa quantidade desta espécie na ilha de São Miguel. A experiência foi repetida em 2019, antecipando a instalação das estruturas para janeiro. Contudo, as tempestades "Julia" e "Kyllian" que ocorreram entre 20 e 25 de fevereiro desse ano (IPMA 2019), destruíram nove estruturas, inviabilizando o prosseguimento da experiência. A repetição da experiência em 2020 não foi possível devido às restrições logísticas em vigor na Região e na Universidade dos Açores, causadas pela pandemia Covid-19.

Tal como dito em cima, seria interessante repetir esta experiência, mas teriam de se fazer alterações metodológicas como, por exemplo, fazer coincidir o local e início da experiência com locais e datas em que a presença de *A. armata* fosse notória e indicasse ir aumentar, o que normalmente acontece a partir do início da primavera (obs. pess.; Ana I. Neto, com.

pess.). Esta é também a altura em que o estado do mar acalma, diminuindo a rebentação junto à costa (Hidrográfico 1981). Outras alterações metodológicas seriam usar áreas maiores do que as que foram usadas e/ou outro tipo de exclusão de herbívoros como a remoção manual de ouriços (Bulleri *et al.* 1999) ou o uso de cortinas de bolhas para os peixes herbívoros (Bennett *et al.* 2017).

## 6. MACROINVERTEBRADOS ASSOCIADOS À COMUNIDADE ALGAL

Este capítulo teve como objetivo examinar a estrutura das comunidades de macroinvertebrados associadas a *Asparagopsis armata* (potencial invasora), *A. taxiformis* (nativa e/ou potencial invasora, dependendo da linhagem genética) e *Halopteris scoparia* (nativa, abundante e que coabita com ambas as espécies de *Asparagopsis*).

### 6.1. Metodologia

#### 6.1.1. Local de amostragem

A recolha das amostras das espécies selecionadas foi efetuada nos três locais da ilha selecionados para este estudo: São Roque, Lagoa e Caloura (Fig. 6.1),

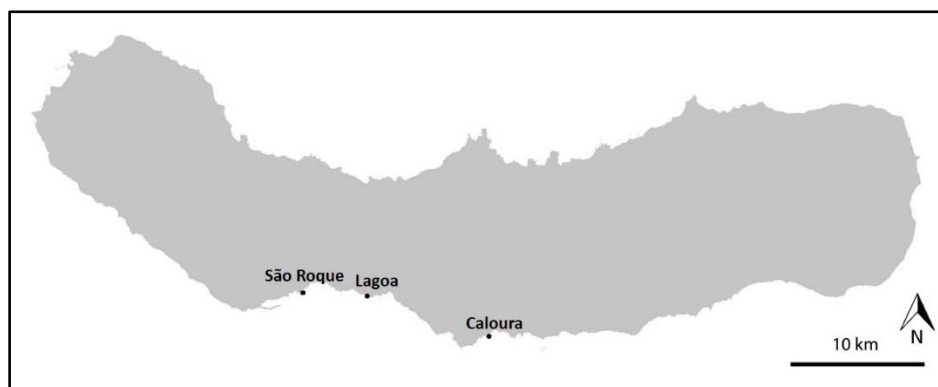


Figura 6.1: São Miguel com indicação dos 3 locais de amostragem, São Roque, Lagoa e Caloura.

#### 6.1.2. Amostragem

Recorrendo a mergulho com o auxílio de escafandro autónomo, recolheu-se um total de 6 amostras de cada espécie nos três locais selecionados, entre os 4 e os 5 metros de profundidade. As algas foram coletadas à mão, pela base, e cuidadosamente colocadas em sacos de plástico de 1 L com fecho. No final do mergulho as amostras foram transportadas numa mala térmica para o laboratório.

#### 6.1.3. Tratamento das amostras

No laboratório, todo o conteúdo de cada saco de plástico foi passado por um crivo de 500  $\mu\text{m}$ . De seguida colocou-se o material no crivo num tabuleiro e cobriu-se com água da

torneira. Esperou-se cerca de uma hora para que o choque salino fizesse com que todos os macroinvertebrados se soltassem da alga. Após este período voltou-se a passar o material pelo crivo de 500 µm. A alga foi então lavada debaixo de água corrente para libertar algum indivíduo mais persistente. Todos os macroinvertebrados retidos no crivo foram preservados em álcool a 70% em volume até a sua triagem e identificação. As algas foram postas individualmente em recipientes de alumínio e colocadas numa estufa com circulação de ar forçado (da marca VWR e modelo VL 115) onde permaneceram durante 48 horas a 60 °C. Terminado este período, determinou-se a respetiva biomassa seca (bs) utilizando uma balança de precisão (da marca Kern e modelo ALJ 220-5DNM).

Fez-se inicialmente a triagem da macrofauna, examinando cada amostra em placa de Petri com água sob uma lupa da marca Zeiss Stemi 2000-C. Os animais encontrados, depois de separados e contados, foram colocados em *ependorfs* com álcool a 70% para posterior identificação até ao nível taxonómico mais baixo possível.

Para a identificação usou-se a mesma lupa da triagem e ainda um microscópio Zeiss Axio Imager A1 quando necessário. Foram consultados livros com chaves de identificação (*e.g.* André 1946, Hayward & Ryland 1995, Lecroy 2007) e artigos específicos sobre a taxonomia de diversos grupos (*e.g.* Bamber & Costa 2009 para Tanaidacea, Guerra-García 2012 para Caprellidae, Beron 2018 para Arachnida).

#### **6.1.4. Análise dos dados**

Os dados de abundância das diversas espécies de macrofauna, estandardizados por grama de biomassa seca de alga, foram organizados em folhas de cálculo e posteriormente analisados estatisticamente usando o software *PRIMER 6 & PERMANOVA* (Clarke & Gorley 2006).

Para se investigar a existência de diferenças na estrutura da comunidade de macroinvertebrados associados às espécies de algas selecionadas, usou-se uma análise *PERMANOVA* (Anderson 2001) com um desenho misto de 2 fatores: alga (*A. armata vs. A. taxiformis vs. H. scoparia*, fixo), local (aleatório). Os dados foram analisados usando-se os índices de similaridade *Bray-Curtis* (sem transformação) e *Jaccard*. O objetivo para o uso

destes dois índices em simultâneo prendeu-se com o facto de que o índice de *Bray-Curtis*, sem transformação, dá um maior peso às variações nas abundâncias relativas dos vários taxa, enquanto o índice de *Jaccard* descarta a informação da abundância, concentrando-se apenas nas variações de composição (Clarke & Warwick 1994). Em todas as análises, foram feitas comparações *post hoc* usando o método de comparações *pair-wise* para identificar diferenças significativas entre níveis de tratamentos. Utilizou-se uma análise *non-metric Multidimensional Scaling (MDS)* para visualizar as diferenças encontradas. A análise *SIMPER*, aplicada ao índice de *Bray-Curtis*, foi utilizada para verificar quais os macroinvertebrados que mais contribuíram para as diferenças encontradas.

Foram ainda feitas análises univariadas *PERMANOVA* para investigar a existência de diferenças na estrutura da comunidade de macroinvertebrados entre as espécies de algas selecionadas ao nível do número de taxa (S), abundância por biomassa seca (N) e índice de diversidade *Shannon-Wiener (H')*. Antes da análise, testou-se a homogeneidade da dispersão de variâncias nos dados através do teste *PERMDISP*. De modo a garantir a homogeneidade de variâncias, os dados foram transformados com a  $\log(x+1)$  no caso da diversidade Shannon-Wiener ( $H'$ ) (Clarke & Warwick 1994). Para as restantes análises, não foi necessário efetuar quaisquer transformações.

Criaram-se 18 grupos taxonómicos nos macroinvertebrados amostrados: Amphipoda, Arachnida, Caprellidae, Clitellata, Decapoda, Echinodermata, Gasteropoda, Harpacticoida, Insecta, Isopoda, Nematoda, Ostracoda, Polychaeta, Polyplacophora, Pycnogonida, Sipunculidea, Tanaidacea, Turbellaria). Não se incluíram os macroinvertebrados do filo Molusca porque, apesar de triados e preservados, não foi possível proceder à respetiva identificação e quantificação devido a constrangimentos logísticos associados à implementação do plano de contingência para o Covid-19.

Recorreu-se à análise *PERMANOVA* com o mesmo desenho descrito acima, para analisar diferenças na abundância de cada grupo de macroinvertebrados, utilizando-se a distância Euclidiana como índice de similaridade. Tal como descrito acima, testou-se a homogeneidade da dispersão dos dados antes de proceder à análise dos mesmos e os dados foram transformados quando necessário.

Em todas as análises, quando necessário, foram feitas comparações *post hoc* usando o método de comparações *pair-wise* para identificar diferenças significativas entre níveis de tratamentos ou interações significativas. Sempre que o número de permutações possíveis foi baixo, recorreu-se ao método de Monte Carlo para determinar a significância (Anderson 2001).

## 6.2. Resultados

### 6.2.1 Descrição geral

Foram identificados 40.383 macroinvertebrados correspondendo a 59 taxa diferentes (Anexo 2). *A. taxiformis* foi a espécie que apresentou maior número de invertebrados associados e *H. scoparia* a que teve o menor (Fig. 6.2).

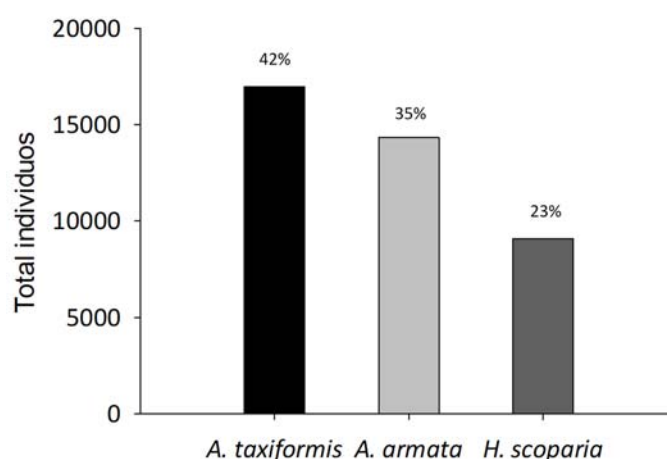


Figura 6.2: Número e porcentagem de invertebrados contabilizados em cada espécie de alga.

### 6.2.2 Índices de similaridade

A análise comparativa da estrutura das comunidades de macroinvertebrados revelou, para ambos os índices de similaridade uma interação significativa entre os locais e as espécies de algas (Tabela 6.1, Fig. 6.1). Da análise *pair-wise*, quando se considerou a abundância dos vários taxa (*Bray-Curtis*), verificaram-se diferenças significativas entre as três espécies de algas na Caloura, e entre *Asparagopsis* spp. e *Halopteris* nos restantes locais. Quando se

considerou apenas a composição das comunidades de invertebrados (*Jaccard*), verificou-se uma diferença entre as três espécies de algas que foi consistente nos três locais amostrados.

Tabela 6.1: Análise *PERMANOVA* para comparação da estrutura das comunidades de macroinvertebrados (esquerda) e da composição específica das comunidades de macroinvertebrados nas algas (direita), Análise *pair-wise* da interação LocalxEspécie, Valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

<b>Bray-Curtis</b>					<b>Jaccard</b>				
Fator	df	MS	Pseudo-F	P(perm)	Fator	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Local	2	6946	6,298	<b>0,001</b>	Local	2	6143	6,581	<b>0,001</b>
Espécie	2	18861	4,664	<b>0,036</b>	Espécie	2	6038	3,734	<b>0,012</b>
LocalxEspécie	4	4044	3,667	<b>0,001</b>	LocalxEspécie	4	1617	1,732	<b>0,002</b>
Res	45	1103			Res	45	933		

<i>pair-wise</i>				<i>pair-wise</i>			
	Caloura	t	P(perm)		Caloura	t	P(perm)
	<i>A. taxiformis, A. armata</i>	2.080	<b>0.015</b>		<i>A. taxiformis, A. armata</i>	1.517	<b>0.044</b>
	<i>A. taxiformis, H. scoparia</i>	3.018	<b>0.003</b>		<i>A. taxiformis, H. scoparia</i>	1.880	<b>0.002</b>
	<i>A. armata, H. scoparia</i>	3.740	<b>0.005</b>		<i>A. armata, H. scoparia</i>	2.112	<b>0.004</b>
	Lagoa				Lagoa		
	<i>A. taxiformis, A. armata</i>	1.283	0.179		<i>A. taxiformis, A. armata</i>	2.007	<b>0.006</b>
	<i>A. taxiformis, H. scoparia</i>	3.919	<b>0.003</b>		<i>A. taxiformis, H. scoparia</i>	1.882	<b>0.001</b>
	<i>A. armata, H. scoparia</i>	3.069	<b>0.001</b>		<i>A. armata, H. scoparia</i>	1.898	<b>0.002</b>
	São Roque				São Roque		
	<i>A. taxiformis, A. armata</i>	1.437	0.072		<i>A. taxiformis, A. armata</i>	1.374	<b>0.019</b>
	<i>A. taxiformis, H. scoparia</i>	3.703	<b>0.003</b>		<i>A. taxiformis, H. scoparia</i>	1.539	<b>0.011</b>
	<i>A. armata, H. scoparia</i>	3.547	<b>0.004</b>		<i>A. armata, H. scoparia</i>	2.020	<b>0.002</b>

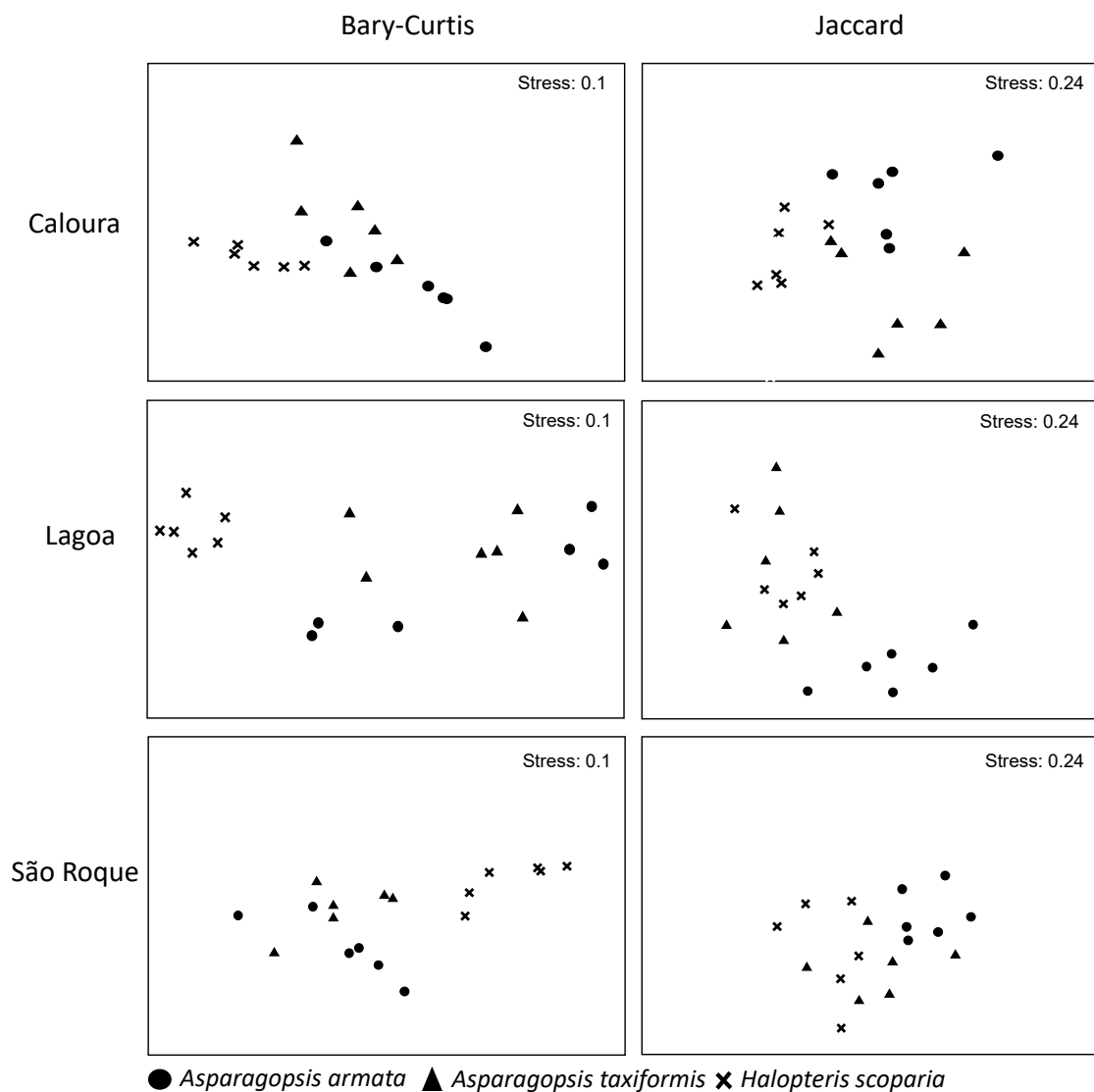


Figura 6.3: MDS da estrutura (*Bray-Curtis*) e da composição (*Jaccard*) das comunidades de macroinvertebrados nos três taxa.

A análise *SIMPER* (*Bray-Curtis*, Tabela 6.2) revelou que da totalidade dos 59 taxa identificados apenas nove contribuíram para cerca de 70% das diferenças (dissimilaridades) registadas nas três comunidades de invertebrados: *Caprella acanthifera*, *Caprella penantis*, *Harpacticoida* sp.1, *Hyale* sp., *Jassa* cf. *slatteryi*, *Microprotopus maculatus*, Nematoda, *Platynereis dumerilii* e Tubificidae. Os anfípodes gamarídeos *Hyale* sp. foram o taxon mais abundante em todas as algas e em todos os locais, com exceção de *A. armata* na Lagoa, onde outro anfípode, *Microprotopus maculatus*, foi mais abundante.

Tabela 6.2: Análise SIMPER da abundância relativa (indivíduos por grama de biomassa algal seca), indicando a porcentagem de contribuição para as diferenças na estrutura das comunidades.

	Abd. Méd.	Abd. Méd.	Abd. Méd.	Contrib.%	Cum.%
<b>Caloura</b>					
<i>A. armata</i> vs. <i>A. taxiformis</i> (méd. diss. 52,46%)					
<i>Hyale</i> sp.	536,83	166,60	-	53,73	53,73
Tubificidae	56,82	58,85	-	7,55	61,28
<i>Platynereis dumerilii</i>	53,46	66,20	-	7,01	68,29
<i>Caprella acanthifera</i>	17,02	50,14	-	5,66	73,94
<i>A. armata</i> vs. <i>H. scoparia</i> (méd. diss. 64,44%)					
<i>Hyale</i> sp.	536,83	-	87,51	64,04	64,04
<i>Platynereis dumerilii</i>	53,46	-	11,79	8,61	72,66
<i>A. taxiformis</i> vs. <i>H. scoparia</i> (méd. diss. 56,73%)					
<i>Hyale</i> sp.	-	166,60	87,51	23,91	23,91
<i>Platynereis dumerilii</i>	-	66,20	11,79	15,29	39,20
Tubificidae	-	58,85	25,47	12,13	51,33
<i>Caprella acanthifera</i>	-	50,14	7,52	10,78	62,11
Harpacticoida sp.1	-	33,84	7,64	7,75	69,86
Nematoda	-	40,58	14,95	6,67	76,53
<b>Lagoa</b>					
<i>A. armata</i> vs <i>A. taxiformis</i> (méd. diss. 64,88%)					
<i>Microprotopus maculatus</i>	664,51	213,71	-	28,26	28,26
<i>Hyale</i> sp.	480,20	367,43	-	20,20	48,45
<i>Caprella penantis</i>	321,82	38,29	-	13,59	62,05
<i>Caprella acanthifera</i>	37,61	200,27	-	11,36	73,40
<i>A. armata</i> vs. <i>H. scoparia</i> (méd. diss. 84,50%)					
<i>Hyale</i> sp.	480,20	-	22,95	34,07	34,07
<i>Microprotopus maculatus</i>	664,51	-	3,10	26,40	60,48
<i>Caprella penantis</i>	321,82	-	0,68	17,04	77,51
<i>A. taxiformis</i> vs. <i>H. scoparia</i> (méd. diss. 85,22%)					
<i>Hyale</i> sp.	-	367,43	22,95	30,11	30,11
<i>Caprella acanthifera</i>	-	200,27	3,36	15,94	46,05
<i>Microprotopus maculatus</i>	-	213,71	3,10	14,52	60,57
Harpacticoida sp.1	-	116,19	1,01	11,44	72,01

Tabela 6.2 (continuação): Análise SIMPER da abundância relativa (indivíduos por grama de biomassa algal seca), indicando a porcentagem de contribuição para as diferenças na estrutura das comunidades.

<b>São Roque</b>					
<i>A. armata</i> vs. <i>A. taxiformis</i> (méd. diss. 49,90%)					
<i>Microprotopus maculatus</i>	216,79	243,24	-	23,86	23,86
<i>Hyale</i> sp.	231,89	282,58	-	22,73	46,59
<i>Caprella penantis</i>	120,97	23,97	-	9,85	56,44
<i>Caprella acanthifera</i>	145,34	80,97	-	9,69	66,12
<i>Jassa</i> cf. <i>slatteryi</i>	31,85	77,79	-	7,69	73,82
<i>A. armata</i> vs. <i>H. scoparia</i> (méd. diss. 75,98%)					
<i>Microprotopus maculatus</i>	216,79	-	8,56	20,32	20,32
<i>Caprella acanthifera</i>	145,34	-	25,30	16,90	37,23
<i>Hyale</i> sp.	231,89	-	51,83	16,68	53,91
<i>Caprella penantis</i>	120,97	-	1,40	10,40	64,31
Harpacticoida sp.1	90,47	-	0,61	9,12	73,43
<i>A. taxiformis</i> vs. <i>H. scoparia</i> (méd. diss. 71,77%)					
<i>Hyale</i> sp.	-	282,58	51,83	33,24	33,24
<i>Microprotopus maculatus</i>	-	243,24	8,56	22,07	55,31
<i>Jassa</i> cf. <i>slatteryi</i>	-	77,79	1,22	11,10	66,41
<i>Caprella acanthifera</i>	-	80,97	25,30	8,51	74,92

### 6.2.3 Diversidade

As análises univariadas (Tabela 6.3) revelaram: (i) uma interação significativa entre local e espécie para o número de taxa (S) e para o índice de diversidade *Shannon-Wiener* (H'); e (ii) uma diferença significativa para o fator Espécie no que se refere à abundância (N) de taxa. As análises *pair-wise* (Fig. 6.3, Anexo 3) demonstraram que o número de taxa (S) foi significativamente inferior em *A. armata* do que em *H. scoparia*. Revelaram ainda que o número de taxa associado a *A. taxiformis* foi muito variável entre locais. Em relação ao índice de diversidade *Shannon–Wiener* (H'), a análise *pair-wise* mostrou resultados semelhantes aos encontrados para o número de taxa, revelando uma diversidade de invertebrados significativamente inferior em *A. armata* do que em *H. scoparia* em dois dos locais amostrados. Mais uma vez, a diversidade de invertebrados associada a *A. taxiformis* foi muito variável entre locais.

Relativamente à abundância de invertebrados (N), a análise *pair-wise* para o fator Espécie revelou que a abundância de invertebrados associados a *H. scoparia* foi significativamente

inferior a *A. armata* e *A. taxiformis* as quais, por sua vez, não apresentaram diferenças significativas (Fig. 6.4).

Tabela 6.3: Análises univariadas (*PERMANOVA*, baseada em distâncias Euclidianas), número de taxa (S), abundância (N) e o índice de diversidade *Shannon–Wiener* (H'), Valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Fator	S			N			H'			
	df	MS	Pseudo-F	P(perm)	MS	Pseudo-F	P(perm)	MS	Pseudo-F	P(perm)
Local	2	16,074	1,808	0,190	0,132	0,318	0,723	0,318	5,816	<b>0,002</b>
Espécie	2	155,69	4,514	0,090	17,451	24,025	<b>0,048</b>	0,945	2,724	0,193
LocalxEspécie	4	34,491	3,879	<b>0,010</b>	0,726	1,757	0,169	0,347	6,343	<b>0,001</b>
Res	45	8,893			0,413			0,055		
PERMDISP				0,123			0,101			0,001

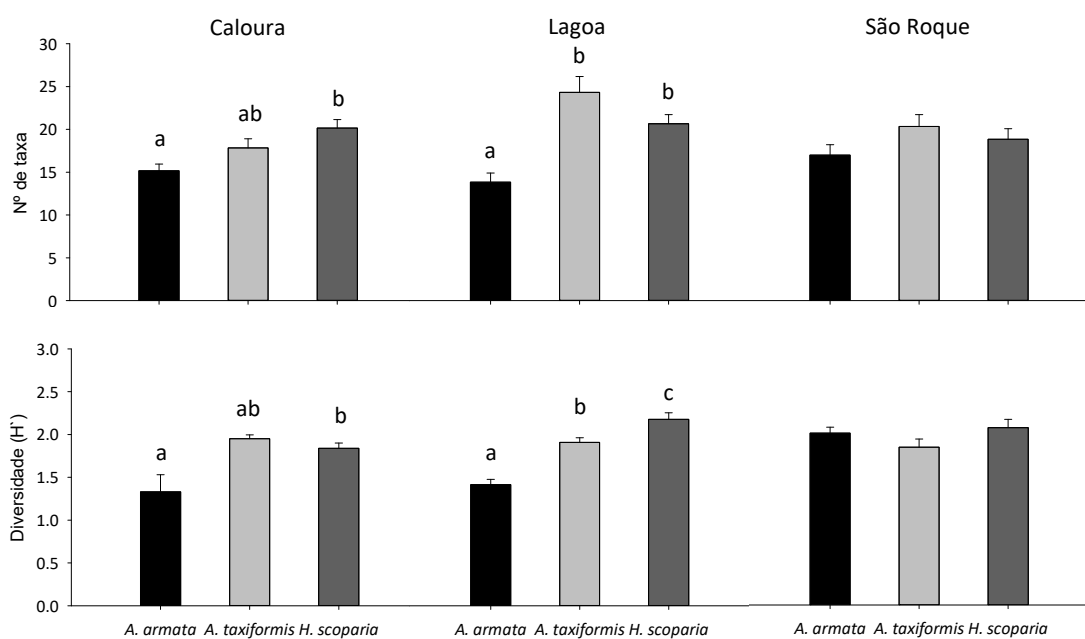


Figura 6.4: Valores médios (+ erro padrão) do número de taxa (S) e índice de diversidade *Shannon–Wiener* (H') por alga e local, Diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) evidenciadas pelas letras a, b, c.

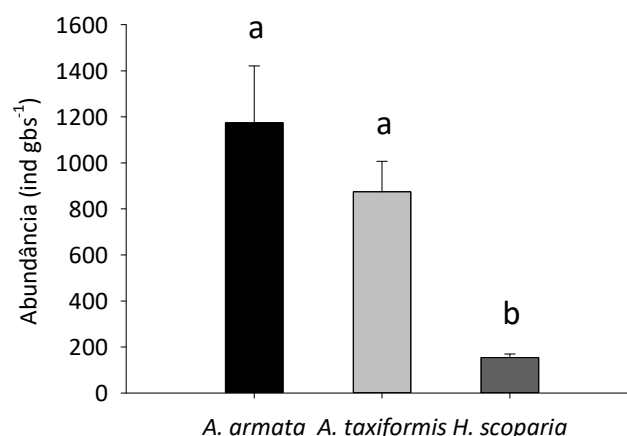


Figura 6.5: Valores médios (+ erro padrão) da abundância (indivíduos por grama de biomassa seca) por alga. Diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) evidenciadas por letras diferentes.

Analisando os vários grupos de macroinvertebrados (Tabela 6.4, Fig. 6.5), não se encontraram diferenças significativas na abundância relativa de Amphipoda, Arachnida, Caprellidae, Decapoda, Equinodermata, Gastropoda, Insecta, Nematoda, Ostracoda, Polychaeta, Polyplacophora, Pycnogonida, Sipunculidea e Turbellaria. No caso dos Clatellata, Harpaticoida e Tanaidacea, verificou-se uma interação significativa entre a Espécie e o Local (Tabela 6.5). A análise *pair-wise* revelou que a variação de abundância de Clatellata e Tanaidacea entre as três espécies de algas foi espacialmente inconsistente (Fig. 6.5). Os Tanaidacea foram significativamente mais abundantes em *A. taxiformis*, mas somente num dos locais (Caloura). Os Clatellata foram significativamente menos abundantes em *H. scoparia* num dos locais, mas sempre em maior quantidade nesta espécie do que nas espécies de *Asparagopsis* spp.. Apenas os resultados dos Harpaticoida foram espacialmente consistentes nos três locais amostrados, tendo a sua abundância sido significativamente superior nas duas espécies de *Asparagopsis* spp. por comparação com *H. scoparia*.

Tabela 6.4: Análise *PERMANOVA* com índice de similaridade de distância Euclidianas dos grupos de macroinvertebrados (#- aplicada transformação de raiz quarta nos dados), Valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Fator	Amphipoda				Arachnida			Caprellidae		
	df	MS	Pseudo-F	P(perm)	MS	Pseudo-F	P(perm)	MS	Pseudo-F	P(perm)
Local	2	653440	2,619	0,087	20,900	0,408	0,716	136170	5,339	<b>0,004</b>
Espécie	2	2158200	5,979	0,059	37,354	3,044	0,171	186620	3,675	0,127
LocalxEspécie	4	360980	1,447	0,244	12,270	0,239	0,944	50784	1,991	0,096
Residual	45	249460			51,254			25505		
PERMDISP				0,001			0,685			0,001

Fator	Clitellata				Decapoda			Equinodermata		
	df	MS	Pseudo-F	P(perm)	MS	Pseudo-F	P(perm)	MS	Pseudo-F	P(perm)
Local	2	11208	19,242	<b>0,001</b>	0,378	1,244	0,349	128,190	2,426	0,073
Espécie	2	448	0,246	0,822	0,377	1,728	0,310	327,510	13,094	<b>0,033</b>
LocalxEspécie	4	1820	3,124	<b>0,011</b>	0,218	0,718	0,640	25,012	0,473	0,804
Residual	45	582			0,304			52,833		
PERMDISP				0,051			0,158			0,009

Fator	Gastropoda				Harpaticoida			Insecta		
	df	MS	Pseudo-F	P(perm)	MS	Pseudo-F	P(perm)	MS	Pseudo-F	P(perm)
Local	2	1,047	3,497	<b>0,033</b>	4109,8	1,5428	0,224	7,457	43,677	<b>0,001</b>
Espécie	2	0,411	2,128	0,245	22385	3,2484	0,145	0,245	0,798	0,499
LocalxEspécie	4	0,193	0,645	0,662	6891,1	2,587	<b>0,049</b>	0,308	1,801	0,145
Residual	45	0,299			2663,8			0,171		
PERMDISP				0,100			0,001			0,079#

Tabela 6.4 (continuação): Análise *PERMANOVA* com índice de similaridade de distância Euclidianas dos grupos de macroinvertebrados (#- aplicada transformação de raiz quarta nos dados), Valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Fator	Isopoda				Nematoda			Ostracoda		
	df	MS	Pseudo-F	P(perm)	MS	Pseudo-F	P(perm)	MS	Pseudo-F	P(perm)
Local	2	0,270	0,875	0,456	0,584	1,420	0,253	0,284	0,816	0,572
Espécie	2	0,661	1,874	0,269	1,448	2,308	0,221	0,802	2,821	0,170
LocalxEspécie	4	0,353	1,142	0,334	0,627	1,526	0,236	0,284	0,816	0,669
Residual	45	0,309			0,411			0,349		
PERMDISP				0,082#			0,331#			0,001

Fator	Polychaeta				Polyplacophora			Pycnogonida		
	df	MS	Pseudo-F	P(perm)	MS	Pseudo-F	P(perm)	MS	Pseudo-F	P(perm)
Local	2	0,256	1,023	0,372	0,085	1,018	0,381	123,780	8,090	<b>0,001</b>
Espécie	2	2,936	6,114	0,084	0,183	2,514	0,209	14,242	0,627	0,622
LocalxEspécie	4	0,480	1,916	0,125	0,073	0,874	0,520	22,700	1,484	0,189
Residual	45	0,251			0,083			15,299		
PERMDISP				0,230#			0,028			0,154

Fator	Sipunculidea				Tanaidacea			Tubelaria		
	df	MS	Pseudo-F	P(perm)	MS	Pseudo-F	P(perm)	MS	Pseudo-F	P(perm)
Local	2	0,002	0,074	0,928	49,643	7,864	<b>0,001</b>	0,041	1,000	0,438
Espécie	2	0,035	1,572	0,366	23,819	1,251	0,410	0,041	1,000	0,527
LocalxEspécie	4	0,022	0,840	0,541	19,034	3,015	<b>0,020</b>	0,041	1,000	0,477
Residual	45	0,027			6,313			0,041		
PERMDISP				0,091			0,112			0,001

Tabela 6.5: Análise *pair-wise* para a interação Local x Espécie dos grupos de macroinvertebrados, valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

	Clitellata		Harpaticoida		Tanaidacea	
	t	P(perm)	t	P(perm)	t	P(MC)
<b>Caloura</b>						
<i>A. taxiformis</i> , <i>A. armata</i>	0,315	0,766	0,69368	0,559	1,565	0,135
<i>A. taxiformis</i> , <i>H. scoparia</i>	2,108	0,059	2,1723	<b>0,044</b>	2,431	<b>0,034</b>
<i>A. armata</i> , <i>H. scoparia</i>	2,302	<b>0,004</b>	2,0962	<b>0,031</b>	0,739	0,449
<b>Lagoa</b>						
<i>A. taxiformis</i> , <i>A. armata</i>	1,069	0,317	1,22	0,239	0,000	–
<i>A. taxiformis</i> , <i>H. scoparia</i>	1,529	0,148	4,2948	<b>0,002</b>	1,114	0,309
<i>A. armata</i> , <i>H. scoparia</i>	2,270	<b>0,034</b>	1,7395	<b>0,012</b>	1,114	0,269
<b>São Roque</b>						
<i>A. taxiformis</i> , <i>A. armata</i>	0,300	0,779	1,716	0,065	1,971	0,07
<i>A. taxiformis</i> , <i>H. scoparia</i>	1,916	0,075	1,8496	<b>0,004</b>	1,984	0,075
<i>A. armata</i> , <i>H. scoparia</i>	1,177	0,272	2,5556	<b>0,005</b>	0,011	0,992

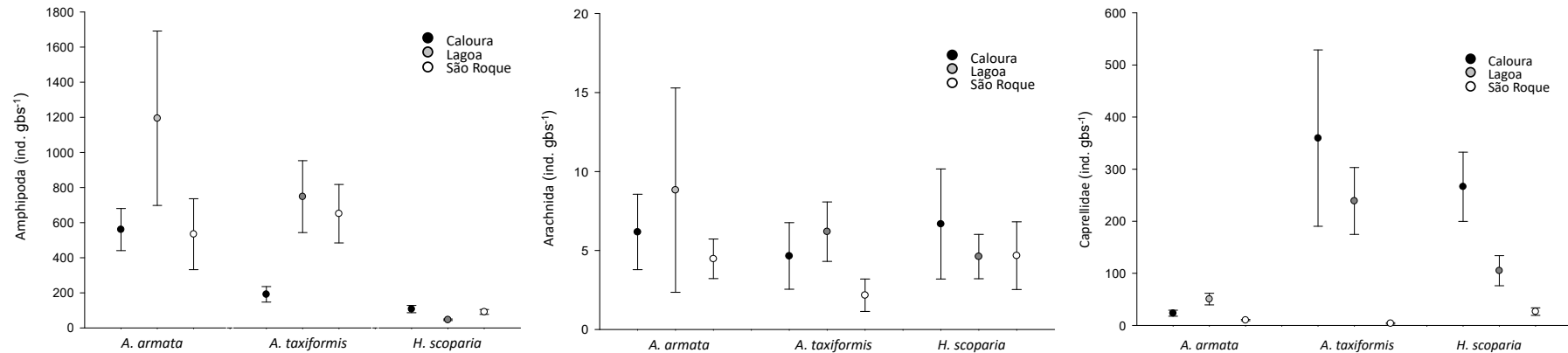


Figura 6.6: Abundância (número médio de indivíduos por grama de biomassa seca  $\pm$  erro padrão) dos grupos taxonômicos identificados em cada espécie de alga.

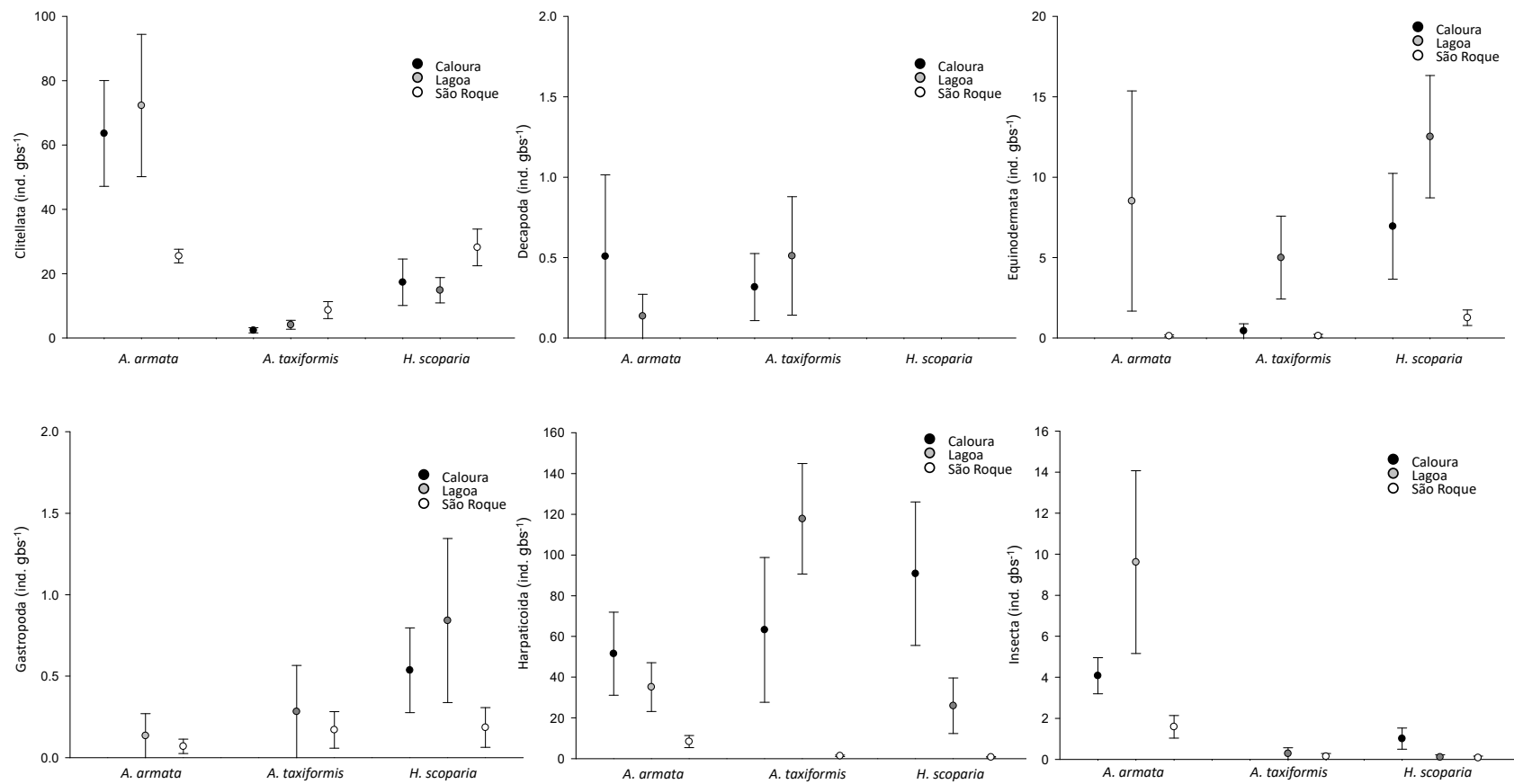


Figura 6.6 (continuação): Abundância (número médio de indivíduos por grama de biomassa seca  $\pm$  erro padrão) dos grupos taxonômicos identificados em cada espécie de alga.

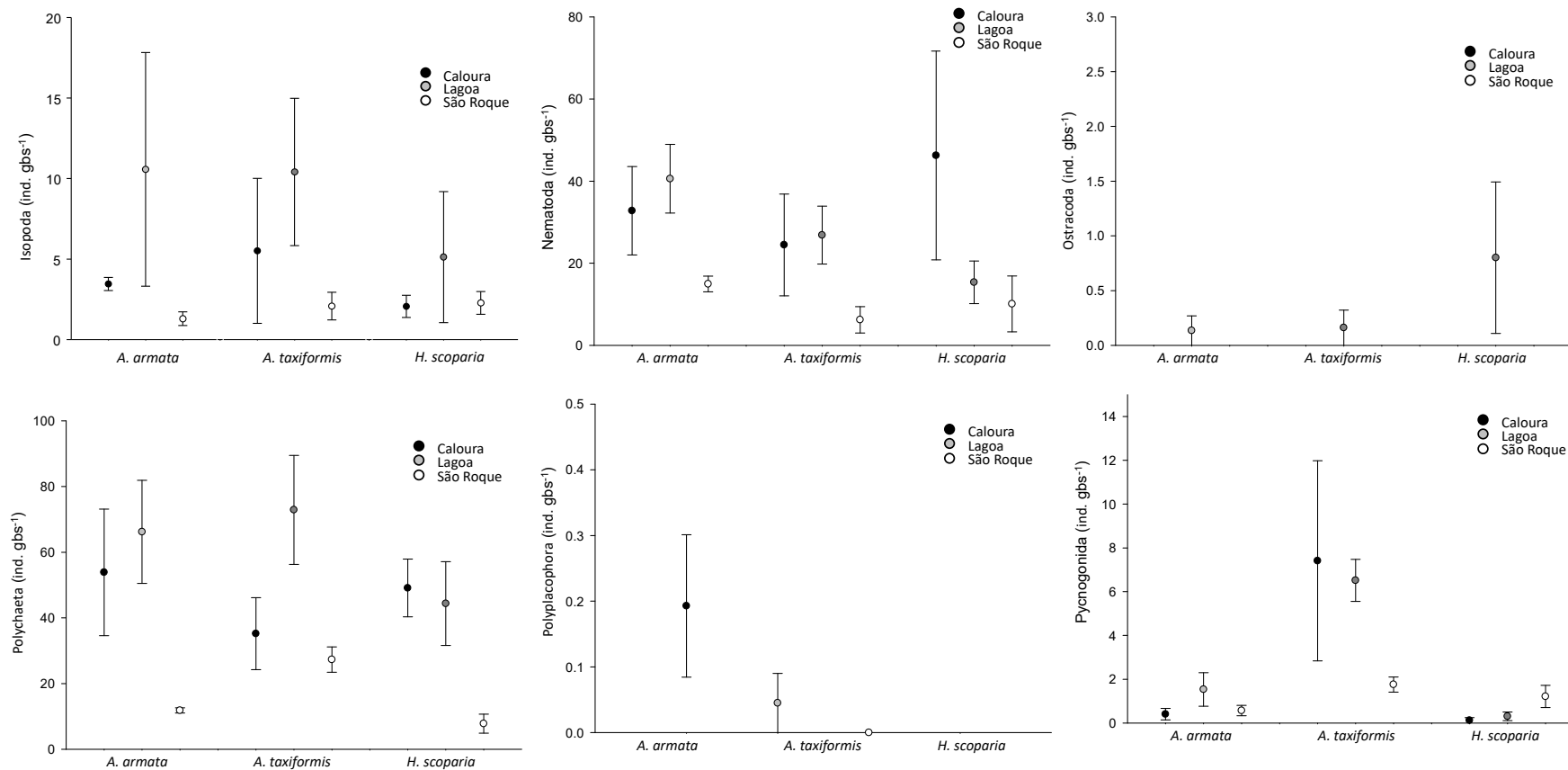


Figura 6.6 (continuação): Abundância (número médio de indivíduos por grama de biomassa seca  $\pm$  erro padrão) dos grupos taxonômicos identificados em cada espécie de alga.

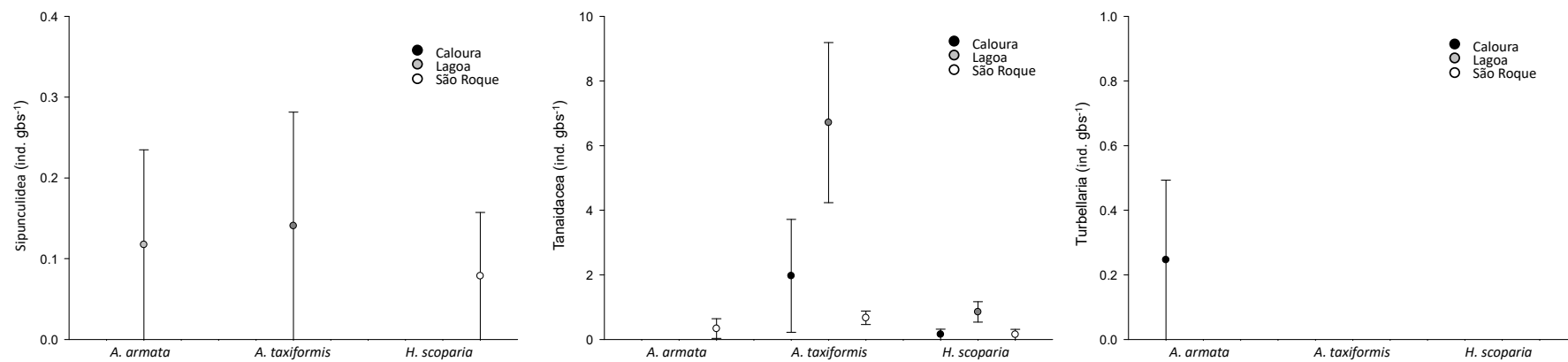


Figura 6.6 (continuação): Abundância (número médio de indivíduos por grama de biomassa seca  $\pm$  erro padrão) dos grupos taxonômicos identificados em cada espécie de alga.

Em resumo, verificou-se que 15 dos 18 grupos de invertebrados não apresentaram diferenças significativas nas abundâncias relativas entre as três espécies de algas. Em dois casos, as diferenças foram espacialmente inconsistentes e apenas nos Harpaticoida os resultados foram consistentes, verificando-se uma menor abundância destes invertebrados em *H. scoparia*.

### 6.3. Discussão

Ao nível da estrutura e composição da comunidade de macroinvertebrados, os resultados foram bastante consistentes tendo-se encontrado, de uma forma geral, diferenças na composição da comunidade de macroinvertebrados associados às três espécies de algas, nos três locais amostrados. Já no caso em que se considerou a abundância dos invertebrados, os resultados foram ligeiramente diferentes tendo-se encontrado semelhanças entre as duas *Asparagopsis* spp. em dois dos locais amostrados. Por comparação, neste trabalho, observou-se a existência de diferenças significativas persistentes na estrutura e na composição da comunidade de macroinvertebrados quando comparados as *Asparagopsis* spp. e a *H. scoparia*.

Estes resultados vão de encontro ao reportado na literatura que indica que as comunidades de epifauna mostram comumente variação entre diferentes espécies de macroalgas (Williams & Seed 1992). É comum atribuir-se esta variação a vários fatores, como sejam o ciclo de vida (ver McCoy & Bell 1991, Gee & Warwick 1994), a presença de algas epífitas (Dawes *et al.* 2000), a complexidade estrutural da própria alga (Schreider *et al.* 2003, Buschbaum *et al.* 2006), presença de defesas químicas (Steinberg *et al.* 1998) ou predadores (Hay 1991).

Segundo Edgar (1983), as diferentes morfologias das algas são importantes na determinação na abundância e composição da fauna associada. Esta conclusão vai de encontro aos resultados gerais deste estudo na medida que, pertencendo ao mesmo género, as duas espécies de *Asparagopsis* são morfologicamente muito semelhantes, pelo que não se estaria à espera que a comunidade de macroinvertebrados associada fosse muito diferente. Ainda assim, foram encontradas diferenças ao nível da

composição. Embora ambas as duas espécies de *Asparagopsis* spp. sejam morfológicamente semelhantes e tenham um ciclo de vida também ele semelhante, com alternância de três fases distintas (gametófita, carposporófita e tetrasporófita, Ní Chualáin *et al.* 2004), a geração gametófita de *A. armata* nos Açores manifesta-se de março a julho e desaparece primeiro que *A. taxiformis*. Esta última, em certos locais da ilha, como na Caloura, está mesmo presente o ano inteiro (Prestes, observação pessoal; Neto, comunicação pessoal). Situação semelhante foi reportada por Zanolla *et al.* (2017) para o Sul de Espanha (Marina del Este, La Herradura, Granada). O recrutamento de ambas as espécies também ocorre em épocas diferentes. *Asparagopsis taxiformis* recruta primeiro que *A. armata* (Martins *et al.* 2019a), ganhando vantagem na competição pelo espaço e permitindo assim ser colonizada pela epifauna primeiro, o que pode levar à presença de uma comunidade de epifauna mais estável. Ou seja, há uma variação temporal na disponibilidade das duas espécies ao longo do ano, o que pode explicar variações nas comunidades de invertebrados associadas, por exemplo ao interagir com a variação temporal natural no recrutamento das várias espécies de invertebrados.

Algas não nativas que aumentam a complexidade do habitat tendem a causar um aumento na abundância e/ou riqueza de espécies (Veiga *et al.* 2014), enquanto algas com um ciclo de vida não perene podem ter um efeito oposto (Viejo 1999). O fato de *A. taxiformis* poder estar presente o ano inteiro, pode permitir a presença de uma comunidade de epifauna mais abundante e variada (Torres *et al.* 2015, Veiga *et al.* 2016), conforme verificado neste estudo na Caloura.

Neste trabalho a abundância da epifauna associada à macroalga nativa *H. scoparia* foi inferior às duas espécies de *Asparagopsis*. Existem vários trabalhos feitos comparando a epifauna associada a espécies de macroalgas não nativas e nativas, com resultados variados. Em alguns estudos a epifauna encontrada nas macroalgas não nativas foi menor (*e.g.* Raffo *et al.* 2009, Janiak & Whitlatch 2012, Navarro-Barranco *et al.* 2018), noutros não foram encontradas diferenças relevantes (*e.g.* Wikström & Kautsky 2004, Buschbaum *et al.* 2006) e noutros a epifauna foi mais abundante nas algas não nativas (*e.g.* Schmidt & Scheibling 2006, Guerra-García *et al.* 2012).

Vários trabalhos investigaram a comunidade de epifauna associada a *Asparagopsis* (ver Pacios *et al.* 2011, Soler-Hurtado & Guerra-García 2011) e efetuaram comparações entre a macrofauna associada a algas do género *Asparagopsis* com algas nativas ver Guerra-García *et al.* 2012, Navarro-Barranco *et al.* 2018). Os resultados foram muito variáveis. Navarro-Barranco *et al.* (2018) compararam os macroinvertebrados da Superordem Peracarida, presentes em *A. taxiformis* e *H. scoparia*, e reportaram menor densidade, diversidade e riqueza em *A. taxiformis*. Pacios *et al.* (2011), Soler-Hurtado & Guerra-García (2011) e Rubal *et al.* (2018) investigaram a comunidade de crustáceos presentes em *A. armata* e espécies nativas e concluíram que esta alga tinha diversidade semelhante às algas nativas, promovendo mesmo o surgimento de determinadas espécies que não existem nas algas nativas.

É interessante notar que a abundância da epifauna associada à macroalga nativa *H. scoparia* foi inferior às duas espécies de *Asparagopsis* spp. Estas diferenças podem não dever-se ao fato de serem algas não nativas ou nativas, mas sim à maior ou menor complexidade morfológica das algas (Suárez-Jiménez *et al.* 2017), como foi acima referido.

A ausência ou escassez de inimigos naturais ("Enemy release hypothesis – ERH", Elton 1958, Keane & Crawley 2002) permite que as espécies introduzidas se tornem abundantes e sofram uma menor predação do que os concorrentes nativos, o que lhes confere uma vantagem competitiva (Naeem *et al.* 2000). Além disso, para se estabelecerem e persistirem, as algas invasoras têm de tolerar ou defender-se dos herbívoros (Wessels *et al.* 2006). Uma estratégia para isso pode passar por a alga ter um crescimento rápido, compensando assim a perda de biomassa provocada pela herbivoria (Littler *et al.* 1995, Wessels *et al.* 2006). Outra estratégia passa pela produção de compostos metabólicos secundários (Pavia & Toth 2000, Wessels *et al.* 2006, Altamirano *et al.* 2008). De um modo geral, as algas são mais suscetíveis de serem consumidas por herbívoros se não produzirem metabolitos secundários anti herbivoria (Van Alstyne *et al.* 1999).

O género *Asparagopsis* é conhecido por biossintetizar hidrocarbonetos halogenados voláteis com atividade antimicrobianas, anti-herbivoria e com propriedades citotóxicas (Kladi *et al.* 2004, Paul *et al.* 2006b, Genovese *et al.* 2012), sendo que as algas que produzem este tipo de compostos tendem a sofrer menos herbivoria quando comparadas com outras algas que não os produzem (Paul *et al.* 2006b). Experiências feitas no campo e em laboratório demonstraram que pequenos invertebrados sofrem uma menor predação por parte de peixes quando associados a algas que produzem metabolitos secundários, pois os peixes não as consomem ou têm uma menor preferência por elas (Hay *et al.* 1989, 1990, Hay 1992, Sala 1997). Assim, para além das diferenças morfológicas entre *Asparagopsis* spp. e *H. scoparia*, este facto poderá também explicar as diferenças encontradas de uma forma geral, e no caso da maior abundância de invertebrados em específico, entre estes dois grupos de algas. De facto, não existem registos de espécies de herbívoros que consumam *Asparagopsis* nos Açores. Já para *H. scoparia* há registos de que esta é consumida por peixes como *Sarpa salpa* (Ruitton *et al.* 2006), *Diplodus vulgaris* e *D. sargus* (Joubert & Hanekom 1980, Coetzee 1986, Mann & Buxton 1992), espécies abundantes nos Açores (ver Azevedo 1995, Harmelin-Vivien *et al.* 2001, Bertoncini *et al.* 2010).

Importa referir ainda que, não obstante a menor abundância de invertebrados associados a *H. scoparia*, o número de taxa encontrado nesta alga foi maior ou semelhante ao encontrado nas duas espécies de *Asparagopsis*. Significa isto que, efetivamente, aquela espécie suporta uma maior diversidade de invertebrados do que *A. armata* e *A. taxiformis*. É possível que os compostos halogenados com características anti-herbívoras presentes nas duas espécies de *Asparagopsis* (McConnell & Fenical 1977, Woolard *et al.* 1979) tenham também eles um efeito supressor na capacidade de alguns grupos de invertebrados as colonizar, embora isto tenha que ser testado experimentalmente.

## **7. EFEITO DA TEMPERATURA NO METABOLISMO DE *ASPARAGOPSIS* SPP. E *FALKENBERGIA* SP.**

Este capítulo teve como objetivo avaliar o efeito da temperatura no metabolismo de *Asparagopsis* spp. e *Falkenbergia* sp. de modo a tentar perceber como o aumento previsto da temperatura da água dos mar nos próximas décadas poderá afectar o desenvolvimento destes *taxa*.

Um dos mecanismos utilizados pelas algas marinhas para se adaptar às variações das condições ambientais, como temperatura ou intensidade e fotoperíodo luminosos é a alteração na atividade fotossintética (Borlongan *et al.* 2017). Dados sobre a produção fotossintética podem fornecer informações sobre o estado de “saúde” e resiliência das macroalgas (Bruno *et al.* 2005, Wernberg *et al.* 2010) e são normalmente usados para compreender os efeitos de fatores de *stress* (Tait *et al.* 2017).

Atualmente as duas técnicas mais usadas para medição das respostas fotossintéticas em macroalgas são medições da produção de oxigénio em câmaras fechadas ou de fluxo (foto-respirometria) e a variação da fluorescência de clorofila *a* (normalmente medida por fluorometria, Pulso de Amplitude Modelada, PAM). Estas técnicas podem fornecer dados relevantes para a previsão das consequências resultantes de perturbações ambientais na fotofisiologia de macroalgas marinhas (Häder & Figueroa 1997, Binzer *et al.* 2006, Enríquez & Borowitzka 2010, Tait & Schiel 2013). Das medições de produção de oxigénio e PAM obtêm-se resultados diferentes, mas complementares. A produção de oxigénio fornece informação sobre os processos fotossintéticos, incluindo atividade relacionada com o processo de Calvin, bem como a respiração total. Por sua vez, as medições por PAM fornecem informações sobre a eficiência do fotossistema II (Rosenqvist & van Kooten 2003, Delebecq *et al.* 2011).

## 7.1. Metodologia

### 7.1.1. Recolha de algas

O material algal (*Falkenbergia* sp., *A. armata* e *A. taxiformis*) foi coletado a 4 de junho de 2019 no Cerco da Caloura (Fig. 7.1). As recolhas foram efetuadas por mergulho em apneia entre 1 e 5 metros de profundidade. Após a recolha, os diferentes taxa foram separados e colocados em sacos de plástico com água do mar, armazenados numa mala térmica e transportados para o laboratório.

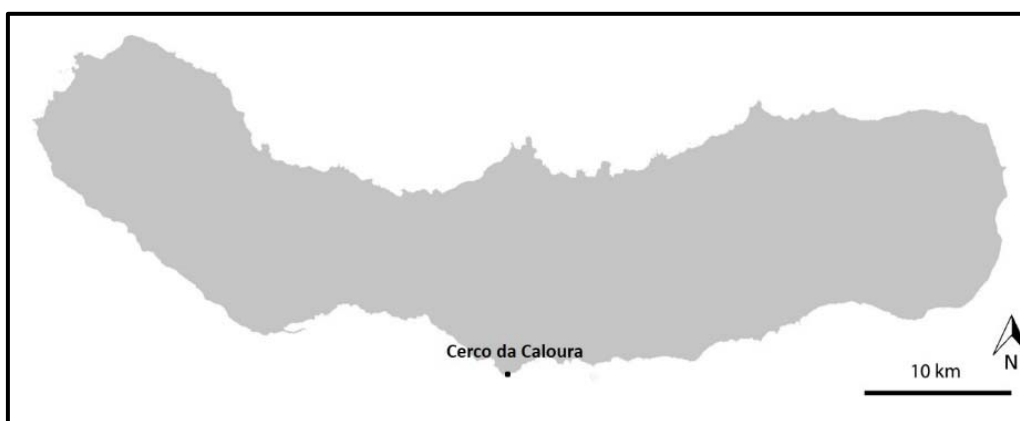


Figura 7.1: Ilha de São Miguel com indicação do local de recolha das algas, Cerco da Caloura.

### 7.1.2. Preparação das algas

Após a chegada ao laboratório, as algas foram retiradas dos sacos e colocadas individualmente em caixas de Petri, sendo de seguida limpas de epífitos.

Selecionaram-se 18 amostras de cada espécie de alga, cada uma com aproximadamente 2,5g de biomassa fresca, as quais foram colocadas em *erlenmeyers* com 500 ml de água do mar filtrada a 1,2  $\mu\text{m}$ . Os *erlenmeyers* foram submetidos a um período de 4 dias de aclimatização, sendo 50% da água do mar substituída a meio desse período.

### 7.1.3. Preparação das câmaras cultivo

Foram usadas 3 câmaras de cultivo da marca *Sanyo* MLR-351H nas quais se montaram três prateleiras. Prepararam-se 18 *erlenmeyers* por câmara, seis para cada taxa em

estudo (Fig. 7.2). Os erlenmeyers foram distribuídos aleatoriamente dentro de cada câmara de cultivo. Uma bomba de arejamento da marca *Resun* modelo 4000 em cada prateleira alimentava os *Erlenmeyers* nela colocados (Fig. 7.3).



Figura 7.2: câmara de cultivo a 20 °C com a experiência a decorrer.



Figura 7.3: Pormenor do sistema de arejamento usado na experiência.

As câmaras foram programadas para um fotoperíodo 12h:12h (luz: escuro) com uma intensidade luminosa entre os 35 e os 45  $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , medida com um medidor LI—250A da *LI-COR* com um sensor quantum LI-190-R da mesma marca. Testaram-se três temperaturas (uma por câmara), nomeadamente 15, 20 e 25 °C, correspondendo aproximadamente ao valor mais baixo (15 °C) de temperatura da água do mar e ao valor mais alto (25 °C), que no futuro, se prevê, possa ocorrer devido ao aumento da temperatura da água do mar impulsionado pelas alterações climáticas (IPCC 2013).

Mantiveram-se as algas nestas condições durante quatro dias.

#### **7.1.4. Produtividade primária e respiração**

O elevado número de taxa a analisar neste estudo não permitiu executar todas as medições em simultâneo. Assim, os *Erlenmeyers* foram numerados, gerou-se para cada câmara de cultivo uma tabela de números aleatórios e efetuaram-se as medições respeitando a ordem dessas tabelas.

Para a medição inicial (T0) do oxigénio dissolvido, alterou-se a temperatura das câmaras para 20°C (temperatura da água do mar no período da experiência) durante 20 minutos. Após esse período desligou-se o arejamento e foi medido o oxigénio dissolvido em cada erlenmeyer (medidor *Hanna Instruments* HI-9143). A seguir desligou-se a luz das câmaras, permanecendo as algas no escuro durante 40 minutos. Findo esse período, fez-se outra leitura do oxigénio dissolvido (T1). Voltou-se a ligar a luz das câmaras e os taxa permaneceram assim durante 40 minutos. Findo este tempo realizou-se a terceira leitura (T2).

Para se calcular a produção primária bruta (PPB) e a respiração (R), adaptou-se a metodologia usada por Martins *et al.* (2007, 2016), expressando-se a produtividade por unidade de biomassa seca:

$$(i) R = (F_{db} - I_{db}) \times V \times t^{-1}$$

$$(ii) PPB = (F_{cb} - I_{cb}) \times V \times t^{-1}$$

onde  $I_{db}$  e  $F_{db}$  correspondem à concentração inicial (T0) e final (T1) do  $O_2$  na água na fase escura;  $I_{cb}$  e  $F_{cb}$  correspondem à concentração inicial (T1) e final (T2) do  $O_2$  na água na

fase clara;  $V$  é o volume de água no *erlenmeyer*; e  $t$  o tempo de incubação (40 minutos). A produção primária líquida (PPL) é calculada pela subtração da  $R$  à  $PPB$ .

#### **7.1.5. Eficiência fotossintética**

Após o procedimento anterior as algas ficaram a aclimatar nas câmaras à temperatura inicial (15, 20 e 25 °C) durante cerca de 2 horas. Os taxa, selecionadas aleatoriamente, foram colocadas em caixas de Petri e cobertas com água do mar filtrada a 1,2  $\mu\text{m}$ . As caixas foram levadas para uma sala escura e colocadas dentro de uma caixa opaca equipada com uma máquina fotográfica com visão noturna e uma abertura lateral para manipular o sensor. Após 15 minutos no escuro, foram medidos os seguintes parâmetros (com um fluorómetro da marca *Walz* e modelo JUNIOR-PAM): (i) máximo rendimento quântico fotoquímico ( $F_v/F_m$ ) usado para detetar o “stress” relacionado ao aparelho fotossintético, em que o seu decréscimo pode indicar uma fotoinibição nos centros de reação PSII; (ii) curva rápida de luz, que possibilita saber o estado atual da fotossíntese, permite obter valores da eficiência fotossintética ( $\alpha$ ), taxa máxima de transporte de eletrões ( $ETR_m$ ), e saturação mínima de irradiância ( $E_k$ ) (Pfundel 2007).

#### **7.1.6 Biomassa seca**

A biomassa seca foi medida no final da experiência: o material de cada *erlenmeyer* foi colocado em recipientes de alumínio numa estufa com circulação de ar forçado (da marca *VWR* e modelo VL 115) onde permaneceu durante 48 horas a 60 °C. Terminado este período, determinou-se a biomassa seca utilizando uma balança de precisão (da marca *Kern* e modelo ALJ 220-5DNM).

#### **7.1.7. Análise dos dados**

Os dados foram registados e organizados em folhas de calculo e posteriormente analisados estatisticamente usando o software *PRIMER 6 & PERMANOVA* (Clarke & Gorley 2006).

Para se investigar a existência de diferenças nos diversos parâmetros fotossintéticos a diferentes temperaturas usou-se uma análise *PERMANOVA* (Anderson 2001), com um

desenho experimental com 2 fatores fixos, temperatura e *taxa*. Foi utilizada a distância Euclidiana (sem transformação) como índice de similaridade. Para testar a homogeneidade da dispersão dos dados em todas as análises foi executado o teste PERMDISP. Em todas as análises, foram feitas comparações *post hoc* usando o método de comparações *pair-wise* para identificar diferenças significativas entre níveis de tratamentos.

## 7.2. Resultados

### 7.2.1. Produtividade

As análises *PERMANOVA* feitas para PPB, R e PPL (produção primária líquida) revelaram uma interação significativa entre a temperatura e os *taxa* (Tabela 7.1).

Tabela 7.1: Tabela com análise *PERMANOVA* dos parâmetros PPB (produção primária bruta), R (respiração) e PPL (produção primária líquida), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

<b>PPB</b>				
Fator	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Temperatura	2	2,228	9,614	<b>0,001</b>
Taxa	2	0,486	2,097	0,128
Temperatura×Taxa	4	0,948	4,092	<b>0,009</b>
Residual	45	0,232		
PERMDISP				0,053
<b>R</b>				
Temperatura	2	0,681	61,229	<b>0,001</b>
Taxa	2	0,136	12,202	<b>0,001</b>
Temperatura×Taxa	4	0,040	3,609	<b>0,017</b>
Residual	45	0,111		
PERMDISP				0,073
<b>PPL</b>				
Temperatura	2	0,257	9,886	<b>0,001</b>
Taxa	2	0,702	26,952	<b>0,001</b>
Temperatura×Taxa	4	0,170	6,511	<b>0,001</b>
Residual	45	0,026		
PERMDISP				0,053

A análise *post-hoc* (Tabela 7.2, Fig. 7.4) revelou para *Falkenbergia* sp. um aumento significativo da PPB entre os 15 e 20 °C e valores semelhantes entre os 20 e os 25 °C. Já

para *A. armata* e *A. taxiformis* não se registaram diferenças na PPB entre as três temperaturas testadas. A PPB de *Falkenbergia* sp. foi significativamente menor do que para os outros dois taxa aos 15 °C, mas significativamente maior do que *A. taxiformis* a 25°C.

Tabela 7.2: Análise *pair-wise* da interação temperatura×taxa do parâmetro PPB (produção primária bruta), comparação entre taxa (tabela da esquerda, *Falkenbergia* sp., *Asparagopsis armata* e *A. taxiformis*) e temperatura (tabela da direita, 15 °C, 20 °C e 25 °C), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito,

15 °C			<i>Falkenbergia</i> sp.		
	t	P(perm)		t	P(perm)
<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. armata</i>	5,924	<b>0,003</b>	15 °C, 20 °C	4,875	<b>0,004</b>
<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. taxiformis</i>	2,850	<b>0,006</b>	15 °C, 25 °C	7,187	<b>0,004</b>
<i>A. armata</i> , <i>A. taxiformis</i>	1,178	0,271	20 °C, 25 °C	0,958	0,345

20 °C			<i>A. armata</i>		
	t	P(perm)		t	P(perm)
<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. armata</i>	0,207	0,833	15 °C, 20 °C	1,942	0,072
<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. taxiformis</i>	1,360	0,215	15 °C, 25 °C	0,574	0,563
<i>A. armata</i> , <i>A. taxiformis</i>	1,467	0,194	20 °C, 25 °C	0,425	0,718

25 °C			<i>A. taxiformis</i>		
	t	P(perm)		t	P(perm)
<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. armata</i>	1,297	0,238	15 °C, 20 °C	1,063	0,301
<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. taxiformis</i>	3,280	<b>0,017</b>	15 °C, 25 °C	0,409	0,657
<i>A. armata</i> , <i>A. taxiformis</i>	0,907	0,378	20 °C, 25 °C	0,657	0,470

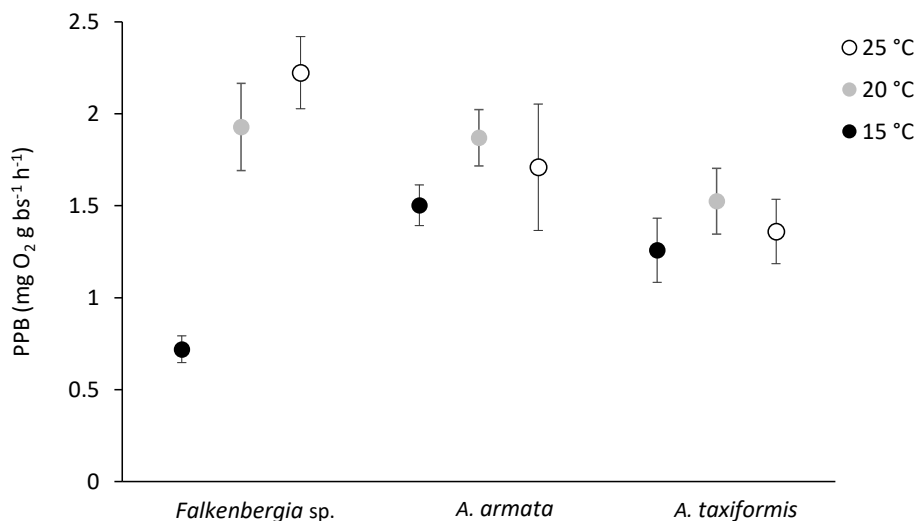


Figura 7.4: Valores médios ( $\pm$  erro padrão) da produção primária bruta (PPB) de *Falkenbergia* sp., *Asparagopsis armata* e *A. taxiformis* a diferentes temperaturas.

A respiração (R) aumentou com a temperatura nos três taxa em estudo (Tabela 7.3, Fig. 7.5). Este aumento foi significativo entre os 15 e 20 °C para todos os taxa, e também

entre os 20 e 25 °C para *Falkenbergia* sp.. Relativamente à comparação entre os taxa, aos 15 °C *Falkenbergia* sp. apresentou os valores médios de respiração mais baixos, apesar de não serem significativamente menores do que os observados em *A. taxiformis*. Já *A. armata* apresentou valores de respiração significativamente superiores do que os restantes taxa. Aos 20 e 25 °C *A. taxiformis* apresentou os valores de respiração significativamente menores do que os registados para a *Falkenbergia* sp. e *A. armata*.

Tabela 7.3: Análise *pair-wise* da interação temperatura e respiração (R), Comparação entre taxa (tabela da esquerda, *Falkenbergia* sp., *Asparagopsis armata* e *A. taxiformis*) e temperatura (tabela da direita, 15°C, 20°C e 25°C), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

15 °C	t	P(MC)	<i>Falkenbergia</i> sp.	t	P(perm)
<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. armata</i>	4,514	<b>0,002</b>	15 °C, 20 °C	5,544	<b>0,002</b>
<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. taxiformis</i>	1,213	0,254	15 °C, 25 °C	9,033	<b>0,002</b>
<i>A. armata</i> , <i>A. taxiformis</i>	2,348	<b>0,044</b>	20 °C, 25 °C	2,372	<b>0,043</b>
20 °C			<i>A. armata</i>		
<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. armata</i>	0,106	0,917	15 °C, 20 °C	4,470	<b>0,007</b>
<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. taxiformis</i>	2,244	<b>0,040</b>	15 °C, 25 °C	6,821	<b>0,003</b>
<i>A. armata</i> , <i>A. taxiformis</i>	2,707	<b>0,018</b>	20 °C, 25 °C	1,849	0,108
25 °C			<i>A. taxiformis</i>		
<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. armata</i>	0,862	0,405	15 °C, 20 °C	2,775	<b>0,031</b>
<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. taxiformis</i>	4,142	<b>0,004</b>	15 °C, 25 °C	5,320	<b>0,003</b>
<i>A. armata</i> , <i>A. taxiformis</i>	3,638	<b>0,003</b>	20 °C, 25 °C	1,580	0,149

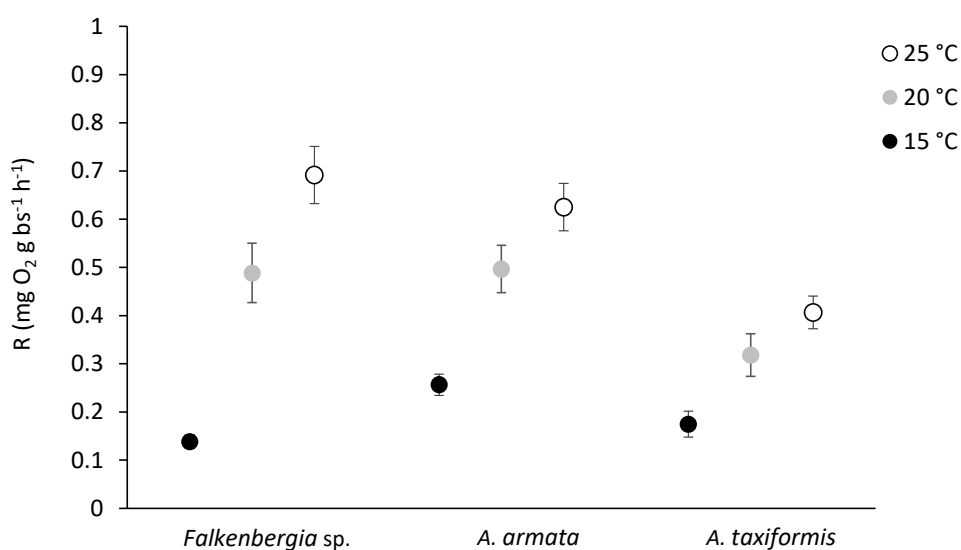


Figura 7.5: Valores médios ( $\pm$  erro padrão) da respiração (R) de *Falkenbergia* sp., *Asparagopsis armata* e *A. taxiformis* a diferentes temperaturas.

Em relação à PPL (Tabela 7.4, Fig. 7.6), *Falkenbergia* sp. revelou um aumento significativo entre os 15 e os 20 °C e semelhante entre os 20 e os 25°C. *A. armata* não apresentou variação na PPL entre os 15 e os 20 °C, embora se tenha registado uma descida significativa deste parâmetro aos 25 °C, chegando mesmo a valores negativos. Para *A. taxiformis*, não obstante uma tendência de descida dos valores médios de PPL com o aumento da temperatura, esta variação não foi significativa. Comparando os taxa às diferentes temperaturas, verificou-se que todos registaram valores semelhantes de PPL aos 15 °C. Aos 20 °C *Falkenbergia* sp. foi o taxa com registo significativamente superiores de PPL, seguido de *A. armata* e *A. taxiformis*. Aos 25 °C, *Falkenbergia* sp. obteve valores de PPL significativamente superiores aos restantes dois taxa.

Tabela 7.4: Análise *pair-wise* da interação temperatura e taxa do parâmetro PPL (produção primária líquida), Comparação entre taxa (tabela da esquerda, *Falkenbergia* sp., *Asparagopsis armata* e *A. taxiformis*) e temperatura (tabela da direita, 15 °C, 20 °C e 25 °C), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

<i>Falkenbergia</i> sp.	t	P(perm)	15 °C	t	P(perm)
15 °C, 20 °C	3,489	<b>0,008</b>	<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. armata</i>	0,758	0,527
15 °C, 25 °C	2,556	<b>0,042</b>	<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. taxiformis</i>	1,185	0,308
20 °C, 25 °C	1,636	0,145	<i>A. armata</i> , <i>A. taxiformis</i>	0,484	0,647
<i>A. armata</i>			20 °C		
15 °C, 20 °C	1,179	0,281	<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. armata</i>	3,507	<b>0,011</b>
15 °C, 25 °C	2,877	<b>0,009</b>	<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. taxiformis</i>	4,951	<b>0,003</b>
20 °C, 25 °C	3,374	<b>0,009</b>	<i>A. armata</i> , <i>A. taxiformis</i>	3,134	<b>0,015</b>
<i>A. taxiformis</i>			25 °C		
15 °C, 20 °C	1,190	0,267	<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. armata</i>	4,466	<b>0,002</b>
15 °C, 25 °C	2,424	0,052	<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. taxiformis</i>	5,492	<b>0,001</b>
20 °C, 25 °C	1,549	0,146	<i>A. armata</i> , <i>A. taxiformis</i>	1,525	0,171

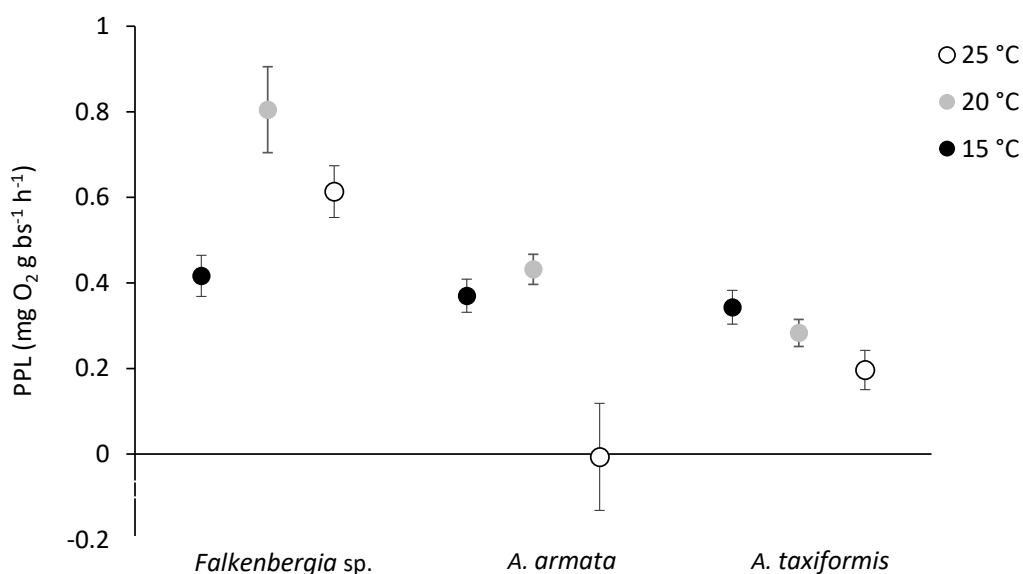


Figura 7.6: Valores médios ( $\pm$ erro padrão) da produção primária líquida (PPL) de *Falkenbergia sp.*, *Asparagopsis armata* e *A. taxiformis* a diferentes temperaturas.

### 7.2.2. Eficiência fotossintética

Observou-se uma interação significativa entre temperatura e os taxa na análise do máximo rendimento quântico fotoquímico ( $F_v/F_m$ ) (Tabela 7.5). A análise de comparação *pair-wise* (Tabela 7.6 e Fig. 7.7) revelou que o valor de  $F_v/F_m$  para a *Falkenbergia sp.* foi significativamente maior a temperaturas mais baixas (15 °C). No caso de *A. armata* observou-se um comportamento idêntico, tendo os valores mais altos sido detetados aos 15 °C embora não estatisticamente diferentes dos valores registados a 20 °C, mas com uma redução significativa observada aos 25 °C. Contrariamente ao que se observou para *Falkenbergia sp.* e para *A. armata*, não houve variação significativa nos valores de  $F_v/F_m$  de *A. taxiformis* para as três temperaturas testadas. Comparando os taxa às diferentes temperaturas, verificou-se que aos 15 e 20 °C não houve diferenças significativas entre estes. Já aos 25 °C os valores de  $F_v/F_m$  foram significativamente maiores no caso da *A. taxiformis*.

Tabela 7.5: Análise *PERMANOVA* do parâmetro  $F_v/F_m$  (máximo rendimento quântico fotoquímico), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Fator	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Temperatura	2	268,380	13,322	<b>0,001</b>
Taxa	2	31,974	1,587	0,215
TemperaturaxTaxa	4	123,920	6,151	<b>0,002</b>
Residual	45	20,146		
PERMDISP				0,214

Tabela 7.6: Análise *pair-wise* da interação temperatura e taxa do parâmetro  $F_v/F_m$  (máximo rendimento quântico fotoquímico), Comparação entre taxa (tabela da esquerda, *Falkenbergia* sp., *Asparagopsis armata* e *A. taxiformis*) e temperatura (tabela da direita, 15 °C, 20 °C e 25 °C), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

<i>Falkenbergia</i> sp.	t	P(perm)	15 °C	t	P(perm)
15 °C, 20 °C	2,293	<b>0,038</b>	<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. armata</i>	0,809	0,411
15 °C, 25 °C	3,548	<b>0,003</b>	<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. taxiformis</i>	2,001	0,079
20 °C, 25 °C	0,687	0,513	<i>A. armata</i> , <i>A. taxiformis</i>	2,075	0,066
<b><i>A. armata</i></b>			20 °C		
15 °C, 20 °C	0,353	0,706	<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. armata</i>	2,175	0,067
15 °C, 25 °C	4,051	<b>0,003</b>	<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. taxiformis</i>	1,582	0,137
20 °C, 25 °C	3,744	<b>0,007</b>	<i>A. armata</i> , <i>A. taxiformis</i>	1,310	0,245
<b><i>A. taxiformis</i></b>			25 °C		
15 °C, 20 °C	0,351	0,715	<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. armata</i>	1,298	0,239
15 °C, 25 °C	0,296	0,781	<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. taxiformis</i>	2,628	<b>0,016</b>
20 °C, 25 °C	0,025	0,993	<i>A. armata</i> , <i>A. taxiformis</i>	3,325	<b>0,006</b>

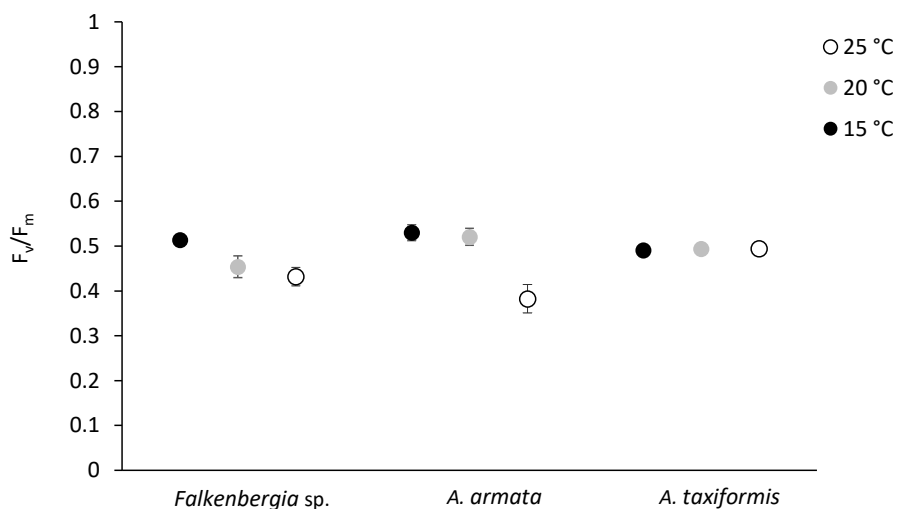


Figura 7.7: Valores médios ( $\pm$ erro padrão) do máximo rendimento quântico fotoquímico ( $F_v/F_m$ ) de *Falkenbergia* sp., *Asparagopsis armata* e *A. taxiformis* a diferentes temperaturas

Para as análises relacionadas com a curva rápida de luz ( $\alpha$ , ETRm e  $E_k$ ) apenas se encontraram diferenças significativas entre *taxa* no caso dos parâmetros  $\alpha$  e ETRm (Tabela 7.7).

Tabela 7.7: Análise PERMANOVA dos parâmetros,  $\alpha$  (eficiência fotossintética), ETRm (taxa máxima de transporte de eletrões) e  $E_k$  (saturação mínima de irradiância), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

<b><math>\alpha</math></b>				
Fator	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Temperatura	2	0,001	0,756	0,495
Taxa	2	0,004	3,797	<b>0,033</b>
TemperaturaxTaxa	4	0,001	1,064	0,398
Residual	42	0,001		
PERMDISP				0,713

<b>ETRm</b>				
Fator	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Temperatura	2	44,073	1,242	0,302
Taxa	2	284,600	8,020	<b>0,001</b>
TemperaturaxTaxa	4	43,387	1,223	0,351
Residual	42	35,486		
PERMDISP				0,253

<b><math>E_k</math></b>				
Fator	df	MS	Pseudo-F	P(perm)
Temperatura	2	35421	1,244	0,344
Taxa	2	15116	0,531	0,637
TemperaturaxTaxa	4	25945	0,911	0,474
Residual	42	28472		
PERMDISP				0,342

A análise de *pair-wise* do parâmetro  $\alpha$  revelou que *A. taxiformis* teve uma eficiência fotossintética significativamente maior do que os restantes *taxa* (Tabela 7.8, Fig. 7.8).

Tabela 7.8: Análise *pair-wise* do fator Taxa do parâmetro  $\alpha$  (eficiência fotossintética) comparando *Falkenbergia* sp., *Asparagopsis armata* e *A. taxiformis*, valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Taxa	t	P(perm)
<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. armata</i>	0,858	0,423
<i>Falkenbergia</i> sp., <i>A. taxiformis</i>	2,613	<b>0,015</b>
<i>A. armata</i> , <i>A. taxiformis</i>	2,072	<b>0,041</b>

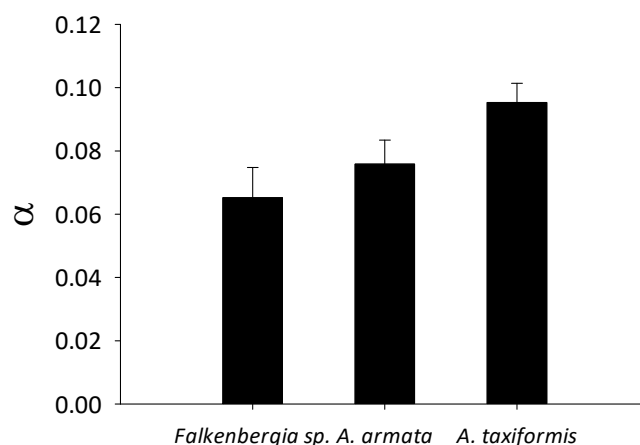


Figura 7.8: Valores médios (+ erro padrão) do parâmetro  $\alpha$  (eficiência fotossintética) de *Falkenbergia sp.*, *Asparagopsis armata* e *A. taxiformis*.

A análise de *pair-wise* revelou ainda que a taxa máxima de transporte de electrões (ETRm) foi significativamente menor no caso da *Falkenbergia sp.* (Tabela 7.9, Fig. 7.9).

Tabela 7.9: Análise *pair-wise* do parâmetro ETRm (taxa máxima de transporte de electrões), comparação entre os taxa *Falkenbergia sp.*, *Asparagopsis armata* e *A. taxiformis*, valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

Taxa	t	P(perm)
<i>Falkenbergia sp.</i> , <i>A. armata</i>	2,376	<b>0,023</b>
<i>Falkenbergia sp.</i> , <i>A. taxiformis</i>	4,839	<b>0,001</b>
<i>A. armata</i> , <i>A. taxiformis</i>	1,179	0,251

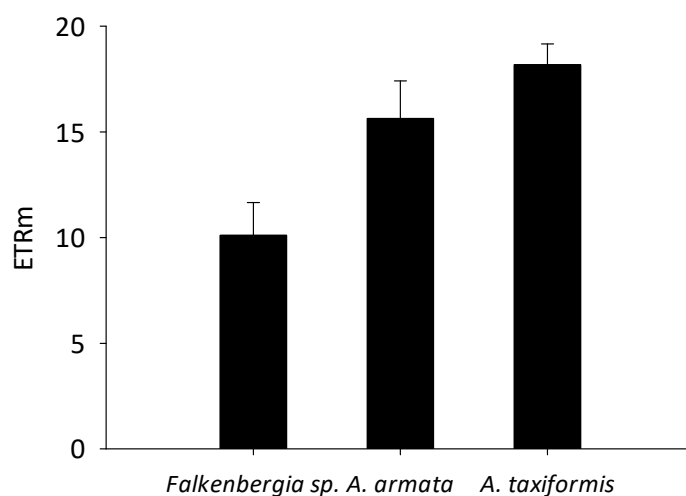


Figura 7.9: Valores médios (+ erro padrão) do parâmetro ETRm (taxa máxima de transporte de electrões) de *Falkenbergia sp.*, *Asparagopsis armata* e *A. taxiformis*

Em relação ao parâmetro Ek (saturação mínima de irradiância) e como se pode verificar na Tabela 7.7, não houve diferenças entre *taxa* ou temperaturas ( $p > 0,05$ ).

### 7.3. Discussão

A temperatura é um dos principais fatores que regula a fotossíntese nas plantas (James 1955, Davison 1991). Uma subida de temperatura tende a traduzir-se num aumento metabólico na maioria das algas marinhas (Luning 1990, Necchi 2004).

Nesta experiência, a resposta da respiração à temperatura foi idêntica nos gametófitos das duas espécies de *Asparagopsis*, subindo dos 15 para os 20 °C e estabilizando entre os 20 e 25 °C. *Falkenbergia* sp., no entanto, apresentou uma subida contínua da respiração com o aumento da temperatura. Estudos anteriores já sugeriam que a fase *Falkenbergia* tem capacidade de continuar activa a temperaturas mais elevadas do que os respectivos tetrasporófitos. Mata *et al.* (2006), por exemplo, verificaram que *F. rufolanosa* atingiu o limite metabólico respiratório aos 29 °C, valor superior ao de letalidade reportado em 27 °C por Orfanidis (1991) para a fase *Asparagopsis* desta espécie. Zanolla *et al.* (2015), por outro lado, observaram uma subida dos valores de respiração com a subida de temperatura para cinco formas de *Falkenbergia*, correspondendo uma ao tetrasporófito de *A. armata* e as restantes aos tetrasporófitos de diferentes linhagens de *A. taxiformis* (NL2, IL2, L3 e L4; NL2 coletadas na Austrália de onde é nativa e IL2 coletada no sul de Espanha onde é invasora).

Em relação à produção primária líquida (PPL), todos os taxa tiveram comportamentos diferentes. *A. taxiformis* não apresentou diferenças nas temperaturas testadas. Já *Falkenbergia* sp. teve o melhor desempenho aos 20 °C e *A. armata* não revelou diferenças entre os 15 e os 20 °C, mas em ambas a PPL diminuiu com o aumento da temperatura para os 25 °C. Esta inibição a temperaturas mais elevadas foi igualmente observada na investigação desenvolvida por Zanolla *et al.* (2015) sobre o desempenho fotossintético de cinco *Falkenbergia* spp. Estes autores verificaram que a taxa máxima de fotossíntese líquida mais elevada no tetrasporófito de *A. armata* foi obtida aos 22 °C, apresentando uma inibição a temperaturas mais elevadas. Os restantes tetrasporófitos

tiveram um comportamento semelhante às temperaturas mais elevadas, apresentando resultados semelhantes entre os 22 e 26 °C, com a exceção do tetrásporófito L4, invasor em Espanha, e para o qual o valor mais elevado foi registado aos 26 °C.

Não se observaram diferenças na PPB nos dois gametófitos a nenhuma das temperaturas testadas. Já *Falkenbergia* sp. registou um aumento de PPB entre os 15 e os 20 °C, teve o menor desempenho aos 15 °C, mas maior que *A. taxiformis* aos 25 °C. Segundo Marsh *et al.* (1986), a exposição a elevadas temperaturas da água promove um aumento da respiração face à fotossíntese, o que, conseqüentemente, resulta numa diminuição da PPL.

Em muitas espécies de algas, o aumento da temperatura provoca diferentes efeitos, quer ao nível do consumo de oxigénio (respiração), quer ao nível da evolução do oxigénio fotossintético (Karsten & Holzinger 2012). O decréscimo da fotossíntese bruta e rendimento quântico em gametófitos a temperaturas mais elevadas indica a dependência dos processos fotossintéticos da temperatura. A redução da fotossíntese líquida ocorre, em parte, devido ao aumento das taxas de respiração (Salvucci & Crafts-Brandner 2004).

O  $F_v/F_m$  (máximo rendimento quântico fotoquímico) em *Falkenbergia* sp. e *A. armata* revelou um padrão idêntico, marcado por um decréscimo relativo aos valores registados a 25 °C. Este decréscimo registado a temperaturas mais elevadas poderá ser indicador de níveis de stress (Hanelt 1996, Hanelt *et al.* 2003), o que em alguns casos, poderá mesmo resultar em danos no sistema fotossintético (Bruhn & Gerard 1996, Padilla-Gamiño & Carpenter 2007) visto que o fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) é considerado como um dos mais termo-sensíveis de todo o sistema fotossintético (Berry & Bjorkman 1980, Srivastava *et al.* 1997). Também Zou & Gao (2014) observaram um comportamento semelhante em *Ulva conglobata* Kjellman. Não registaram variações de  $F_v/F_m$  a temperaturas moderadas (entre 15 e 30 °C), mas registaram uma descida significativa aos 35 °C, que interpretaram como uma inibição e um decréscimo na atividade do ciclo de Calvin associadas à temperatura elevada. Os resultados do presente estudo para *Falkenbergia* sp. são comparáveis aos reportados por Oza (1989) e Orfanidis (1991) para

*F. rufolanosa* que, apesar de sobreviver a temperaturas superiores a 20 °C, não registou crescimento a temperaturas superiores.

No caso da *A. taxiformis* não houve variação nos valores de  $F_v/F_m$  às diferentes temperaturas. Este resultado sugere alta tolerância fisiológica (Zanolla *et al.* 2015) e capacidade de adaptação (Padilla-Gamiño & Carpenter 2007) deste *taxa* às variações de temperatura actuais e expectáveis num futuro próximo. Também Flagella *et al.* (2005) reportaram que *A. taxiformis* (coletada no Golfo de Nápoles, Mediterrâneo) é caracterizada por ter por uma relativa uniformidade das propriedades fotossintéticas numa grande faixa térmica (entre os 14 e 26 °C), apenas apresentando valores indicativos de stress a temperaturas de 10 °C. Isto sugere que *A. taxiformis* se adapta facilmente às condições térmicas locais, o que poderá favorecer um carácter invasivo.

À semelhança de outros estudos (Figueroa *et al.* 2006), também neste o parâmetro  $F_v/F_m$  revelou ser um parâmetro bom para monitorizar a existência de stresses fisiológicos em algas. Segundo Figueroa *et al.* (2010) é importante e de grande interesse o uso de técnicas como o PAM poR permitem uma fácil monitorização dos efeitos das alterações climáticas nas macroalgas.

Dos restantes parâmetros analisados relacionadas com a curva rápida de luz ( $\alpha$ , ETRm e  $E_k$ ), apenas se encontraram diferenças significativas entre os *taxa* no caso dos parâmetros  $\alpha$  e ETRm. No caso do parâmetro  $\alpha$  (eficiência fotossintética) ambas as fases do ciclo de vida de *A. armata* apresentaram valores idênticos entre si e inferiores de *A. taxiformis*. No entanto, para o parâmetro ETRm (taxa máxima de transporte de electrões), os valores apresentados pelo tetrasporófito foram diferentes dos registados por ambos os gametófitos, e estes, iguais entre si.

Os resultados deste trabalho sugerem que tanto  $\alpha$  como ETRm, no caso dos três *taxa* estudados, são independentes da temperatura. Resultados semelhantes foram reportados por Padilla-Gamiño & Carpenter (2007) quando compararam características fotossintéticas de *A. taxiformis* da Califórnia e do Havaii. Neste estudo, a variedade oriunda da Califórnia não registou variação temporal na quantidade de pigmentos fotossintéticos ( $\alpha$  sem variação significativa entre os 10 e os 35 °C), logo a eficiência

fotossintética foi idêntica ao longo do ano. Resultado diferente obtiveram Flagella *et al.* (2005) para o parâmetro ETRm de *A. taxiformis*, no Golfo de Nápoles, com valores mais baixos de ETRm registados aos 10 °C, uniformes entre os 14 e os 26 °C, e máximos aos 30 °C. Esta diferença poderá estar relacionada com as linhagens de *A. taxiformis* usadas nos dois estudos, o que poderá resultar em comportamentos diferentes (ver Zanolla *et al.* 2015).

## 8. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A presente tese pretendeu investigar o impacto de *Asparagopsis armata* nas comunidades litorais dos Açores. No entanto a investigação foi afetada pelas baixas densidades encontradas ao longo deste estudo. Foi, por exemplo, iniciada uma experiência de remoção de *A. armata* em 2018. Selecionou-se uma área suficientemente grande e com uma percentagem de cobertura entre os 80 e 90 %, onde se procedeu à remoção desta alga em 20 quadrados de 25 x 25 cm. No entanto, ao fim de 1 mês a maioria das algas nos controlos tinha sido removida naturalmente, o que inviabilizou o estudo.

A baixa biomassa média encontrada neste estudo, de 4,05 g.m<sup>-2</sup> (Cap. 3), contrasta com os valores reportados por Neto (1997) no início da década de 1990, de 84,42 g.m<sup>-2</sup>. Este decréscimo na abundância desta alga poderá dever-se ao efeito das alterações climáticas nas taxas de crescimento e de sobrevivência desta alga. No Cap. 7 demonstraram-se inibições no aparelho fotossintético de *A. armata* em alguns parâmetros (PPL, F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>) a temperaturas mais elevadas. Com o aumento da temperatura da superfície da água do mar nos Açores, correspondendo a cerca de 1 °C nos últimos 25 anos (Reynolds *et al.* 2008), e sendo esta alga originária de zonas temperadas frias (Horrige 1951, Boni & Hawkes 1987, Andreakis *et al.* 2004, Ní Chualáin *et al.* 2004), poderá ser este um factor responsável pelo declínio acentuado de abundância de *A. armata*. A continuar a presente tendência, esta alga pode vir a extinguir-se nos Açores.

Outro fator com possível efeito na diminuição da abundância de *A. armata* seria a herbivoria, que também foi abordada neste trabalho dada a falta de estudos sobre herbívoros que predem esta alga nos Açores. No entanto, o facto de a experiência da herbivoria (Cap. 5) não ter obtido resultados conclusivos impossibilitou a confirmação da existência de predadores para *A. armata*, que poderiam ser responsáveis pelo decréscimo da abundância da alga.

A avaliação dos padrões de distribuição das espécies nas comunidades algais de baixa profundidade dentro e fora de Áreas Marinhas Protegidas (Cap. 4), revelou uma diversidade significativamente maior dentro das AMP. É no entanto de salientar que a

maior parte das AMP nos Açores, e todas as de São Miguel, correspondem ao nível VI da IUCN, o mais baixo de todos, correspondendo à classificação de “poorly protected area” de Horta e Costa *et al.* (2016). Se tiver expressão nos Açores o objetivo assumido pelo Governo Português nas Nações Unidas (referido na Resolução do Conselho de Ministros nº 143/2019) de proteger até 30% das áreas marinhas e costeiras sob jurisdição nacional até 2030, é expectável um aumento ainda maior da diversidade algal. Esta podia ser uma forma de impedir ou atenuar o impacte da introdução de algas invasoras no arquipélago (teoria da resistência biótica, Elton 1958).

A macrofauna fital analisada no Cap. 6 foi significativamente mais abundante em *A. armata* do que numa alga nativa (*H. scoparia*). No entanto, a diversidade específica era maior na alga nativa. Se esta situação se puder generalizar às restantes espécies de algas nativas, poderá argumentar-se que a redução da abundância de *A. armata* corresponderá a um aumento líquido da diversidade de invertebrados fitais. Seria importante monitorizar os impactes da alteração das comunidades algais nas comunidades de invertebrados a elas associados.

Pode-se concluir deste trabalho que, apesar de *A. armata* ser considerada altamente invasora encontrando-se na lista das 100 piores espécies invasoras no Mediterrâneo (Streftaris & Zenetos 2006), em São Miguel esta alga não aparenta ter impactes negativos para a comunidade em que está inserida. Se os resultados observados neste trabalho forem semelhantes nas restantes ilhas dos Açores, então *A. armata* não deverá ser considerada como uma espécie invasora, passando a ter o estatuto de naturalizada.

## BIBLIOGRAFIA

- Abbott IA, Hollenberg GJ (1976) Marine algae of California. Stanford University Press.
- 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.
- Afonso P, Porteiro FM, Fontes J, Tempera F, Morato T, Cardigos F, Santos RS (2013) New and rare coastal fishes in the Azores islands: occasional events or tropicalization process? J Fish Biol 83:272–294.
- Aguilar-Rosas R, Aguilar-Rosas LE, Ávila-Serrano G, Marcos-Ramírez R (2004) First record of *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar (Laminariales, Phaeophyta) on the Pacific coast of Mexico. Bot Mar 47:255–258.
- Aires da Silva A, Duarte PC, Giga A, Menezes G (1998) First record of the spined pygmy shark, *Squaliolus laticaudus* (Smith & Radcliffe, 1912) in the Azores, extending its distribution in the North-Eastern Atlantic. Arch Life Mar Sci 16A:57–61.
- Airoidi L (1998) Roles of disturbance, sediment stress, and substratum retention on spatial dominance in algal turf. Ecology 79:2759–2770.
- Airoidi L, Beck M (2007) Loss, status and trends for coastal marine habitats of Europe. Oceanogr Mar Biol 45:345–405.
- Airoidi L, Bulleri F (2011) Anthropogenic disturbance can determine the magnitude of opportunistic species responses on marine urban infrastructures. PLoS One 6:e22985.
- Airoidi L, Cinelli F (1997) Effects of sedimentation on subtidal macroalgal assemblages: an experimental study from a mediterranean rocky shore. J Exp Mar Bio Ecol 215:269–288.
- Akiyama K, Kurogi M (1982) Cultivation of *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar, the decrease of crops from the natural plants following crop increase from cultivation. Bull Tohoku Reg Fish Res Lab 44:91–100.
- Alstynne KL, Ehlig JM, Whitman SL (1999) Feeding preferences for juvenile and adult algae depend on algal stage and herbivore species. Mar Ecol Prog Ser 180:179–185.
- Altamirano M, De la Rosa J, Martínez FJ (2016) Arribazones de la especie exótica

- Rugulopteryx okamurae* (E.Y. Dawson) en el Estrecho de Gibraltar: primera cita para el Atlántico y España. *Algas* 52:20.
- Altamirano M, Muñoz AR, De la Rosa J, Barrajon-Minguez A, Barrajon-Domenech A, Moreno-Robledo C, Arroyo MC (2008) The invasive species *Asparagopsis taxiformis* (Bonnemaisoniales, Rhodophyta) on Andalusian coast (southern Spain): reproductive stages, new records and invaded communities. *Acta Bot Malacit* 33:5–15.
- Alves C, Pinteus S, Horta A, Pedrosa R (2016) High cytotoxicity and anti-proliferative activity of algae extracts on an in vitro model of human hepatocellular carcinoma. *Springerplus* 5:1339.
- Alves C, Pinteus S, Rodrigues A, Horta A, Pedrosa R (2018a) Algae from Portuguese coast presented high cytotoxicity and antiproliferative effects on an in vitro model of human colorectal cancer. *Pharmacognosy Res* 10:24–30.
- Alves F, Canning-Clode J, Ribeiro C, Gestoso I, Kaufmann M (2018b) Local benthic assemblages in shallow rocky reefs find refuge in a marine protected area at Madeira island. *J Coast Conserv* 23:373–383.
- Ambrose RF, Nelson B V. (1982) Inhibition of giant kelp recruitment by an introduced brown alga. *Bot Mar* 25:265–268.
- Anderson LWJ (2005) California's reaction to *Caulerpa taxifolia*: a model for invasive species rapid response. *Biol Invasions* 7:1003–1016.
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 26:32–46.
- André M (1946) Faune de France. 46. Halacariens marins. Paris.
- Andreakis N, Procaccini G, Kooistra WHCF (2004) *Asparagopsis taxiformis* and *Asparagopsis armata* (Bonnemaisoniales, Rhodophyta): genetic and morphological identification of Mediterranean populations. *Eur J Phycol* 39:273–283.
- Antunes C (2007) Previsão de marés dos portos principais de Portugal. FCUL Webpages, [http://webpages.fc.ul.pt/~cmantunes/hidrografia/hidro\\_mares.html](http://webpages.fc.ul.pt/~cmantunes/hidrografia/hidro_mares.html) (acedido em 2020).
- André F, Boudouresque CF, Cabioch J (1974) *Symphyocladia marchatioides* (Harv.) Falkenberg (Rhodomélacées Ceramiales) aux Açores. *Bull la Société Phycol Fr*

19:178–182.

- Arenas F, Sánchez I, Hawkins SJ, Jenkins SR (2006) The invasibility of marine algal assemblages: Role of functional diversity and identity. *Ecology* 87:2851–2861.
- Athanasiadis A, Tittley I (1994) Antithamnioid algae (Rhodophyta, Ceramiaceae) newly recorded from the Azores. *Phycologia* 33:77–80.
- Azevedo JMN (1995) Food web of the Azorean shallow water marine ichthyological communities: a guild approach. *Bol do Mus Munic do Funchal* 4:29–53.
- Azevedo JMN, Neto RMA (2020) Life goes on : *Oblada melanura* (Linnaeus, 1758) (Perciformes, Sparidae), the saddled seabream, expands its distribution range westwards to the Azores. *Arquipel - Life Mar Sci* 37:65–69.
- Bamber RN, Costa AC (2009) The pycnogonids (Arthropoda: Pycnogonida) of São Miguel, Azores, with description of a new species of *Anoplodactylus* Wilson, 1878 (Phoxichilidiidae). *Açoreana Suplemento*:167–182.
- Barton ED, Field DB, Roy C (2013) Canary current upwelling: more or less? *Prog Oceanogr* 116:167–178.
- Battershill C, Miller K, Cole R (1998) The understory of marine invasions. *Seaf New Zelaand* 6:31–33.
- Bax N, Williamson A, Agüero M, Gonzalez E, Geeves W (2003) Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Mar Policy* 27:313–323.
- Bellgrove A, McKenzie PF, Cameron H, Pocklington JB (2017) Restoring rocky intertidal communities: lessons from a benthic macroalgal ecosystem engineer. *Mar Pollut Bull* 117:17–27.
- Belsher T, Pommellec S (1988) Expansion de l'algue d'origine japonaise *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt, sur les côtes françaises, de 1983 à 1987. *Cah Biol Mar* 29:221–231.
- Belton GS, van Reine WFP, Huisman JM, Draisma SGA, Gurgel CFD (2014) Resolving phenotypic plasticity and species designation in the morphologically challenging *Caulerpa racemosa-peltata* complex (Chlorophyta, Caulerpaceae). *J Phycol* 50:32–54.
- Benedetti-Cecchi L, Cinelli F (1997) Confounding in field experiments: direct and indirect effects of artifacts due to the manipulation of limpets and macroalgae. *J Exp Mar*

- Bio Ecol 209:171–184.
- Benedetti-Cecchi L, Pannacciulli F, Bulleri F, Moschella PS, Airoidi L, Relini G, Cinelli F (2001) Predicting the consequences of anthropogenic disturbance: Large-scale effects of loss of canopy algae on rocky shores. *Mar Ecol Prog Ser* 214:137–150.
- Bennett S, Wernberg T, Bettignies T (2017) Bubble curtains: herbivore exclusion devices for ecology and restoration of marine ecosystems? *Front Mar Sci* 4.
- Beron P (2018) *Zoogeography of Arachnida, Monographi*. Springer.
- Berry J, Bjorkman O (1980) Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher Plants. *Annu Rev Plant Physiol* 31:491–543.
- Bertocci I, Domínguez Godino JA, Freitas C, Incera M, Bio A, Domínguez R (2017) Compounded perturbations in coastal areas: contrasting responses to nutrient enrichment and the regime of storm-related disturbance depend on life-history traits. *Funct Ecol* 31:1122–1134.
- Bertoncini ÁA, Machado LF, Barreiros JP, Hostim-Silva M, Verani JR (2010) Rocky reef fish community structure in two Azorean islands (Portugal) central North Atlantic. *J Mar Biol Assoc United Kingdom* 90:1353–1362.
- Binzer T, Sand-Jensen K, Middelboe AL (2006) Community photosynthesis of aquatic macrophytes. *Limnol Oceanogr* 51:2722–2733.
- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, Carlton JT, Duncan RP, Jarošík V, Wilson JRU, Richardson DM (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol* 26:333–339.
- Blanco A, Troncoso JS, Olabarria C, Loureiro Lemos MF (2018) The effect of protection and wave-exposure of two marine protected areas have opposite trends on macroalgae invasiveness. *PeerJ Prepr*.
- Blossey B, Notzold R (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *J Ecol* 83:887.
- Blum JC, Chang AL, Liljeström M, Schenk ME, Steinberg MK, Ruiz GM (2007) The non-native solitary ascidian *Ciona intestinalis* (L.) depresses species richness. *J Exp Mar Bio Ecol* 342:5–14.
- Blumenthal DM (2006) Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecol Lett* 9:887–895.

- Boni DR, Hawkes MW (1987) Systematics and life histories of New Zealand Bonnemaisoniaceae (Bonnemaisoniales, Rhodophyta): I. The genus *Asparagopsis*. New Zeal J Bot 25:577–590.
- Borges PJSA (1995) Contribuição para o conhecimento geológico do litoral sul de São Miguel (Açores). Trabalho de síntese, Provas de acesso a categoria de Assistente de Investigação, Departamento de Geociências. Universidade dos Açores.
- Børgesen F (1915) The marine algae of the Danish West-Indies. Part III. Rhodophyceae. Arkiv DB (ed) Reprinted in 1985 by Koeltz Scientific books, Koenigstein, Germany, Koenigstein, Germany.
- Borlongan IA, Nishihara GN, Shimada S, Terada R (2017) Photosynthetic performance of the red alga *Solieria pacifica* (Solieriaceae) from two different depths in the sublittoral waters of Kagoshima, Japan. J Appl Phycol 29:3077–3088.
- Boudouresque CF, Gerbal M, Knoepffler-Peguy M (1985) L'algue japonnais *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) en Méditerranée. Phycologia 24:364–366.
- Boudouresque CF, Meinesz A, Ribera MA, Ballesteros E, Ribera Siguán M, Ballesteros E (1995) Spread of the green alga *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean: possible consequences of a major ecological event. Sci Mar 59:21–29.
- Boudouresque CF, Verlaque M (2002) Biological pollution in the Mediterranean Sea: Invasive versus introduced macrophytes. Mar Pollut Bull 44:32–38.
- Briggs JC (2007) Marine biogeography and ecology: Invasions and introductions. J Biogeogr 34:193–198.
- Britton-Simmons KH (2004) Direct and indirect effects of the introduced alga *Sargassum muticum* on benthic, subtidal communities of Washington State, USA. Mar Ecol Prog Ser 277:61–78.
- Brodie J, Maggs CA, John DM (2007) The green seaweeds of Britain and Ireland. British Phycological Society, London.
- Brown DP (2017) Hurricane Gaston (AL072016). Natl Hurric Cent Trop Cyclone Rep:1–19.
- Bruhn J, Gerard VA (1996) Photoinhibition and recovery of the kelp *Laminaria saccharina*

- at optimal and superoptimal temperatures. *Mar Biol* 125:639–648.
- Bruno JF, Boyer KE, Duffy JE, Lee SC, Kertesz JS (2005) Effects of macroalgal species identity and richness on primary production in benthic marine communities. *Ecol Lett* 8:1165–1174.
- Bulleri F, Benedetti-Cecchi L, Cinelli F (1999) Grazing by the sea urchins *Arbacia lixula* L. and *Paracentrotus lividus* Lam. in the Northwest Mediterranean. *J Exp Mar Bio Ecol* 241:81–95.
- Bulleri F, Russell BD, Connell SD (2012) Context-dependency in the effects of nutrient loading and consumers on the availability of space in marine rocky environments. *PLoS One* 7.
- Burke MJ. W, Grime JP (1996) An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77:776–790.
- Burrows EM (1991) Seaweeds of the British isles: volume 2, Chlorophyta. British Museum (Natural History). The Dorset Press, Dorchester, England.
- Burrows MT, Schoeman DS, Buckley LB, Moore P, Poloczanska ES, Brander KM, Brown C, Bruno JF, Duarte CM, Halpern BS, Holding J, Kappel C V., Kiessling W, O'Connor MI, Pandolfi JM, Parmesan C, Schwing FB, Sydeman WJ, Richardson AJ (2011) The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems. *Science* 334:652–655.
- Buschbaum C, Chapman AS, Saier B (2006) How an introduced seaweed can affect epibiota diversity in different coastal systems. *Mar Biol* 148:743–754.
- Cacabelos E, Faria J, Martins GM, Mir C, Parente MI, Gabriel D, Sánchez R, Altamirano M, Costa AC, Prud'Homme Van Reine W, Neto AI (2019) First record of *Caulerpa prolifera* in the Azores (NE Atlantic). *Bot Mar* 62:155–160.
- Cacabelos E, Martins GM, Faria J, Prestes ACL, Costa T, Moreu I, Neto AI (2020) Limited effects of marine protected areas on the distribution of invasive species, despite positive effects on diversity in shallow-water marine communities. *Biol Invasions* 22:1169–1179.
- Cacabelos E, Martins GM, Thompson R, Prestes ACL, Azevedo JMN, Neto AI (2016) Factors limiting the establishment of canopy-forming algae on artificial structures. *Estuar Coast Shelf Sci* 181.
- Cadotte MW, Murray BR, Lovett-Doust J (2006) Ecological patterns and biological

- invasions: using regional species inventories in macroecology. *Biol Invasions* 8:809–821.
- Callaway RM (2002) The detection of neighbors by plants. *Trends Ecol Evol* 17:104–105.
- Callaway RM, Ridenour WM (2004) Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Front Ecol Environ* 2:436–443.
- Cardigos F, Monteiro J, Fontes J, Parretti P, Santos RS (2015) Fighting invasions in the marine realm, a case study with *Caulerpa webbiana* in the azores. In: *Biological invasions in changing ecosystems: vectors, ecological impacts, management and predictions*. Canning-Clode J (ed) De Gruyter Open, Berlin, p 279–300.
- Cardigos F, Tempera F, Ávila S, Gonçalves J, Colaço A, Santos RS (2006) Non-indigenous marine species of the Azores. *Helgol Mar Res* 60:160–169.
- Carlton JT (2011) Ballast. In: *Encyclopedia of biological invasions*. Simberloff D, Rejmanek M (eds) University of California Press, Berkeley, p 43–49.
- Carlton JT (1996a) Biological Invasions and Cryptogenic Species. *Ecology* 77:1653–1655.
- Carlton JT (2003) Community assembly and historical biogeography in the North Atlantic Ocean: The potential role of human-mediated dispersal vectors. *Hydrobiologia* 503:1–8.
- Carlton JT (2009) Deep invasion ecology and the assembly of communities in historical time. In: *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives*. Rilov G, Crooks JA (eds) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, p 13–56.
- Carlton JT (1979) History, biogeography, and ecology of the introduced marine and estuarine invertebrates of the Pacific coast of North America. University of California.
- Carlton JT (2001) Introduced species in U.S. coastal waters: environmental impacts and management priorities. Pew Oceans Commission, Virginia, USA. Pew Oceans Commission, Virginia, USA.
- Carlton JT (1996b) Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biol Conserv* 78:97–106.
- Carlton JT (1985) Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballast water. *Oceanogr Mar Biol* 23:313–371.

- Carlton JT, Geller JB (1993) Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science* 261:78–82.
- Carlton JT, Ruiz GM (2015) Anthropogenic vectors of marine and estuarine invasions: An overview framework. In: *biological invasions in changing ecosystems*. Canning-Clode J (ed) De Gruyter Open, Berlin, p 24–36.
- Casado-Amezúa P, Araújo R, Bárbara I, Bermejo R, Borja, Díez I, Fernández C, Gorostiaga JM, Guinda X, Hernández I, Juanes JA, Peña V, Peteiro C, Puente A, Quintana I, Tuya F, Viejo RM, Altamirano M, Gallardo T, Martínez B (2019) Distributional shifts of canopy-forming seaweeds from the Atlantic coast of Southern Europe. *Biodivers Conserv* 28:1151–1172.
- Casas G, Scrosati R, Luz Piriz M (2004) The invasive kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) reduces native seaweed diversity in Nuevo Gulf (Patagonia, Argentina). *Biol Invasions* 6:411–416.
- Catford JA, Jansson R, Nilsson C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers Distrib* 15:22–40.
- Cebrian E, Linares C, Marschal C, Garrabou J (2012) Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes. *Biol Invasions* 14:32–38.
- Cebrián J, Duarte CM (1995) Plant growth-rate dependence of detrital carbon storage in ecosystems. *Science* 268:1606 LP – 1608.
- Ceccherelli G, Cinelli F (1997) Short-term effects of nutrient enrichment of the sediment and interactions between the seagrass *Cymodocea nodosa* and the introduced green alga *Caulerpa taxifolia* in a Mediterranean bay. *J Exp Mar Bio Ecol* 217:165–177.
- Ceccherelli G, Piazzì L (2001) Dispersal of *Caulerpa racemosa* fragments in the Mediterranean: lack of detachment time effect on establishment. *Bot Mar* 44:209–213.
- Chainho P, Fernandes A, Amorim A, Ávila SP, Canning-Clode J, Castro JJ, Costa AC, Costa JL, Cruz T, Gollasch S, Graziotin-Soares C, Melo R, Micael J, Parente MI, Semedo J, Silva T, Sobral D, Sousa M, Torres P, Veloso V, Costa MJ (2015) Non-indigenous

- species in Portuguese coastal areas, coastal lagoons, estuaries and islands. *Estuar Coast Shelf Sci* 167:199–211.
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Díaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234–242.
- Clarke KR, Gorley RN (2006) *PRIMER V6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- Clarke KR, Warwick RM (1994) *An approach to statistical analysis and interpretation*. PRIMER-E Ltd., Plymouth.
- Coetzee PS (1986) Diet composition and breeding cycle of blacktail, *Diplodus sargus capensis* (Pisces: Sparidae), caught off St Croix Island, Algoa Bay, South Africa. *South African J Zool* 21:237–243.
- Cohen AN, Carlton JT (1998) Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science* 279:555–558.
- Colautti RI, Grigorovich IA, Maclsaac HJ (2006) Propagule pressure: A null model for biological invasions. *Biol Invasions* 8:1023–1037.
- Colautti RI, Maclsaac HJ (2004) A neutral terminology to define ‘invasive’ species. *Divers Distrib* 10:135–141.
- Colgan CS (2003) *Measurement of the ocean and coastal economy: theory and methods*. Publications 3.
- Convention on Biological Diversity (2001) *Invasive alien species: status, impacts and trends of alien species that threaten ecosystems, habitats and species*. Unep:1–29.
- Critchley AT, Farnham WF, Morrell SL (1983) A chronology of New European sites of attachment for the invasive brown alga, *Sargassum muticum*, 1973–1981. *J Mar Biol Assoc United Kingdom* 63:799–811.
- Critchley AT, Farnham WF, Morrell SL (1986) An account of the attempted control of an introduced marine alga, *Sargassum muticum*, in Southern England. *Biol Conserv* 35:313–332.
- Critchley AT, Farnham WF, Yoshida T, Norton TA (1990) *A Bibliography of the Invasive Alga Sargassum muticum (Yendo) Fensholt (Fucales; Sargassaceae)*. *Bot Mar* 33:551–562.
- Crooks JA (2002) *Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions:*

- The role of ecosystem engineers. *Oikos* 97:153–166.
- Culver CS, Kuris AM (2000) The apparent eradication of a locally established introduced marine pest. *Biol Invasions* 2:245–253.
- Curiel D, Bellemo G, Marzocchi M, Scattolin M, Parisi G (1998) Distribution of introduced Japanese macroalgae *Undaria pinnatifida*, *Sargassum muticum* (Phaeophyta) and *Antithamnion pectinatum* (Rhodophyta) in the Lagoon of Venice. *Hydrobiologia* 385:17–22.
- Daehler CC (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:183–211.
- Darwin C (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle*. John Murray, London.
- Davidson AD, Campbell ML, Hewitt CL, Schaffelke B (2015) Assessing the impacts of nonindigenous marine macroalgae: an update of current knowledge. *Bot Mar* 58:55–79.
- Davidson AM, Jennions M, Nicotra AB (2011) Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecol Lett* 14:419–431.
- Davidson IC, Zabin CJ, Chang AL, Brown CW, Sytsma MD, Ruiz GM (2010) Recreational boats as potential vectors of marine organisms at an invasion hotspot. *Aquat Biol* 11:179–191.
- Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. *J Ecol* 88:528–534.
- Davis MA, Pelsor M (2001) Experimental support for a resource-based mechanistic model of invasibility. *Ecol Lett* 4:421–428.
- Davison IR (1991) Environmental effects on algal photosynthesis: temperature. *J Phycol* 27:2–8.
- Dawes CJ, Teasdale BW, Friedlander M (2000) Cell wall structure of the agarophytes *Gracilaria tikvahiae* and *G. cornea* (Rhodophyta) and penetration by the epiphyte *Ulva lactuca* (Chlorophyta). *J Appl Phycol* 12:567–575.
- Dawson EY (1961) *A guide to the literature and distributions of Pacific benthic algae from*

- Alaska to the Galapagos Islands. *Pacific Sci* 15:370–461.
- Dayton PK (1985) Ecology of kelp communities. *Annu Rev Ecol Syst* 16:215–245.
- Dayton PK, Tegner MJ, Parnell PE, Edwards PB (1992) Temporal and spatial patterns of disturbance and recovery in a kelp forest community. *Ecol Monogr* 62:421–445.
- Delebecq G, Davoult D, Menu D, Janquin MA, Migné A, Dauvin JC, Gevaert F (2011) In situ photosynthetic performance of *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) during spring tides in northern Brittany. *Cah Biol Mar* 52:405–414.
- Dethier MN, Graham ES, Cohen S, Tear LM (1993) Visual versus random-point percent cover estimations: ‘objective’ is not always better. *Mar Ecol Prog Ser* 96:93–100.
- DETRA (2013) Implementation of remote sensing techniques in the Azores – DETRA project. Sea surface temperature 1997-2010. DOP/UAç.
- Dixon P, Irvine L (1978) *Seaweeds of the British Isles: Volume 1: Rhodophyta. Part 1 introduction, Nemaliades, Gigartinales*. Staples Printers Limited, London.
- Drouët H (1866) *Catalogue de la flore des îles Açores, précédé de l’itinéraire d’un voyage dans cet archipel*. Mémoires de la Société Académique de l’Aube, Paris.
- Duarte L, Viejo RM, Martínez B, DeCastro M, Gómez-Gesteira M, Gallardo T (2013) Recent and historical range shifts of two canopy-forming seaweeds in North Spain and the link with trends in sea surface temperature. *Acta Oecologica* 51:1–10.
- Edgar GJ (1983) The ecology of south-east Tasmanian phytal animal communities. I. Spatial organization on a local scale. *J Exp Mar Bio Ecol* 70:129–157.
- Edgar GJ, Shaw C (1995a) The production and trophic ecology of shallow-water fish assemblages in southern Australia II. Diets of fishes and trophic relationships between fishes and benthos at Western Port, Victoria. *J Exp Mar Bio Ecol* 194:83–106.
- Edgar GJ, Shaw C (1995b) The production and trophic ecology of shallow-water fish assemblages in southern Australia III. General relationships between sediments, seagrasses, invertebrates and fishes. *J Exp Mar Bio Ecol* 194:107–131.
- Elton CS (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Springer, Boston, MA, Boston.
- Engelen A, Santos R (2009) Which demographic traits determine population growth in the invasive brown seaweed *Sargassum muticum*? *J Ecol* 97:675–684.

- Enríquez S, Borowitzka MA (2010) The use of the fluorescence signal in studies of seagrasses and macroalgae. In: *Chlorophyll a fluorescence in aquatic sciences: methods and applications*. Suggett DJ, Prášil O, Borowitzka MA (eds) Springer Netherlands, Dordrecht, p 187–208.
- Eppinga MB, Rietkerk M, Dekker SC, Ruiter PC (2006) Accumulation of local pathogens: a new hypothesis to explain exotic plant invasions. *OIKOS* 114:168–176.
- Eppstein MJ, Molofsky J (2007) Invasiveness in plant communities with feedbacks. *Ecol Lett* 10:253–263.
- Eriksson BK, Johansson G, Snoeijs P (2002) Long-term changes in the macroalgal vegetation of the inner Gullmar Fjord, Swedish Skagerrak coast. *J Phycol* 38:284–296.
- Eriksson BK, Johansson G, Snoeijs P (1998) Long-term changes in the sublittoral zonation of brown algae in the southern bothnian sea. *Eur J Phycol* 33:241–249.
- Fabry VJ, Seibel BA, Feely RA, Orr JC (2008) Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES J Mar Sci* 65:414–432.
- Faria J, Prestes ACL, Moreu I, Martins GM, Neto AI, Cacabelos E. Arrival and proliferation of the invasive seaweed *Rugulopteryx okamurae* in NE Atlantic islands. (em revisão Bot Mar).
- Farrell P, Fletcher RL (2006) An investigation of dispersal of the introduced brown alga *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar and its competition with some species on the man-made structures of Torquay Marina (Devon, UK). *J Exp Mar Bio Ecol* 334:236–243.
- Faveri C, Scherner F, Farias J, Oliveira EC, Horta PA (2010) Temporal changes in the seaweed flora in Southern Brazil and its potential causes. *Panam J Aquat Sci* 5:350–357.
- Feder ME (2009) Physiology and global climate change. *Annu Rev Physiol* 72:123–125.
- Feldmann J, Feldmann G (1942) Recherches sur les Bonnemaisoniacées et leur alternance de générations. *Ann des Sci Nat , Bot Ser* 11:75–175.
- Feldmann J, Feldmann G (1939) Sur le développement des carpospores et l'alternance de générations de l'*Asparagopsis armata* Harvey. *Compte Rendu Hebd des Séances l'Académie des Sci Paris* 208:1240–1242.

- Figuerola FL, Israel A, Neori A, Martínez B, Malta EJ, Put A, Inken S, Marquardt R, Abdala R, Korbee N (2010) Effect of nutrient supply on photosynthesis and pigmentation to short-term stress (UV radiation) in *Gracilaria conferta* (Rhodophyta). *Mar Pollut Bull* 60:1768–1778.
- Figuerola FL, Santos R, Conde-Álvarez R, Mata L, Gómez Pinchetti JL, Matos J, Huovinen P, Schuenhoff A, Silva J (2006) The use of chlorophyll fluorescence for monitoring photosynthetic condition of two tank-cultivated red macroalgae using fishpond effluents. *Bot Mar* 49:275–282.
- Filbee-Dexter K, Wernberg T (2018) Rise of turfs: a new battlefield for globally declining kelp forests. *Bioscience* 68:64–76.
- Fina BH (2004) The role of trophic interactions between fishes, sea urchins and algae in the northwest Mediterranean rocky infralittoral. *Universitat de Barcelona*.
- Flagella MM, Lorenti M, Buia MC (2005) Assessment of the Potential Success of *Asparagopsis taxiformis*. In: *Proceedings of the seventh International Conference on the Mediterranean Coastal Environment*. Kusadasi, Turkey.
- Fletcher RL, Manfredi C (1995) The occurrence of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) on the south coast of England. *Bot Mar* 38:355–358.
- Floc'h JY, Pajot R, Wallentinus I (1991) The japanese brown alga *Undaria pinnatifida* on the coast of France and its possible establishment in European waters. *J Cons Int Explor Mer* 47:379–390.
- Floerl O, Inglis GJ (2003) Boat harbour design can exacerbate hull fouling. *Austral Ecol* 28:116–127.
- França Z, Cruz JV, Nunes JC, Forjaz VH (2003) Geologia dos Açores: uma perspectiva actual. *Açoreana* 10:11–140.
- Fraschetti S, Terlizzi A, Micheli F, Bennedetti-Cecchi L, Boero F (2005) Marine protected areas in the Mediterranean sea: objectives, effectiveness and monitoring. *Mar Ecol* 23:190–200.
- Fredericq S, Serrão EA, Norris JN (1992) New records of red algae from the Azores. *Arquipélago - Life Mar Sci* 10:1–4.
- Freitas R, Romeiras M, Silva L, Cordeiro R, Madeira P, González JA, Wirtz P, Falcón JM, Brito A, Floeter SR, Afonso P, Porteiro F, Viera-Rodríguez MA, Neto AI, Haroun R,

- Farminhão JNM, Rebelo AC, Baptista L, Melo CS, Martínez A, Núñez J, Berning B, Johnson ME, Ávila SP (2019) Restructuring of the 'Macaronesia' biogeographic unit: a marine multi-taxon biogeographical approach. *Sci Rep* 9:15792.
- Gaines SD, Lester SE, Grorud-Colvert K, Costello C, Pollnac R (2010) Evolving science of marine reserves: New developments and emerging research frontiers. *PNAS* 107:18251–18255.
- Gaines SD, Lubchenco J (1982) A unified approach to marine plant- herbivore interactions. II. Biogeography. *Annu Rev Ecol Syst* Vol 13:111–138.
- Gallardo B (2014) Europes top 10 invasive species: Relative importance of climatic, habitat and socio-economic factors. *Ethol Ecol Evol* 26:130–151.
- García IG (2014) The invasion process of the non-indigenous mussel *Xenostrobus securis* (Lamarck, 1819): spread, impacts and the role of climate change. Universidade de Vigo.
- Garon-Lardiere S (2004) Etude structurale des polysaccharides pariétaux de l' algue rouge *Asparagopsis armata* (Bonnemaisoniales). Université de Bretagne Occidentale
- Gaspar R, Pereira L, Sousa-Pinto I (2019) The seaweed resources of Portugal. *Bot Mar* 62:499–526.
- Gee JM, Warwick RM (1994) Metazoan community structure in relation to the fractal dimensions of marine macroalgae. *Mar Ecol Prog Ser* 103:141–150.
- Genovese G, Faggio C, Gugliandolo C, Torre A, Spanò A, Morabito M, Maugeri TL (2012) In vitro evaluation of antibacterial activity of *Asparagopsis taxiformis* from the Straits of Messina against pathogens relevant in aquaculture. *Mar Environ Res* 73:1–6.
- Genovese G, Tedone L, Hamann MT, Morabito M (2009) The Mediterranean red alga *Asparagopsis*: a source of compounds against Leishmania. *Mar Drugs* 7:361–366.
- Gestoso I, Olabarria C, Troncoso JS (2012) Effects of macroalgal identity on epifaunal assemblages: native species versus the invasive species *Sargassum muticum*. *Helgol Mar Res* 66:159–166.
- Gianni F, Bartolini F, Airoidi L, Ballesteros E, Francour P, Guidetti P, Meinesz A, Thibaut T, Mangialajo L (2013) Conservation and restoration of marine forests in the

- Mediterranean Sea and the potential role of marine protected areas. *Adv Oceanogr Limnol* 4:83–101.
- Gianni F, Bartolini F, Airoidi L, Mangialajo L (2018) Reduction of herbivorous fish pressure and facilitate local algal species forestation on artificial structures. *Mar Env* 138:102–109.
- Gianni F, Bartolini F, Pey A, Laurent M, Martins GM, Airoidi L, Mangialajo L (2017) Threats to large brown algal forests in temperate seas: the overlooked role of native herbivorous fish. *Sci Rep* 7:6012.
- Gorham J, Lewey SA (1984) Seasonal changes in the chemical composition of *Sargassum muticum*. *Mar Biol* 80:103–107.
- Grosholz E (2002) Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends Ecol Evol* 17:22–27.
- Guerra-García JM (2012) Identification guide to British cumaceans. NMBAQC 2012 taxonomic Workshop. Dove Marine Laboratory.
- Guerra-García JM, Cabezas M, Baeza Rojano E, Izquierdo D, Corzo J, Ros M, Sánchez J, Dugo Cota A, Flores León A, Soler-Hurtado MM (2011) Abundance patterns of macrofauna associated to marine macroalgae along the Iberian Peninsula. *Zool baetica*:3–18.
- Guerra-García JM, Ros M, Izquierdo D, Soler-Hurtado MM (2012) The invasive *Asparagopsis armata* versus the native *Corallina elongata*: differences in associated peracarid assemblages. *J Exp Mar Bio Ecol* 416–417:121–128.
- Guiry MD, Dawes CJ (1992) Daylength, temperature and nutrient control of tetrasporogenesis in *Asparagopsis armata* (Rhodophyta). *J Exp Mar Bio Ecol* 158:197–217.
- Guiry MD, Guiry GM (2020) AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> (accessed 5 January 2020)
- Häder DP, Figueroa FL (1997) Photoecophysiology of marine macroalgae. *Photochem Photobiol* 66:1–14.
- Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA, Kappel C V., Micheli F, D'Agrosa C, Bruno JF, Casey KS, Ebert C, Fox HE, Fujita R, Heinemann D, Lenihan HS, Madin EMP, Perry MT, Selig ER, Spalding M, Steneck R, Watson R (2008) A global map of human impact on

- marine ecosystems. *Science* 319:948–952.
- Hanelt D (1996) Photoinhibition of photosynthesis in marine macroalgae. *Sci Mar* 60:243–248.
- Hanelt D, Wiencke C, Bischof K (2003) Photosynthesis in marine macroalgae. In: *Photosynthesis in algae*. Larkum AWD, Douglas SE, Raven JA (eds) Springer Netherlands, Dordrecht, p 413–435.
- Harley CDG (2011) Climate change, keystone predation, and biodiversity loss. *Science* 334:1124 LP – 1127.
- Harley CDG, Anderson KM, Demes KW, Jorve JP, Kordas RL, Coyle TA, Graham MH (2012) Effects of climate change on global Seaweed communities. *J Phycol* 48:1064–1078.
- Harley CDG, Hughes AR, Hultgren KM, Miner BG, Sorte CJB, Thornber CS, Rodriguez LF, Tomanek L, Williams SL (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecol Lett* 9:228–241.
- Harmelin-Vivien ML, Harmelin JG, Almeida AJ (2001) Structure of fish assemblages on coastal rocky. *Bol Mus Mun Funchal* 6:127–138.
- Havenhand JN, Buttler FR, Thorndyke MC, Williamson JE (2008) Near-future levels of ocean acidification reduce fertilization success in a sea urchin. *Curr Biol* 18:651–652.
- Hawkins SJ, Moore PJ, Burrows MT, Poloczanska E, Mieszkowska N, Herbert RJH, Jenkins SR, Thompson RC, Genner MJ, Southward AJ (2008) Complex interactions in a rapidly changing world: responses of rocky shore communities to recent climate change. *Clim Res* 37:123–133.
- Hawkins SJ, Sugden HE, Mieszkowska N, Moore PJ, Poloczanska E, Leaper R, Herbert RJH, Genner MJ, Moschella PS, Thompson RC, Jenkins SR, Southward AJ, Burrows MT (2009) Consequences of climate-driven biodiversity changes for ecosystem functioning of north European rocky shores. *Mar Ecol Prog Ser* 396:245–259.
- Hay CH (1990) The dispersal of sporophytes of *Undaria pinnatifida* by coastal shipping in New Zealand, and implications for further dispersal of *Undaria* in France. *Br Phycol J* 25:301–313.
- Hay E (1991) Fish–seaweed interactions on coral reefs: effects of herbivorous fishes and adaptations of their prey. In: *The ecology of fishes on coral reefs*. Sale PF (ed)

- Academic Press, San Diego, p 96–119.
- Hay ME (1992) Chapter 3. The role of seaweed chemical defenses in the evolution of feeding specialization and in the mediation of complex interactions. In: *Ecological roles of marine natural products*. Paul VJ (ed) Cornell University Press, Ithaca, p 93–118.
- Hay ME, Duffy JE, Fenical W (1990) Host-plant specialization decreases predation on a marine amphipod: an herbivore in plant's clothing. *Ecology* 71:733–743.
- Hay ME, Pawlik JR, Duffy JE, Fenical W (1989) Seaweed-herbivore-predator interactions: host-plant specialization reduces predation on small herbivores. *Oecologia* 81:418–427.
- Hay ME, Steinberg PD (1992) The chemical ecology of plant-herbivore interactions in marine versus terrestrial communities. In: *Herbivores: their interactions with secondary metabolites*, 2nd ed. Rosenberg G, Berenbaum M (eds) Academic Press, New York, p 371–413.
- Hayward P, Ryland J (1995) *Handbook of the marine fauna of north-west Europe*. Oxford University Press.
- Helmuth B, Harley CDG, Halpin PM, Donnell M, Hofmann GE, Blanchette CA (2002) Climate change and latitudinal patterns of intertidal thermal stress. *Science* 298:1015 LP – 1017.
- Hewitt CL, Campbell ML, McEnnulty F, Moore KM, Murfet NB, Robertson B, Schaffelke B (2005) Efficacy of physical removal of a marine pest: the introduced kelp *Undaria pinnatifida* in a Tasmanian Marine Reserve. *Biol Invasions* 7:251–263.
- Hewitt CL, Gollasch S, Minchin D (2009) The vessel as a vector - Biofouling, ballast water and sediments. In: *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives*. Rilov G, Crooks JA (eds) Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, p 117–131.
- Hidrográfico I (1981) Roteiro do Arquipélago dos Açores. PUB. (N) -IH-128-SN, Lisboa.
- Hijmans RJ, Graham CH (2006) The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Glob Chang Biol* 12:2272–2281.
- Hiscock K (1986) Aspects of the ecology of rocky sublittoral areas. In: *The ecology of rocky coasts*. Moore G, Seed R (eds) Columbia University Press, New York, p 290–

328.

Hoegh-Guldberg O, Bruno JF (2010) The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science* 328:1523–1528.

Hood WG, Naiman RJ (2000) Vulnerability of riparian zones to invasion by exotic vascular plants. *Plant Ecol* 148:105–114.

Horridge GA (1951) Occurrence of *Asparagopsis armata* Harv. on the Scilly Isles. *Nature* 4253:733.

Horta e Costa B, Claudet J, Franco G, Erzini K, Caro A, Gonçalves EJ (2016) A regulation-based classification system for marine protected areas (MPAs). *Mar Policy* 72:192–198.

IMO (2012) Guidance for minimizing the transfer of invasive aquatic species as biofouling (hullfouling) for recreational craft. MEPC. 1/CIRC. 792. International Maritime Organization.

IPCC (2013) Climate Change 2013: The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Stocker TF, Qin D, Plattner G-K, Tignor M, Allen S, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley P (eds) Cambridge University Press, Cambridge, UK.

IPMA (2019) Boletim climatológico. Fevereiro 2019, Região Autónoma dos Açores.

Irigoyen AJ, Eyraç C, Parma AM (2011) Alien algae *Undaria pinnatifida* causes habitat loss for rocky reef fishes in north Patagonia. *Biol Invasions* 13:17–24.

Irvine L (1995) Seaweeds of the British isles: Volume 1, Rhodophyta. Part 2a Cryptonemiales (sensu stricto), Palmariales, Rhodymeniales. The Natural History Museum. HMSO, London.

Jacinto MS (2015) Impact of the invasive macroalgae *Asparagopsis armata* on coastal environments: an ecotoxicological assessment. Instituto Politécnico de Leiria

James WO (1955) Plant respiration. Clarendon Press, Oxford.

Janiak DS, Whitlatch RB (2012) Epifaunal and algal assemblages associated with the native *Chondrus crispus* (Stackhouse) and the non-native *Grateloupia turuturu* (Yamada) in eastern Long Island Sound. *J Exp Mar Bio Ecol* 413:38–44.

Jenkins SR, Moore P, Burrows MT, Garbary DJ, Hawkins SJ, Ingólfsson A, Sebens KP, Snelgrove PVR, Wetthey DS, Woodin SA (2008) Comparative ecology of North

- Atlantic shores: Do differences in players matter for process? *Ecology* 89.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineer. *Oikos* 69:373–386.
- Joshi J, Vrieling K (2005) The enemy release and EICA hypothesis revisited: Incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores. *Ecol Lett* 8:704–714.
- Joubert CSW, Hanekom PB (1980) A study of feeding in some inshore reef fish of the Natal Coast, South Africa. *South African J Zool* 15:262–274.
- Jousson O, Pawlowski J, Zaninetti L, Zechman FW, Dini F, Di Giuseppe G, Woodfield R, Millar A, Meinesz A (2000) Invasive alga reaches California. *Nature* 408:157–158.
- Karlsson J, Loo LO (1999) On the distribution and the continuous expansion of the Japanese seaweed -*Sargassum muticum* -in Sweden. *Bot Mar* 42:285–294.
- Karsten U, Holzinger A (2012) Light, temperature, and desiccation effects on photosynthetic activity, and drought-induced ultrastructural changes in the green alga *Klebsormidium dissectum* (Streptophyta) from a high Alpine soil crust. *Microb Ecol* 63:51–63.
- Kass R, Perez R (1990) Study of the intensive culture of *Undaria* on the coast of Brittany. In: *Technical resource papers regional workshop on the culture and utilization of Seaweeds*. FAO, Rome, p 47–50.
- Katsanevakis S, Wallentinus I, Zenetos A, Leppäkoski E, Çinar ME, Öztürk B, Grabowski M, Golani D, Cardoso AC (2014) Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review. *Aquat Invasions* 9:391–423.
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol Evol* 17:164–170.
- Kimbro DL, Cheng BS, Grosholz ED (2013) Biotic resistance in marine environments. *Ecol Lett* 16:821–833.
- Kladi M, Vagias C, Roussis V (2004) Volatile halogenated metabolites from marine red algae. *Phytochem Rev* 3:337–366.
- Klein J, Ruitton S, Verlaque M, Boudouresque CF (2005) Species introductions, diversity and disturbances in marine macrophyte assemblages of the northwestern

- Mediterranean Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 290:79–88.
- Klein J, Verlaque M (2008) The *Caulerpa racemosa* invasion: A critical review. *Mar Pollut Bull* 56:205–225.
- Kolar CS, Lodge DM (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol Evol* 16:199–204.
- Kordas RL, Donohue I, Harley CDGG (2017) Herbivory enables marine communities to resist warming. *Sci Adv* 3:e1701349.
- Kraan S, Barrington KA (2005) Commercial farming of *Asparagopsis armata* (Bonnemaisoniaceae, Rhodophyta) in Ireland, maintenance of an introduced species? *J Appl Phycol* 17:103–110.
- Langford T (1990) Ecological effects of thermal discharges. Springer Netherlands, London.
- Lau JA (2008) Beyond the ecological: biological invasions alter natural selection on a native plant species. *Ecology* 89:1023–1031.
- Lawson GW, John DM (1982) The marine algae and coastal environment of tropical west Africa. Department of Botany. University of Ghana, Ghana.
- Lecroy SE (2007) An Illustrated Identification Guide to the nearshore marine and estuarine. Volume 4. Families Anamixidae, Eusiridae, Hyaellidae, Hyalidae, Iphimediidae, Ischyroceridae, Lysianassidae, Megaluropidae and Melphidippidae. University of Southern Mississippi, College of Science and Technology, Florida.
- Leenhardt P, Low NHN, Pascal N, Micheli F, Claudet J (2015) The role of marine protected areas in providing ecosystem services. In: *Aquatic functional biodiversity - An ecological and evolutionary perspective*. p 211–239.
- León-Cisneros K, Tittley I, Terra MR, Nogueira EM, Neto AI (2012) The marine algal (seaweed) flora of the Azores: 4, further additions. *Arch Life Mar Sci* 29:25–32.
- Leppäkoski E, Olenin S (2001) The meltdown of biogeographical peculiarities of the Baltic sea: the interaction of natural and man-made processes. *Ambio* 30:202–209.
- Levine JM, Adler PB, Yelenik SG (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol Lett* 7:975–989.
- Lewis JR (1999) Coastal zone conservation and management: a biological indicator of climatic influences. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 9:401–405.

- Littler MM, Kauker BJ (1984) Heterotrichy and survival strategies in the red alga *Corallina officinalis* L. Bot Mar 27:37–44.
- Littler MM, Littler DS, Taylor PR (1995) Selective herbivore increases biomass of its prey: a chiton-coralline reef-building association. Ecolgy 76:1666–1681.
- Lloréns J, Cabrero I, Lacida R, González G, Murillo F, Oñate J (2012) Flora marina del litoral gaditano : biología, ecología, usos y guía de identificación. mCN Monografías de Ciencias de la Naturaleza. [Marine flora of the Cadiz coast. Biology, ecology, uses and identification guide. mCN Nature Science Monographs]. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Cadiz, Cádiz.
- Lockwood JL, Hoopes MF, Marchetti MP (2007) Invasion ecology. Blackwell Publishing, Oxford.
- Lonsdale WM (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. Ecology 80:1522–1536.
- Lotaçor (2021) <https://www.lotacor.pt/pescado-descarregado> (accedido a 5 janeiro de 2021).
- Luning K (1990) Seaweeds. Their environment, biogeography and ecophysiology. John Wiley, New York.
- Lyons DA, Scheibling RE (2009) Range expansion by invasive marine algae: Rates and patterns of spread at a regional scale. Divers Distrib 15:762–775.
- Machado LF, Barreiros JP (2006) First record of *Seriola fasciata* (Carangidae) in the Azores. A northernmost occurrence in the NE Atlantic. Cybium 30:77–78.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Causes, epidemiology, global consequences, and control. Ecol Appl 10:689–710.
- Maggs CA, Hommersand M (1993) Seaweeds of the British Isles: Volume 1, Rhodophyta, part 3a Ceramiales. The Natural History Museum, London.
- Mann BQ, Buxton CD (1992) Diets of *Diplodus sargus capensis* and *D. cervinus hottentotus* (Pisces: Sparidae) on the Tsitsikamma coast, South Africa. Koedoe 35:27–36.
- Marras S, Cucco A, Antognarelli F, Azzurro E, Milazzo M, Bariche M, Butenschön M, Kay S, Bitetto M, Quattrocchi G, Sinerchia M, Domenici P (2015) Predicting future thermal habitat suitability of competing native and invasive fish species: from

- metabolic scope to oceanographic modelling. *Conserv Physiol* 3:1–14.
- Marsh JA, Dennison WC, Alberte RS (1986) Effects of temperature on photosynthesis and respiration in eelgrass (*Zostera marina* L.). *J Exp Mar Bio Ecol* 101:257–267.
- Martins GM, Arenas F, Neto AI, Jenkins SR (2012) Effects of fishing and regional species pool on the functional diversity of fish communities. *PLoS One* 7:1–9.
- Martins GM, Cacabelos E, Faria J, Álvaro NV, Prestes ACL, Neto AI (2019a) Patterns of distribution of the invasive alga *Asparagopsis armata* Harvey: a multi-scaled approach. *Aquat Invasions* 14:582–593.
- Martins GM, Faria J, Furtado M, Neto AI (2014) Shells of *Patella aspera* as ‘islands’ for epibionts. *J Mar Biol Assoc United Kingdom* 94:1027–1032.
- Martins GM, Harley CDG, Faria J, Vale M, Hawkins SJ, Neto AI, Arenas F (2019b) Direct and indirect effects of climate change squeeze the local distribution of a habitat-forming seaweed. *Mar Ecol Prog Ser* 626:43–52.
- Martins GM, Hawkins SJ, Thompson RC, Jenkins SR (2007) Community structure and functioning in intertidal rock pools: Effects of pool size and shore height at different successional stages. *Mar Ecol Prog Ser* 329:43–55.
- Martins GM, Hipólito C, Parreira F, Prestes ACL, Dionísio MA, Azevedo JMN, Neto AI (2016) Differences in the structure and functioning of two communities: frondose and turf-forming macroalgal dominated habitats. *Mar Environ Res* 116:71–77.
- Mata L (2008) Integrated aquaculture of Bonnemaisoniaceae: physiological and nutritional controls of biomass production and of halogenated metabolite content. Universidade do Algarve.
- Mata L, Silva J, Schuenhoff A, Santos R (2006) The effects of light and temperature on the photosynthesis of the *Asparagopsis armata* tetrasporophyte (*Falkenbergia rufolanosa*), cultivated in tanks. *Aquaculture* 252:12–19.
- Mazor T, Doropoulos C, Schwarzmüller F, Gladish DW, Kumaran N, Merkel K, Di Marco M, Gagic V (2018) Global mismatch of policy and research on drivers of biodiversity loss. *Nat Ecol Evol* 2:1071–1074.
- McConnell O, Fenical W (1977) Halogen chemistry of the red alga *Asparagopsis*. *Phytochemistry* 16:367–374.
- McCoy ED, Bell SS (1991) Habitat structure: The evolution and diversification of a

- complex topic. In: *Habitat structure*. Bell SS, McCoy ED, Mushinsky HR (eds) Springer, Dordrecht, p 3–27.
- Meinesz A, Belsher T, Thibaut T, Antolic B, Mustapha K Ben, Boudouresque CF, Chiaverini D, Cinelli F, Cottalorda JM, Djellouli A, El Abed A, Orestano C, Grau AM, Ivesa L, Jaklin A, Langar H, Massuti-Pascual E, Peirano A, Tunesi L, De Vaugelas J, Zavodnik N, Zuljevic A (2001) The introduced green alga *Caulerpa taxifolia* continues to spread in the Mediterranean. *Biol Invasions* 3:201–210.
- Meinesz A, Benichou L, Blachier J, Komatsu T, Lemée R, Molenaar H, Mari X (1995) Variations in the structure, morphology and biomass of *Caulerpa taxifolia* in the Mediterranean Sea. *Bot Mar* 38:499–508.
- Meinesz A, Hesse B (1991) Introduction of the tropical alga *Caulerpa taxifolia* and its invasion of the northwestern Mediterranean. *Oceanol Acta* 14:415–426.
- Meinesz A, de Vaugelas J, Hesse B, Mari X (1993) Spread of the introduced tropical green alga *Caulerpa taxifolia* in northern Mediterranean waters. *J Appl Phycol* 5:141–147.
- Melbourne BA, Cornell H V., Davies KF, Dugaw CJ, Elmendorf S, Freestone AL, Hall RJ, Harrison S, Hastings A, Holland M, Holyoak M, Lambrinos J, Moore K, Yokomizo H (2007) Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecol Lett* 10:77–94.
- Micael J, Parente MI, Costa AC (2014) Tracking macroalgae introductions in North Atlantic oceanic islands. *Helgol Mar Res* 68:209–219.
- Micheli F, Benedetti-Cecchi L, Gambaccini S, Bertocci I, Borsini C, Osio GC, Romano F (2005) Cascading human impacts, marine protected areas, and the structure of Mediterranean reef assemblages. *Ecol Monogr* 75:81–102.
- Miller AW, Chang AL, Cosentino-Manning N, Ruiz GM (2004) A new record and eradication of the Northern Atlantic alga *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae) from San Francisco Bay, California, USA. *J Phycol* 40:1028–1031.
- Minchin D, Gollasch S, Cohen AN, Hewitt CL, Olenin S (2009) Characterizing vectors of marine invasion. In: *Biological invasions in marine ecosystems: ecological, management, and geographic perspectives*. Rilov G, Crooks JA (eds) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, p 109–116.
- Mineur F, Arenas F, Assis J, Davies AJ, Engelen AH, Fernandes F, Malta E jan, Thibaut T,

- Van Nguyen T, Vaz-Pinto F, Vranken S, Serrão EA, de Clerck O (2015) European seaweeds under pressure: consequences for communities and ecosystem functioning. *J Sea Res* 98:91–108.
- Mitchell CE, Agrawal AA, Bever JD, Gilbert GS, Hufbauer RA, Klironomos JN, Maron JL, Morris WF, Parker IM, Power AG, Seabloom EW, Torchin ME, Vázquez DP (2006) Biotic interactions and plant invasions. *Ecol Lett* 9:726–740.
- Molnar JL, Gamboa RL, Revenga C, Spalding MD (2008) Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Front Ecol Environ* 6:485–492.
- Mooney HA, Hobbs RJ (2000) *Invasive species in a changing world*. Island Press, Washington.
- Morton BS, Britton JC, Martins AMF (1998) *Coastal ecology of the Azores*. Sociedade Afonso Chaves, Ponta Delgada, Azores.
- Naeem S, Knops JMH, Tilman D, Howe KM, Kennedy T, Gale S (2000) Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91:97–108.
- Mac Nally R (1997) Scaling artefacts in confinement experiments: A simulation model. *Ecol Modell* 99:229–245.
- Navarro-Barranco C, Florido M, Ros M, González-Romero P, Guerra-García JM (2018) Impoverished mobile epifaunal assemblages associated with the invasive macroalga *Asparagopsis taxiformis* in the Mediterranean Sea. *Mar Environ Res* 141:44–52.
- Necchi O (2004) Photosynthetic responses to temperature in tropical lotic macroalgae. *Phycol Res* 52:140–148.
- Neto AI, Tittley I (1995) Structure and zonation of algal turf communities on the Azores: a numerical approach. *Bol do Mus Munic do Funchal* 4:487–504.
- Neto AI (1994) Checklist of the benthic marine macroalgae of the Azores. *Arch Life Mar Sci* 12A:15–34.
- Neto AI (2001) Macroalgal species diversity and biomass of subtidal communities of São Miguel (Azores). *Helgol Mar Res* 55:101–111.
- Neto AI (2000) Observations on the biology and ecology of selected macroalgae from the littoral of São Miguel (Azores). *Bot Mar* 43:483–498.

Neto AI (1997) Studies on algal communities of São Miguel, Azores. Universidade dos Açores

Neto AI, Moreu I, Rosas Alquicira EF, León-Cisneros K, Cacabelos E, Botelho AZ, Micael J, Costa AC, Neto RMA, Azevedo JMN, Monteiro S, Resendes R, Afonso P, Prestes ACL, Patarra RF, Álvaro NV, Milla-Figueras D, Ballesteros E, Fletcher RL, Farnham W, Tittley I, Parente MI (2021a) Marine algal flora of São Miguel island, Azores. Biodivers Data J 9:e64969.

Neto AI, Parente MI, Botelho AZ, Prestes ACL, Resendes R, Afonso P, Álvaro NV, Milla-Figueras D, Raul RM, Tittley I, Moreu I (2020a) Marine algal flora of Graciosa island, Azores. Biodivers Data J 8:e57201.

Neto AI, Parente MI, Cacabelos E, Costa AC, Zita A, Botelho AZ, Ballesteros E, Monteiro S, Resendes R, Afonso P, Prestes ACL, Patarra RF, Álvaro NV, Milla-Figueras D, Neto RMA, Azevedo JMN, Moreu I (2021b) Marine algal flora of Santa Maria island, Azores. Biodivers Data J 9:e61909.

Neto AI, Parente MI, Tittley I, Fletcher RL, Farnham W, Costa AC, Botelho AZ, Monteiro S, Resendes R, Afonso P, Prestes ACL, Álvaro NV, Milla-Figueras D, Neto RMA, Azevedo JMN, Moreu I (2021c) Marine algal flora of Flores and Corvo islands, Azores. Biodivers Data J 9:e60929.

Neto AI, Sousa-Pinto I (2018) Introduction to marine algae: Overview. In: *Marine macro- and microalgae: an overview*, 1 st. Malcata FX, Pinto IS, Guedes AC (eds) CRC Press, Boca Raton, p 342.

Neto AI, Prestes ACL, Álvaro NV, Resendes R, Raul RM, Tittley I, Moreu I (2020b) Marine algal flora of Pico island, Azores. Biodivers Data J 8:e57461.

Neto AI, Prestes ACL, Álvaro NV, Resendes R, Neto RMA, Moreu I (2020c) Marine algal (seaweed) flora of Faial island, Azores. Sampling event dataset <https://doi.org/10.15468/jnkr5k> accessed via GBIF.org on 29 March 2021.

Neto AI, Prestes ACL, Álvaro NV, Resendes R, Raul RM, Moreu I (2020d) Marine algal (seaweed) flora of Terceira island, Azores. Biodivers Data J 8:e57462.

Neto AI, Prestes ACL, Azevedo JM, Resendes R, Álvaro NV, Raul RM, Moreu I (2020e) Marine algal flora of Formigas islets, Azores. Biodivers Data J 8:e57510.

Neto AI, Prestes ACL, Resendes R, Neto RMA, Moreu I (2020f) Marine algal (seaweed)

- flora of São Jorge island, Azores. Sampling event dataset <https://doi.org/10.15468/93phf6> accessed via GBIF.org on 29 March 2021.
- Ní Chualáin F, Maggs CA, Saunders GW, Guiry MD (2004a) The invasive genus *Asparagopsis* (Bonnemaisoniaceae, Rhodophyta): Molecular systematics, morphology, and ecophysiology of *Falkenbergia* isolates. *J Phycol* 40:1112–1126.
- Norderhaug KM, Christie HC (2009) Sea urchin grazing and kelp re-vegetation in the NE Atlantic. *Mar Biol Res* 5:6:515–528.
- Norton T (1977) The growth and development of *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. *J Exp Mar Bio Ecol* 26:41–53.
- Norton TA (1976) Why is *Sargassum muticum* so invasive? *Br J Phycol* 11:197–198.
- Nyberg CD, Wallentinus I (2005) Can species traits be used to predict marine macroalgal introductions? *Biol Invasions* 7:265–279.
- O'Connor MI (2009) Warming strengthens an herbivore-plant interaction. *Ecology* 90:388–398.
- Ocaña Ó, Afonso-Carrillo J, Ballesteros E (2016) Massive proliferation of a Dictyotalean species (Phacophycaceae, Ochriophyta) through the strait of Gibraltar. *Rev la Acad Canar Ciencias* 28:165–169.
- Occhipinti-Ambrogi A, Savini D (2003) Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems. *Mar Pollut Bull* 46:542–551.
- Orfanidis S (1991) Temperature responses and distribution of macroalgae belonging to the warm-temperate Mediterranean-Atlantic distribution group. *Bot Mar* 34:541–552.
- Oza R (1989) Growth of red alga *Falkenbergia rufolanosa* (Harvey) Schmitz in response to temperature, irradiance and photoperiod. *Indian J Geo-Marine Sci* 18:210–211.
- Pacheco JM, Ferreira T, Queiroz G, Wallenstein N, Coutinho R, Cruz JV, Pimentel A, Silva R, Gaspar JL, Goulart C, Jorge S (2013) Notas sobre a geologia do arquipélago dos Açores. *Geol Port Vol 2* 2:596–690.
- Pacios I, Guerra-García JM, Baeza-Rojano E, Cabezas MP (2011) The non-native seaweed *Asparagopsis armata* supports a diverse crustacean assemblage. *Mar Environ Res* 71:275–282.
- Padilla-Gamiño JL, Carpenter RC (2007) Seasonal acclimatization of *Asparagopsis*

- taxiformis* (Rhodophyta) from different biogeographic regions. *Limnol Oceanogr* 52:833–842.
- Parente MI, Gabriel D, Micael J, Botelho AZ, Ballesteros E, Milla D, dos Santos R, Costa AC (2018) First report of the invasive macroalga *Acrothamnion preissii* (Rhodophyta, Ceramiales) in the Atlantic Ocean. *Bot Mar* 61:85–90.
- Parker IM, Lonsdale WM, Goodell K, Wonham M, Kareiva PM, Williamson MH, Holle B Von, Moyle PB, Byers JE, Goldwasser L (1999) Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biol Invasions* 1:3–19.
- Parker JD, Hay ME (2005) Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants. *Ecol Lett* 8:959–967.
- Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 37:637–669.
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37–42.
- Patarra RF, Lloveras A, Carreiro A, Abreu M, Buschmann A, Neto AI (2019) Short term effects of irradiance on the growth of *Pterocladia capillacea* (Gelidiales, Rhodophyta). *Arquipélago - Life Mar Sci* 36:85–94.
- Paul NA, Cole L, De Nys R, Steinberg PD (2006a) Ultrastructure of the gland cells of the red alga *Asparagopsis armata* (Bonnemaisoniaceae). *J Phycol* 42:637–645.
- Paul NA, De Nys R, Steinberg PD (2006b) Seaweed-herbivore interactions at a small scale: direct tests of feeding deterrence by filamentous algae. *Mar Ecol Prog Ser* 323:1–9.
- Pavia H, Toth GB (2000) Inducible chemical resistance to herbivory in the brown seaweed *Ascophyllum nodosum*. *Ecology* 81:3212–3225.
- Pearman PB, Guisan A, Broennimann O, Randin CF (2008) Niche dynamics in space and time. *Trends Ecol Evol* 23:149–158.
- Pedersen MF, Stæhr PA, Wernberg T, Thomsen MS (2005) Biomass dynamics of exotic *Sargassum muticum* and native *Halidrys siliquosa* in Limfjorden, Denmark - Implications of species replacements on turnover rates. *Aquat Bot* 83:31–47.
- Pérez-Cirera JL, Cremades J, Bárbara I (1989) *Grateloupia lanceola* (Cryptonemiales, Rhodophyta) en las costas de la Península Ibérica: estudio morfológico y

- anatómico. *Lazaroa* 11:123–134.
- Perez R, Kaas R, Barbaroux O (1984) Culture expérimentale de l'algue *Undaria pinnatifida* sur les côtes de France. *Sci Pêche* 343:3–15.
- Perry AL, Low PJ, Ellis JR, Reynolds JD (2005) Ecology: climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* 308:1912–1915.
- Petit J, Prudent G (2008) Climate change and biodiversity in the european union overseas. Brussels.
- Pfundel E (2007) Chlorophyll fluorometer: operator's guide. Heinz Walz GmbH:1–62.
- Phillips JA, Price IR (2002) How different is Mediterranean *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales: Chlorophyta) to other populations of the species? *Mar Ecol Prog Ser* 238:61–71.
- Piazzi L, Ceccherelli G, Cinelli F (2001) Threat to macroalgal diversity: effects of the introduced green alga *Caulerpa racemosa* in the Mediterranean. *Mar Ecol Prog Ser* 210:149–159.
- Piazzi L, Meinesz A, Verlaque M, Akçali B, Antolić B, Argyrou M, Balata D, Ballesteros E, Calvo S, Cinelli F, Cirik S, Cossu A, D'Archino R, Djellouli AS, Javel F, Lanfranco E, Mifsud C, Pala D, Panayotidis P, Peirano A, Pergent G, Petrocelli A, Ruitton S, Žuljević A, Ceccherelli G (2005) Invasion of *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean sea: an assessment of the spread. *Cryptogam Algal* 26:189–202.
- Piñeiro-Corbeira C, Barreiro R, Cremades J (2016) Decadal changes in the distribution of common intertidal seaweeds in Galicia (NW Iberia). *Mar Environ Res* 113:106–115.
- Pinteus S, Lemos MFL, Alves C, Neugebauer A, Silva J, Thomas OP, Botana LM, Gaspar H, Pedrosa R (2018) Marine invasive macroalgae: turning a real threat into a major opportunity - the biotechnological potential of *Sargassum muticum* and *Asparagopsis armata*. *Algal Res* 34:217–234.
- Pörtner HO, Karl DM, Boyd PW, Cheung WWL, Lluich-Cota SE, Nojiri Y, Schmidt DN, Zavialov PO (2014) Ocean systems. In: *Climate change 2014 impacts, adaptation and vulnerability: part a: global and sectoral aspects contribution of working group ii to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Field CB, Barros VR, Dokken DJ, Mach KJ, Mastrandrea MD, Bilir TE, Chatterjee M,

- Ebi KL, Estrada YO, Genova RC, Girma B, Kissel ES, Levy AN, MacCracken S, Mastrandrea PR, White LL (eds) Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, p 411–484.
- Putman NF, He R (2013) Tracking the long-distance dispersal of marine organisms: sensitivity to ocean model resolution. *J R Soc Interface* 10.
- Raffo MP, Eyras MC, Iribarne OO (2009) The invasion of *Undaria pinnatifida* to a *Macrocystis pyrifera* kelp in patagonia (Argentina, south-west Atlantic). *J Mar Biol Assoc United Kingdom* 89:1571–1580.
- Range P, Chapman MG, Underwood AJ (2008) Field experiments with ‘cageless’ methods to manipulate grazing gastropods on intertidal rocky shores. *J Exp Mar Bio Ecol* 365:23–30.
- Reed DC, Laur DR, Ebeling AW (1988) Variation in algal dispersal and recruitment : the importance of episodic Events. 58:321–335.
- Reise K, Gollasch S, Wolff WJ (1999) Introduced marine species of the North Sea coasts. *Helgolander Meeresuntersuchungen* 52:219–234.
- Reynolds RW, Banzon VF, NOAA CDR Program (2008) NOAA Optimum interpolation 1/4 degree daily sea surface temperature (OISST) Analysis, Version 2.1. NOAA National Centers for Environmental Information. doi:10.7289/V5SQ8XB5, acedido a 05/01/2021.
- Ribera M, Boudouresque C (1995) Introduced marine plants, with special reference to macroalgae: mechanisms and impact. In: *Progress in phycological research*. Round FE, Chapman DJ (eds) Biopress, Bristol, p 187–268.
- Ricciardi A, Atkinson SK (2004) Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. *Ecol Lett* 7:781–784.
- Richardson DM, Daehler CC, Leishman MR, Pauchard A, Pyšek P (2010) Plant invasions: theoretical and practical challenges. *Biol Invasions* 12:3907–3911.
- Richardson DM, Pyšek P, Carlton JT (2011) A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. In: *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton*. Richardson DM (ed) Wiley-Blackwell, West Sussex, UK, p 409–420.
- Richardson DM, Pyšek P, Rejmánek M, Barbour MG, Dane Panetta F, West CJ (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers Distrib*

6:93–107.

- Riera R, Sangil C, Sansón M (2015) Long-term herbarium data reveal the decline of a temperate-water algae at its southern range. *Estuar Coast Shelf Sci* 165:159–165.
- Rilov G, Crooks JA (2009) *Biological invasion in marine ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Rosas-Alquicira EF, Riosmena-Rodríguez R, Neto AI (2011) Segregating characters used within *Amphiroa* (Corallinales, Rhodophyta) and taxonomic reevaluation of the genus in the Azores. *J Appl Phycol* 23:475–488.
- Rosenqvist E, van Kooten O (2003) Chlorophyll fluorescence: a general description and nomenclature. In: *Practical applications of chlorophyll fluorescence in plant biology*. DeEll JR, Toivonen PMA (eds) Springer US, Boston, MA, p 31–77.
- Rossi F, Incera M, Callier M, Olabarria C (2011) Effects of detrital non-native and native macroalgae on the nitrogen and carbon cycling in intertidal sediments. *Mar Biol* 158:2705–2715.
- Rubal M, Costa-Garcia R, Besteiro C, Sousa-Pinto I, Veiga P (2018) Mollusc diversity associated with the non-indigenous macroalga *Asparagopsis armata* Harvey, 1855 along the Atlantic coast of the Iberian Peninsula. *Mar Environ Res* 136:1–7.
- Rueness J (1989) *Sargassum muticum* and other introduced japanese macroalgae: Biological pollution of European coasts. *Mar Pollut Bull* 20:173–176.
- Ruitton S, Francour P, Boudouresque CF (2000) Relationships between algae, benthic herbivorous invertebrates and fishes in rocky sublittoral communities of a temperate sea (Mediterranean). *Estuar Coast Shelf Sci* 50:217–230.
- Ruitton S, Verlaque M, Aubin G, Boudouresque CF (2006) Grazing on *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean sea by herbivorous fishes and sea urchins. *Vie Milieu* 56:33–41.
- Ruiz GM, Carlton JT (2003) *Invasive species: vectors and management strategies*. Island Press, Washington, DC.
- Ruiz GM, Carlton JT, Grosholz ED, Hines AH (1997) Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *Am Zool* 37:621–632.
- Ruiz GM, Fofonoff PW, Carlton JT, Wonham MJ, Hines AH (2000) Invasion of coastal

- marine communities in North America: Apparent patterns, processes, and biases. *Annu Rev Ecol Syst* 31:481–531.
- Rull Lluch J, Garreta AG, Barceló MC, Ribera MA (1994) Mapas de distribución de algas marinas de la Península Ibérica e Islas Baleares: VII. *Cystoseira* C. Agardh (Grupo C. *baccata*) y *Sargassum* C. Agardh (*S. muticum* y *S. vulgare*). *Bot Complut* 19:131–138.
- Sala E (1997) The role of fishes in the organization of a Mediterranean sublittoral community. II: epifaunal communities. *J Exp Mar Bio Ecol* 212:45–60.
- Sala E, Boudouresque CF (1997) The role of fishes in the organization of a Mediterranean sublittoral community. I: Algal communities. *J Exp Mar Bio Ecol* 212:25–44.
- Sala E, Boudouresque CF, Harmelin-Vivien M (1998) Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: Evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos* 82:425–439.
- Salomidi M, Katsanevakis S, Borja A, Braeckman U, Damalas D, Galparsoro I, Mifsud R, Mirto S, Pascual M, Pipitone C, Rabaut M, Todorova V, Vassilopoulou V, Vega Fernandez T (2012) Assessment of goods and services, vulnerability, and conservation status of European seabed biotopes: a stepping stone towards ecosystem-based marine spatial management. *Mediterr Mar Sci* 13:49–88.
- Salvucci ME, Crafts-Brandner SJ (2004) Relationship between the heat tolerance of photosynthesis and the thermal stability of rubisco activase in plants from contrasting thermal environments. *Plant Physiol* 134:1460–1470.
- Sanderson JC (1997) Survey of *Undaria pinnatifida* in Tasmanian coastal waters, January–February 1997. Internal report to Tasmanian Department of Marine Resources.
- Sangil C, Martins GM, Hernández JC, Alves F, Neto AI, Ribeiro C, León-Cisneros K, Canning-Clode J, Rosas-Alquicira E, Mendoza JC, Tittley I, Wallenstein FM, Couto RP, Kaufmann M (2018) Shallow subtidal macroalgae in the North-eastern Atlantic archipelagos (Macaronesian region): a spatial approach to community structure. *Eur J Phycol* 53:83–98.
- Santini-Bellan D, Arnaud PMM, Bellan G, Verlaque M (1996) The influence of the introduced tropical alga *Caulerpa taxifolia*, on the biodiversity of the Mediterranean marine biota. *J Mar Biol Assoc United Kingdom* 76:235–237.

- Santos R, Hawkins S, Monteiro LR, Alves M, Isidro EJ (1995) Marine research, resources and conservation in the Azores. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 5:311–354.
- Santos R, Porteiro F, Barreiros J (1997) Marine fishes of the Azores : annotated checklist and bibliography : a catalogue of the Azorean marine ichthyodiversity. Martins HR (ed). Universidade dos Açores, Ponta Delgada.
- Sauvageau MC (1925) Sur la naturalisation en France d'une Floridée australasienne de l'iode (*Asparagopsis armata* Harv.) et sur ses ioduques. *C R Hebd Seances Acad Sci* 180:1987–1891.
- Sax DF, Stachowicz JJ, Brown JH, Bruno JF, Dawson MN, Gaines SD, Grosberg RK, Hastings A, Holt RD, Mayfield MM, O'Connor MI, Rice WR (2007) Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends Ecol Evol* 22:465–471.
- Sbrocco EJ, Barber PH (2013) MARSPEC: ocean climate layers for marine spatial ecology. *Ecology* 94:979.
- Scagel RF (1956) Introduction of a Japanese alga *Sargassum muticum* into the northeast Pacific. *Fish Res Pap Washingt Dep Fish* 1:49–59.
- Schaffelke B, Hewitt CL (2007) Impacts of introduced seaweeds. *Bot Mar* 50:397–417.
- Schiel DR, Foster MS (2015) The biology and ecology of giant kelp forests. University of California Press.
- Schiel DR, Steinbeck JR, Foster MS (2004) Ten years of induced ocean warming causes comprehensive. *Ecology* 85:1833–1839.
- Schmidt AL, Scheibling RE (2006) A comparison of epifauna and epiphytes on native kelps (*Laminaria* species) and an invasive alga (*Codium fragile* ssp. *tomentosoides*) in Nova Scotia, Canada. *Bot Mar* 49:315–330.
- Schmidt OC (1929) Beiträge zur kenntnis der meeres algen der Azores II. *Hedwigia* 69.
- Schreider MJ, Glasby TM, Underwood AJ (2003) Effects of height on the shore and complexity of habitat on abundances of amphipods on rocky shores in New South Wales, Australia. *J Exp Mar Bio Ecol* 293:57–71.
- Seebens H, Gastner MT, Blasius B (2013) The risk of marine bioinvasion caused by global shipping. *Ecol Lett* 16:782–790.
- Seubert M (1844) *Flora azorica*. Adolphum Marcurum, Bonna.
- Shea K, Chesson P (2002) Community ecology theory as a framework for biological

- invasions. *Trends Ecol Evol* 17:170–176.
- Sher AA, Hyatt LA (1999) The disturbed resource-flux invasion matrix: a new framework for patterns of plant invasion. *Biol Invasions* 1:107–114.
- Sibrant ALR, Hildenbrand A, Marques FO, Weiss B, Boulesteix T, Hübscher C, Lüdmann T, Costa ACG, Catalão JC (2015) Morpho-structural evolution of a volcanic island developed inside an active oceanic rift: S. Miguel island (Terceira Rift, Azores). *J Volcanol Geotherm Res* 301:90–106.
- Silva PC, Woodfield RA, Cohen AN, Harris LH, Goddard JHR (2002) First report of the Asian kelp *Undaria pinnatifida* in the northeastern Pacific Ocean. *Biol Invasions* 4:333–338.
- Simberloff D, Von Holle B (1999) Positive interactions of nonindigenous species. *Biol Invasions* 1:21–32.
- Sinner J, Forrest B, Taylor M (2000) A strategy for managing the Asian kelp *Undaria*: final report. Cawthron Report No. 578, New Zealand.
- Smale DA, Vance T (2015) Climate-driven shifts in species' distributions may exacerbate the impacts of storm disturbances on North-east Atlantic kelp forests. *Mar Freshw Res* 67:65–74.
- Soler-Hurtado MM, Guerra-García JM (2011) Study of the crustacean community associated to the invasive seaweed *Asparagopsis armata* Harvey, 1855 along the coast of the Iberian Peninsula. *Zoológica baetica* 22:33–49.
- Srivastava A, Guissé B, Greppin H, Strasser RJ (1997) Regulation of antenna structure and electron transport in Photosystem II of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OKJIP. *Biochim Biophys Acta - Bioenerg* 1320:95–106.
- Stachowicz JJ, Fried H, Osman RW, Whitlatch RB (2002a) Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology* 83:2575–2590.
- Stachowicz JJ, Terwin JR, Whitlatch RB, Osman RW (2002b) Linking climate change and biological invasions: ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99:15497–15500.
- Stachowicz JJ, Whitlatch RB, Osman RW (1999) Species diversity and invasion resistance

- in a marine ecosystem. *Science* 286:1577–1579.
- Stæhr PA, Pedersen MF, Thomsen MS, Wernberg T, Krause-Jensen D (2000) Invasion of *Sargassum muticum* in Limfjorden (Denmark) and its possible impact on the indigenous macroalgal community. *Mar Ecol Prog Ser* 207:79–88.
- Steinberg PD, De Nys R, Kjelleberg S (1998) Chemical inhibition of epibiota by Australian seaweeds. *Biofouling* 12:227–244.
- Steneck RS, Dethier MN (1994) A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69:476–498.
- Steneck RS, Graham MH, Bourque BJ, Corbett D, Erlandson JM, Estes JA, Tegner MJ (2002) Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environ Conserv* 29:436–459.
- Streftaris N, Zenetos A (2006) Alien marine species in the Mediterranean - the 100 ‘worst invasives’ and their impact. *Mediterr Mar Sci* 7:87–118.
- Strong JA, Dring MJ, Maggs CA (2006) Colonisation and modification of soft substratum habitats by the invasive macroalga *Sargassum muticum*. *Mar Ecol Prog Ser* 321:87–97.
- Suárez-Jiménez R, Hepburn CD, Hyndes GA, McLeod RJ, Taylor RB, Hurd CL (2017) The invasive kelp *Undaria pinnatifida* hosts an epifaunal assemblage similar to native seaweeds with comparable morphologies. *Mar Ecol Prog Ser* 582:45–55.
- Sylvester F, Kalaci O, Leung B, Lacoursière-Roussel A, Murray CC, Choi FM, Bravo MA, Therriault TW, Macisaac HJ (2011) Hull fouling as an invasion vector: Can simple models explain a complex problem? *J Appl Ecol* 48:415–423.
- Tait LW, Hawes I, Schiel DR (2017) Integration of chlorophyll a fluorescence and photorespirometry techniques to understand production dynamics in macroalgal communities. *J Phycol* 53:476–485.
- Tait LW, Schiel DR (2013) Impacts of temperature on primary productivity and respiration in naturally structured macroalgal assemblages. *PLoS One* 8:1–10.
- Theoharides KA, Dukes JS (2007) Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytol* 176:256–273.
- Thomsen MS (2010) Experimental evidence for positive effects of invasive seaweed on

- native invertebrates via habitat-formation in a seagrass bed. *Aquat Invasions* 5:341–346.
- Tittley I, Neto AI (1994) Expedition Azores 1989: benthic marine algae (seaweeds) recorded from Faial and Pico. *Arch Life Mar Sci* 12:1–13.
- Tittley I, Neto AI (2005) The marine algal (seaweed) flora of the Azores: additions and amendments. *Bot Mar* 48:248–255.
- Tittley I, Neto AI, Parente MI (2009) The marine algal (seaweed) flora of the Azores: additions and amendments 3. *Bot Mar* 52:7–14.
- Torres AC, Veiga P, Rubal M, Sousa-Pinto I (2015) The role of annual macroalgal morphology in driving its epifaunal assemblages. *J Exp Mar Bio Ecol* 464:96–106.
- Trowbridge CD (1998) Ecology of the green macroalga *Codium fragile* (Suringar) Hariot 1889; invasive and non-invasive subspecies. In: *Oceanography And Marine Biology: An Annual Review : Volume 36*. Ansell A, Gibson RN, Barnes M (eds) Taylor & Francis Ltd, London, p 468.
- Turingan RG, Wainwright PC (1993) Morphological and functional bases of durophagy in the queen triggerfish, *Balistes vetula* (Pisces, Tetraodontiformes). *J Morphol* 215:101–118.
- Tuya F, Haroun RJ (2006) Spatial patterns and response to wave exposure of shallow water algal assemblages across the Canarian Archipelago: a multi-scaled approach. *Mar Ecol Prog Ser* 311:15–28.
- Underwood AJ (1996) *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Underwood AJ, Denley EJ (1984) Paradigms, explanations, and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores. In: *Ecological communities*. Strong DR, Simberloff D, Abele LG, Thistle AB (eds) Princeton University Press, Princeton, p 151–180.
- Valdazo J, Viera-Rodríguez MA, Espino F, Haroun R, Tuya F (2017) Massive decline of *Cystoseira abies-marina* forests in Gran Canaria island (Canary islands, eastern Atlantic). *Sci Mar* 81:499.
- Vaz-Pinto F (2012) Invasive marine macroalgae – understanding community invasibility, invasion process, and their ecological role in the ecosystem functioning.

Universidade do Porto.

- Vaz-Pinto F, Rodil IF, Mineur F, Olabarria C, Arenas F (2014a) Understanding biological invasions by seaweeds. *Mar Algae Biodiversity, Taxon Environ Assessment, Biotechnol*:140–177.
- Vaz-Pinto F, Torrontegi O, Prestes ACL, Álvaro NV, Neto AI, Martins GMM (2014b) Invasion success and development of benthic assemblages: effect of timing, duration of submersion and substrate type. *Mar Environ Res* 94:72–79.
- Vázquez E, Young CM (2000) Effects of low salinity on metamorphosis in estuarine colonial ascidians. *Invertebr Biol* 119:433–444.
- Veiga P, Sousa-Pinto I, Rubal M (2016) Meiofaunal assemblages associated with native and non-indigenous macroalgae. *Cont Shelf Res* 123:1–8.
- Veiga P, Torres AC, Rubal M, Troncoso J, Sousa-Pinto I (2014) The invasive kelp *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Ochrophyta) along the north coast of Portugal: distribution model versus field observations. *Mar Pollut Bull* 84:363–365.
- Vergés A, Alcoverro T, Ballesteros E (2009) Role of fish herbivory in structuring the vertical distribution of canopy algae *Cystoseira* spp. in the Mediterranean sea. *Mar Ecol Prog Ser* 375:1–11.
- Verlaque M (1987) Contribution à l'étude du phytobenthos d'un écosystème photophile thermophile marin en Méditerranée occidentale. Etude structurale et dynamique du phytobenthos et analyses des relations Faune–Flore. PhD Thesis Université d'AixMarseille II, Marseille.
- Verlaque M (1990) Relations entre *Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758)(Téléostéen, Sparidae), les autres poissons brouteurs et le phytobenthos algal méditerranéen. *Oceanol acta* 13:373–388.
- Verlaque M, Afonso-Carrillo J, Candelaria Gil-Rodríguez M, Durand C, Boudouresque CF, Le Parco Y (2004) Blitzkrieg in a marine invasion: *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Bryopsidales, Chlorophyta) reaches the Canary Islands (north-east Atlantic). *Biol Invasions* 6:269–281.
- Verlaque M, Boudouresque CF, Meinesz A, Gravez V (2000) The *Caulerpa racemosa* complex (Caulerpales, Ulvophyceae) in the Mediterranean Sea. *Bot Mar* 43:49–68.
- Vermeij GJ (1991) When biotas meet: Understanding biotic interchange. *Science*

253:1099–1104.

- Viejo RM (1999) Mobile epifauna inhabiting the invasive *Sargassum muticum* and two local seaweeds in northern Spain. *Aquat Bot* 64:131–149.
- Villele X, Verlaque M (1995) Changes and Degradation in a *Posidonia oceanica* bed invaded by the introduced tropical alga *Caulerpa taxifolia* in the north western Mediterranean. *Bot Mar* 38:79–88.
- Vitousek P (1990) Biological invasions and ecosystem processes : towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57:7–13.
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R (1996) Biological invasions as global environmental changes. *Am Sci* 84:468–478.
- Vitule J (2009) Introdução de peixes em ecossistemas continentais brasileiros: revisão, comentários e sugestões de ações contra o inimigo quase invisível. *Neotrop Biol Conserv* 4:111–122.
- Voerman SE, Llera E, Rico JM (2013) Climate driven changes in subtidal kelp forest communities in NW Spain. *Mar Environ Res* 90:119–127.
- Wahl M, Hay ME (1995) Associational resistance and shared doom: effects of epibiosis on herbivory. *Oecologia* 102:329–340.
- Wallenstein FM, Neto A, Álvaro NV, Tittley I, Azevedo J (2009a) Guia para definição de biótopos costeiros em Ilhas Oceânicas. [Coastal Biotope Definition Manual for Oceanic Islands]. Secretaria Regional do Ambiente e do Mar, Ponta Delgada.
- Wallenstein FM, Neto AI, Álvaro NV, Tittley I (2008) Subtidal rocky shore communities of the Azores: developing a biotope survey method. *J Coast Res* 24:244–249.
- Wallenstein FM, Terra MR, Pombo J, Neto AI (2009b) Macroalgal turfs in the Azores. *Mar Ecol* 30:113–117.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395.
- Walther GR, Roques A, Hulme PE, Sykes MT, Pyšek P, Kühn I, Zobel M, Bacher S, Botta-Dukát Z, Bugmann H, Czúcz B, Dauber J, Hickler T, Jarošík V, Kenis M, Klotz S, Minchin D, Moora M, Nentwig W, Ott J, Panov VE, Reineking B, Robinet C, Semchenko V, Solarz W, Thuiller W, Vilà M, Vohland K, Settele J (2009) Alien

- species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol Evol* 24:686–693.
- Web of Science (2020) <https://apps.webofknowledge.com/>, acedido a 07/12/2020.
- Weiher E, Keddy PA (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74:159.
- Wernberg T, Russell BD, Thomsen MS, Gurgel CFD, Bradshaw CJA, Poloczanska ES, Connell SD (2011) Seaweed communities in retreat from ocean warming. *Curr Biol* 21:1828–1832.
- Wernberg T, Thomsen MS, Tuya F, Kendrick GA, Staehr PA, Toohey BD (2010) Decreasing resilience of kelp beds along a latitudinal temperature gradient: Potential implications for a warmer future. *Ecol Lett* 13:685–694.
- Wessels H, Hagen W, Molis M, Wiencke C, Karsten U (2006) Intra- and interspecific differences in palatability of Arctic macroalgae from Kongsfjorden (Spitsbergen) for two benthic sympatric invertebrates. *J Exp Mar Bio Ecol* 329:20–33.
- Whittaker RJ, Fernández-Palacios JM (2007) *Island Bio-geography. Ecology, evolution and conservation*, 2nd ed. Oxford University Press, Oxford.
- Widdicombe S, Spicer JI (2008) Predicting the impact of ocean acidification on benthic biodiversity: What can animal physiology tell us? *J Exp Mar Bio Ecol* 366:187–197.
- Wikström SA, Kautsky L (2004) Invasion of a habitat-forming seaweed: effects on associated biota. *Biol Invasions* 6:141–150.
- Williams F, Eschen R, Harris A, Djeddour D, Pratt C, Shaw R, Varia S, Lamontagne-Godwin J, Thomas S, Murphy S (2010) The economic cost of invasive non-native species on Great Britain.
- Williams SL, Davidson IC, Pasari JR, Ashton G V., Carlton JT, Crafton RE, Fontana RE, Grosholz ED, Miller AW, Ruiz GM, Zabin CJ (2013) Managing multiple vectors for marine invasions in an increasingly connected world. *Bioscience* 63:952–966.
- Williams SL, Smith JE (2007) A global review of the distribution, taxonomy, and impacts of introduced seaweeds. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 38:327–359.
- Williamson M (1996) *Biological invasions*. Springer Netherlands.
- Williamson M (2006) Explaining and predicting the success of invading species at different stages of invasion. *Biol Invasions* 8:1561–1568.
- Williamson MH, Fitter A (1996) The characters of successful invaders. *Biol Conserv*

78:163–170.

Williams GA, Seed R (1992) Interactions between macrofaunal epiphytes and their host algae. In: *Plant-animal interactions in the marine benthos. The Systematics Association Special Volume N°46*. John DM, Hawkins SJ PJ (ed) Clarendon Press, Oxford, p 189–211.

Wonham MJ, Walton WC, Ruiz GM, Frese AM, Galil BS (2001) Going to the source: role of the invasion pathway in determining potential invaders. *Mar Ecol Prog Ser* 215:1–12.

Woolard FX, Moore RE, Roller PP (1979) Halogenated acetic and acrylic acids from the red alga *Asparagopsis taxiformis*. *Phytochemistry* 18:617–620.

Wootton JT, Pfister CA, Forester JD (2008) Dynamic patterns and ecological impacts of declining ocean pH in a high-resolution multi-year dataset. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105:18848–18853.

Wotton DM, O'Brien C, Stuart MD, Fergus DJ (2004) Eradication success down under: heat treatment of a sunken trawler to kill the invasive seaweed *Undaria pinnatifida*. *Mar Pollut Bull* 49:844–849.

Yendo K (1907) The Fucaceae of Japan. *J Coll Sci Tokyo Imp Univ* 21, Articl:1–174.

Yoneshigue Y (1985) Taxonomie et ecologie des algues marines dans la region de Cabo Frio (Rio de Janeiro, Brasil). *Universite d'Aix-Marseille II*.

Zanolla M, Altamirano M, Carmona R, De La Rosa J, Sherwood A, Andreakis N (2015) Photosynthetic plasticity of the genus *Asparagopsis* (Bonnemaisoniales, Rhodophyta) in response to temperature: implications for invasiveness. *Biol Invasions* 17:1341–1353.

Zanolla M, Carmona R, Altamirano M (2017) Reproductive ecology of an invasive lineage 2 population of *Asparagopsis taxiformis* (Bonnemaisoniales, Rhodophyta) in the Alboran Sea (western Mediterranean Sea). *Bot Mar* 60:627–638.

Zbyszewski G, Almeida F, Ferreira O (1958) Carta geológica de Portugal. Notícia explicativa da folha 'B' da Ilha de S. Miguel (Açores). *Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa.

Zbyszewski G, Ferreira O, Assunção C (1959) Carta geológica de Portugal. Notícia explicativa da folha 'A' da Ilha de S. Miguel (Açores). *Serviços Geológicos de*

Portugal, Lisboa.

Zou D, Gao K (2014) The photosynthetic and respiratory responses to temperature and nitrogen supply in the marine green macroalga *Ulva conglobata* (Chlorophyta). *Phycologia* 53:86–94.

## ANEXOS

Anexo 1: Lista de taxa identificados ao longo do período de 16 meses de amostragem, em Caloura, Lagoa e São Roque às profundidades de 4-6 e 12-14 metros.

### Filo Classe Ordem Família Taxa

---

Rhodophyta

Florideophyceae

Ahnfeltiales

Ahnfeltiaceae

*Ahnfeltia plicata* (Hudson) E.M.Fries

Bonnemaisoniales

Bonnemaisoniaceae

*Asparagopsis armata* Harvey

*Asparagopsis* sp.

*Asparagopsis taxiformis* (Delile) Trevisan

*Falkenbergia* sp.

Ceramiales

Callithamniaceae

*Aglaothamnion bipinnatum* (P.Crouan & H.Crouan) Feldmann & G.Feldmann

*Aglaothamnion pseudobyssoides* (P.Crouan & H.Crouan) Halos

*Aglaothamnion* sp.1

*Aglaothamnion* sp.2

*Aglaothamnion tenuissimum* (Bonnemaison) Feldmann-Mazoyer

*Aglaothamnion tripinnatum* (C.Agardh) Feldmann-Mazoyer

*Callithamnion corymbosum* (Smith) Lyngbye

*Callithamnion tetragonum* (Withering) S.F.Gray

*Crouania attenuata* (C.Agardh) J.Agardh

*Gaillona gallica* (Nägeli) Athanasiadis

*Gaillona hookeri* (Dillwyn) Athanasiadis

*Gymnothamnion elegans* (Schousboe ex C.Agardh) J.Agardh

Ceramiaceae

*Antithamnionella* sp.

*Centroceras clavulatum* (C.Agardh) Montagne

*Ceramium gaditanum* (Clemente) Cremades

*Ceramium virgatum* Roth

*Gayliella flaccida* (Harvey ex Kützing) T.O.Cho & L.J.McIvor

*Pterothamnion crispum* (Ducluzeau) Nägeli

*Pterothamnion plumula* (J.Ellis) Nägeli

Dasyaceae

*Dasya corymbifera* J.Agardh

*Dasya crouaniana* J.Agardh

*Dasya hutchinsiae* Harvey

---

Anexo 1 (continuação): Lista de taxa identificados ao longo do período de 16 meses de amostragem, em Caloura, Lagoa e São Roque às profundidades de 4-6 e 12-14 metros.

**Filo Classe Ordem Família Taxa**

---

*Dasya ocellata* (Grateloup) Harvey

*Dasya rigidula* (Kützing) Ardissonne

*Dasya* sp.

Delesseriaceae

*Acrosorium ciliolatum* (Harvey) Kylin

*Cryptopleura ramosa* (Hudson) L.Newton

*Haraldia lenormandii* (Derbès & Solier) Feldmann

*Heterosiphonia crispella* (C.Agardh) M.J.Wynne

*Hypoglossum hypoglossoides* (Stackhouse) Collins & Hervey

*Myriogramme minuta* Kylin

*Nitophyllum punctatum* (Stackhouse) Greville

Rhodomelaceae

*Aphanocladia stichidiosa* (Funk) Ardré

*Carradoriella denudata* (Dillwyn) Savoie & G.W.Saunders

*Chondria capillaris* (Hudson) M.J.Wynne

*Chondria coerulescens* (J.Agardh) Sauvageau

*Chondria dasyphylla* (Woodward) C.Agardh

*Herposiphonia secunda* (C.Agardh) Ambronn

*Laurencia obtusa* (Hudson) J.V.Lamouroux

*Lophocladia trichocladus* (C.Agardh) F.Schmitz

*Lophosiphonia obscura* (C.Agardh) Falkenberg

*Melanothamnus harveyi* (Bailey) Díaz-Tapia & Maggs

*Melanothamnus sphaerocarpus* (Børgesen) Díaz-Tapia & Maggs

*Osmundea pinnatifida* (Hudson) Stackhouse

*Polysiphonia atlantica* Kapraun & J.N.Norris

*Polysiphonia breviarticulata* (C.Agardh) Zanardini

*Polysiphonia opaca* (C.Agardh) Moris & De Notaris

*Polysiphonia scopulorum* Harvey

*Polysiphonia sertularioides* (Grateloup) J.Agardh

*Polysiphonia* sp.

*Polysiphonia stricta* (Mertens ex Dillwyn) Greville

*Pterosiphonia* sp.

*Symphyocladia marchantioides* (Harvey) Falkenberg

*Vertebrata foetidissima* (Cocks ex Bornet) Díaz-Tapia & Maggs

*Vertebrata furcellata* (C.Agardh) Kuntze

*Vertebrata hypnoides* (Welwitsch) Kuntze

*Xiphosiphonia pennata* (C.Agardh) Savoie & G.W.Saunders

Sarcomeniaceae

*Cottoniella filamentosa* (M.Howe) Børgesen

*Platysiphonia delicata* (Clemente) Cremades

Wrangeliaceae

*Anotrichium barbatum* (C.Agardh) Nägeli

---

Anexo 1 (continuação): Lista de taxa identificados ao longo do período de 16 meses de amostragem, em Caloura, Lagoa e São Roque às profundidades de 4-6 e 12-14 metros.

**Filo Classe Ordem Família Taxa**

---

	<i>Anotrichium furcellatum</i> (J.Agardh) Baldock
	<i>Anotrichium</i> sp.
	<i>Anotrichium tenue</i> (C.Agardh) Nägeli
	<i>Bornetia secundiflora</i> (J.Agardh) Thuret
	<i>Compsothamnion decompositum</i> (J.Agardh) Maggs & L'Hardy-Halos
	<i>Compsothamnion</i> sp.
	<i>Diplothamnion jolyi</i> C.Hoek
	<i>Griffithsia</i> sp.
	<i>Halurus equisetifolius</i> (Lightfoot) Kützing
	<i>Halurus flosculosus</i> (J.Ellis) Maggs & Hommersand
	<i>Lejolisia mediterranea</i> Bornet
	<i>Pleonosporium borneri</i> (Smith) Nägeli
	<i>Ptilothamnion pluma</i> (Dillwyn) Thuret
	<i>Spermothamnion repens</i> (Dillwyn) Magnus
	<i>Spermothamnion</i> sp.
	<i>Sphondylothamnion multifidum</i> (Hudson) Nägeli
	<i>Vickersia bacatta</i> (J.Agardh) Karsakoff
Corallinales	
	Corallinaceae
	<i>Corallina officinalis</i> Linnaeus
	<i>Ellisolandia elongata</i> (J.Ellis & Solander) K.R.Hind & G.W.Saunders
	<i>Jania capillacea</i> Harvey
	<i>Jania longifurca</i> Zanardini
	<i>Jania rubens</i> (Linnaeus) J.V.Lamouroux
	<i>Jania</i> sp.
	Lithophyllaceae
	<i>Amphiroa</i> sp.
Gelidiales	
	Gelidiaceae
	<i>Gelidium canariense</i> (Grunow) Seoane-Camba ex Haroun, Gil-Rodríguez, Díaz de Castro & Prud'homme
	<i>Gelidium microdon</i> Kützing
	<i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis
	<i>Gelidium</i> sp.
	<i>Gelidium spinosum</i> (S.G.Gmelin) P.C.Silva
	Gelidiellaceae
	<i>Gelidiella</i> sp.
	Pterocliadiaceae
	<i>Pterocliadiella capillacea</i> (S.G.Gmelin) Santelices & Hommersand
Gigartinales	
	Chondrymeniaceae
	<i>Chondrymenia</i> sp.

---

Anexo 1 (continuação): Lista de taxa identificados ao longo do período de 16 meses de amostragem, em Caloura, Lagoa e São Roque às profundidades de 4-6 e 12-14 metros.

**Filo Classe Ordem Família Taxa**

---

Cystocloniaceae

*Hypnea musciformis* (Wulfen) J.V.Lamouroux

*Hypnea spinella* (C.Agardh) Kützing

*Hypnea valentiae* (Turner) Montagne

*Rhodophyllis divaricata* (Stackhouse) Papenfuss

Gigartinaceae

*Chondracanthus acicularis* (Roth) Fredericq

*Chondracanthus teedei* (Mertens ex Roth) Kützing

Kallymeniaceae

*Kallymenia reniformis* (Turner) J.Agardh

Phylloporaceae

*Erythrodermis traillii* (Holmes ex Batters) Guiry & Garbary

*Gymnogongrus crenulatus* (Turner) J.Agardh

*Mastocarpus stellatus* (Stackhouse) Guiry

*Phyllophora gelidoides* P.Crouan & H.Crouan ex Karsakoff

Sphaerococcaceae

*Sphaerococcus coronopifolius* Stackhouse

Gracilariales

Gracilariaceae

*Gracilaria multipartita* (Clemente) Harvey

Halymeniales

Halymeniaceae

*Cryptonemia lomation* (Bertoloni) J.Agardh

Peyssonneliales

Peyssonneliaceae

*Peyssonnelia rubra* (Greville) J.Agardh

*Peyssonnelia* sp.

*Peyssonnelia squamaria* (S.G.Gmelin) Decaisne ex J.Agardh

Plocamiales

Plocamiaceae

*Plocamium cartilagineum* (Linnaeus) P.S.Dixon

Rhodymeniales

Champiaceae

*Champia parvula* (C.Agardh) Harvey

*Chylocladia* sp.

*Coelothrix irregularis* (Harvey) Børgesen

*Coelothrix* sp.

*Gastroclonium ovatum* (Hudson) Papenfuss

*Gastroclonium reflexum* (Chauvin) Kützing

Lomentariaceae

*Ceratodictyon intricatum* (C.Agardh) R.E.Norris

*Ceratodictyon* sp.

---

Anexo 1 (continuação): Lista de taxa identificados ao longo do período de 16 meses de amostragem, em Caloura, Lagoa e São Roque às profundidades de 4-6 e 12-14 metros.

**Filo Classe Ordem Família Taxa**

---

				<i>Gelidiopsis</i> sp.
			Rhodymeniaceae	
				<i>Rhodymenia holmesii</i> Ardissonne
				<i>Rhodymenia</i> sp.
	Stylonematophyceae			
	Stylonematales			
		Stylonemataceae		
				<i>Stylonema alsidii</i> (Zanardini) K.M.Drew

---

Chlorophyta				
	Ulvophyceae			
		Bryopsidales		
			Bryopsidaceae	
				<i>Bryopsis cupressina</i> J.V.Lamouroux
				<i>Bryopsis duplex</i> De Notaris
				<i>Bryopsis hypnoides</i> J.V.Lamouroux
				<i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C.Agardh
				<i>Bryopsis</i> sp.
			Codiaceae	
				<i>Codium decorticatum</i> (Woodward) M.Howe
				<i>Codium elisabethiae</i> O.C.Schmidt
			Derbesiaceae	
				<i>Derbesia tenuissima</i> (Moris & De Notaris) P.Crouan & H.Crouan
	Cladophorales			
			Anadyomenaceae	
				<i>Anadyomene stellata</i> (Wulfen) C.Agardh
				<i>Microdictyon boergesenii</i> Setchell
				<i>Microdictyon umbilicatum</i> (Vellay) Zanardini
				<i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützing
				<i>Chaetomorpha ligustica</i> (Kützing) Kützing
				<i>Chaetomorpha linum</i> (O.F.Müller) Kützing
				<i>Chaetomorpha pachynema</i> (Montagne) Kützing
				<i>Chaetomorpha</i> sp.
				<i>Cladophora albida</i> (Nees) Kützing
				<i>Cladophora coelothrix</i> Kützing
				<i>Cladophora conferta</i> P.Crouan & H.Crouan
				<i>Cladophora hutchinsiae</i> (Dillwyn) Kützing
				<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kützing
				<i>Cladophora lehmanniana</i> (Lindenberg) Kützing
				<i>Cladophora prolifera</i> (Roth) Kützing
				<i>Cladophora rupestris</i> (Linnaeus) Kützing
				<i>Cladophora sericea</i> (Hudson) Kützing
				<i>Cladophora</i> sp.

---

Anexo 1 (continuação): Lista de taxa identificados ao longo do período de 16 meses de amostragem, em Caloura, Lagoa e São Roque às profundidades de 4-6 e 12-14 metros.

**Filo Classe Ordem Família Taxa**

---

				<i>Lychaete pellucida</i> (Hudson) M.J.Wynne
			Valoniaceae	
				<i>Valonia</i> sp.
				<i>Valonia utricularis</i> (Roth) C. Agardh
		Siphonocladales		
			Boodleaceae	
				<i>Cladophoropsis membranacea</i> (Hofman Bang ex C.Agardh) Børgesen
		Ulvales		
			Kornmanniaceae	
				<i>Blidingia marginata</i> (J.Agardh) P.J.L.Dangeard ex Bliding
				<i>Blidingia minima</i> (Nägeli ex Kützing) Kylin
			Ulvaceae	
				<i>Enteromorpha</i> sp.
				<i>Ulva intestinalis</i> Linnaeus
				<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus
				<i>Ulva prolifera</i> O.F.Müller
				<i>Ulva rigida</i> C.Agardh
				<i>Ulva</i> sp.

---

Ochrophyta				
			Phaeophyceae	
				Dictyotales
				Dictyotaceae
				<i>Canistrocarpus cervicornis</i> (Kützing) De Paula & De Clerck
				<i>Dictyopteris polypodioides</i> (A.P.De Candolle) J.V.Lamouroux
				<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) J.V.Lamouroux
				<i>Dictyota</i> sp.
				<i>Lobophora variegata</i> (J.V.Lamouroux) Womersley ex E.C.Oliveira
				<i>Padina pavonica</i> (Linnaeus) Thivy
				<i>Taonia atomaria</i> (Woodward) J.Agardh
				<i>Zonaria tournefortii</i> (J.V.Lamouroux) Montagne
			Ectocarpales	
				Chordariaceae
				<i>Nemacystus</i> sp.
				Ectocarpaceae
				<i>Ectocarpus</i> sp.
				Scytosiphonaceae
				<i>Colpomenia sinuosa</i> (Mertens ex Roth) Derbès & Solier
				<i>Colpomenia</i> sp.
				<i>Hydroclathrus clathratus</i> (C.Agardh) M.Howe

---

Anexo 1 (continuação): Lista de taxa identificados ao longo do período de 16 meses de amostragem, em Caloura, Lagoa e São Roque às profundidades de 4-6 e 12-14 metros.

**Filo Classe Ordem Família Taxa**

---

Fucales

Sargassaceae

*Cystoseira compressa* (Esper) Gerloff & Nizamuddin

*Cystoseira foeniculacea* (Linnaeus) Greville

*Cystoseira humilis* Schousboe ex Kützing

*Cystoseira* sp.

*Gongolaria abies-marina* (S.G.Gmelin) Kuntze

*Sargassum cymosum* C.Agardh

*Sargassum desfontainesii* (Turner) C.Agardh

*Sargassum furcatum* Kützing

*Sargassum* sp.

*Sargassum vulgare* C.Agardh

Sphacelariales

Cladostephaceae

*Cladostephus spongiosus* (Hudson) C.Agardh

Sphacelariaceae

*Sphacelaria cirrosa* (Roth) C.Agardh

*Sphacelaria plumula* Zanardini

*Sphacelaria rigidula* Kützing

*Sphacelaria* sp.

*Sphacelaria tribuloides* Meneghini

Stypocaulaceae

*Halopteris filicina* (Grateloup) Kützing

*Halopteris scoparia* (Linnaeus) Sauvageau

Sporochnales

Sporochnaceae

*Carpomitra costata* (Stackhouse) Batters

Tilopteridales

Cutleriaceae

*Cutleria multifida* (Turner) Greville

---

Anexo 2: Lista de taxa identificados nos três locais de amostragem nas algas *Asparagopsis armata*, *A. taxiformis* e *Halopteris scoparia*.

Taxa	Caloura			Lagoa			São Roque		
	<i>A. armata</i>	<i>A. taxiformis</i>	<i>H. scoparia</i>	<i>A. armata</i>	<i>A. taxiformis</i>	<i>H. scoparia</i>	<i>A. armata</i>	<i>A. taxiformis</i>	<i>H. scoparia</i>
<i>Achelia</i> cf. <i>echinata</i> Hodge, 1864	0	0	7	1	1	7	0	1	11
<i>Amphiura chiajei</i> Forbes, 1843	0	71	4	0	9	1	42	64	23
<i>Anthurus gracilis</i> (Montagu, 1808)	4	5	24	2	10	10	1	3	8
<i>Aora</i> sp. Krøyer, 1845	0	0	0	0	63	2	1	4	8
Aplysiidae Lamarck, 1809	0	0	1	0	0	0	0	2	0
<i>Apocorophium</i> cf. <i>Acutum</i> (Chevreux, 1908)	0	1	16	1	62	161	23	1	34
Arachnida sp.1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Arachnida sp.2	0	4	8	0	3	0	0	6	8
Asteroidea	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814	82	402	213	102	1006	53	865	565	334
<i>Caprella penantis</i> Leach, 1814	32	4	61	961	200	10	632	154	18
Chironomidae	19	76	41	0	1	2	7	1	1
<i>Copidognathus</i> sp. Trouessart, 1888	31	63	139	13	29	30	36	28	57
<i>Dexamine</i> sp. Leach, 1814	12	22	30	3	12	66	307	241	215
<i>Dynamene bidentata</i> (Adams, 1800)	6	2	4	2	1	10	1	6	16
Echinidae Gray, 1825	0	0	1	1	15	0	0	31	0
Enchytraeidae Vejdovský, 1879	35	109	0	1	5	0	74	44	0
<i>Erichthonius</i> sp. H. Milne Edwards, 1830	0	0	0	0	1	10	0	2	0
<i>Gammaropsis maculata</i> (Johnston, 1828)	15	20	54	7	35	83	11	91	135
<i>Gnathia maxillaris</i> (Montagu, 1804)	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Harpacticoida sp.1	199	298	185	165	658	16	506	185	9
Harpacticoida sp.2	46	0	0	1	0	0	1	0	0

Anexo 2 (continuação): Lista de taxa identificados nos três locais de amostragem nas algas *Asparagopsis armata*, *A. taxiformis* e *Halopteris scoparia*.

Taxa	Caloura			Lagoa			São Roque		
	<i>A. armata</i>	<i>A. taxiformis</i>	<i>H. scoparia</i>	<i>A. armata</i>	<i>A. taxiformis</i>	<i>H. scoparia</i>	<i>A. armata</i>	<i>A. taxiformis</i>	<i>H. scoparia</i>
Harpacticoida sp.3	2	8	8	1	4	1	0	4	1
<i>Hyale</i> sp. Rathke, 1836	2468	1327	2243	1406	2037	343	1336	2032	797
Insecta	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Isopoda	0	13	6	10	4	1	0	1	2
Janiridae G. O. Sars, 1897	0	1	0	1	35	7	4	5	0
<i>Jassa</i> cf. <i>slatteryi</i> Conlan, 1990	7	130	55	98	679	1	182	555	15
<i>Laophonte</i> sp. Philippi, 1840	1	2	14	1	4	5	1	0	1
<i>Lepidochitona</i> sp. Gray, 1821	1	1	0	0	0	0	2	0	0
<i>Lysidice</i> sp. Lamarck, 1818	0	0	0	0	0	0	0	2	1
<i>Microprotopus maculatus</i> Norman, 1867	76	29	324	1729	950	44	1210	1797	101
Munnidae G. O. Sars, 1897	6	58	0	0	0	0	6	16	0
Naididae Ehrenberg, 1828	268	479	768	11	17	128	22	66	436
Nematoda	163	334	475	68	161	95	247	115	140
Nereididae sp.1 Blainville, 1818	1	0	0	1	1	0	2	0	0
Nereididae sp.2 Blainville, 1818	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Ostracoda	0	1	0	0	1	0	0	5	0
<i>Palaemon adspersus</i> Rathke, 1836	3	1	0	2	3	0	0	0	0
<i>Phtisica marina</i> Slabber, 1769	0	0	0	1	2	0	0	1	0
Phoxichilidiidae sp.1 Sars, 1891	0	4	2	0	1	11	0	1	1
Phoxichilidiidae sp.2 Sars, 1891	2	8	5	19	33	12	1	0	2
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)	274	551	358	95	353	398	297	259	95
<i>Podocerus</i> sp.1 Leach, 1814	0	0	1	2	102	0	0	0	0

Anexo 2 (continuação): Lista de taxa identificados nos três locais de amostragem nas algas *Asparagopsis armata*, *A. taxiformis* e *Halopteris scoparia*.

Taxa	Caloura			Lagoa			São Roque		
	<i>A. armata</i>	<i>A. taxiformis</i>	<i>H. scoparia</i>	<i>A. armata</i>	<i>A. taxiformis</i>	<i>H. scoparia</i>	<i>A. armata</i>	<i>A. taxiformis</i>	<i>H. scoparia</i>
<i>Podocerus</i> sp.2 Leach, 1814	0	0	0	20	0	0	0	0	0
Polynoidae sp.1 Kinberg, 1856	1	0	0	10	11	4	3	70	7
Polynoidae sp.2 Kinberg, 1856	0	0	2	0	16	5	0	1	8
Polynoidae sp.3 Kinberg, 1856	0	0	0	0	7	0	0	0	0
<i>Runcina</i> sp.1 Forbes [in Forbes & Hanley], 1851	0	1	1	0	1	2	4	3	2
<i>Runcina</i> sp.2 Forbes [in Forbes & Hanley], 1851	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Runcina</i> sp.3 Forbes [in Forbes & Hanley], 1851	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Sabellidae sp.1 Latreille, 1825	0	0	0	0	0	11	0	0	0
Sabellidae sp.2 Latreille, 1825	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Sipunculus</i> sp. Linnaeus, 1766	0	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Stenothoe</i> sp. Dana, 1852	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Syllidae sp.1 Grube, 1850	0	0	0	0	3	0	0	0	0
Syllidae sp.2 Grube, 1850	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Tanais dulongii</i> (Audouin, 1826)	0	0	6	5	34	11	1	7	2
Platyhelminthes	1	0	0	0	0	0	0	0	0

Nomenclatura usada: WoRMS Editorial Board (2021). World Register of Marine Species. Available from <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2021-04-12. doi:10.14284/170

Anexo3: Análise *pair-wise* para a interação Local x Espécie no número de taxa (S) e índice de diversidade *Shannon–Wiener* (H'), e para o fator Espécie na abundância (N), valores significativos ( $p < 0,05$ ) a negrito.

S		
Local	t	P(MC)
Caloura		
<i>A. taxiformis</i> , <i>A. armata</i>	1,994	0,067
<i>A. taxiformis</i> , <i>H. scoparia</i>	1,602	0,138
<i>A. armata</i> , <i>H. scoparia</i>	3,967	<b>0,005</b>
Lagoa		
<i>A. taxiformis</i> , <i>A. armata</i>	4,929	<b>0,002</b>
<i>A. taxiformis</i> , <i>H. scoparia</i>	1,731	0,107
<i>A. armata</i> , <i>H. scoparia</i>	4,533	<b>0,002</b>
São Roque		
<i>A. taxiformis</i> , <i>A. armata</i>	1,814	0,081
<i>A. taxiformis</i> , <i>H. scoparia</i>	0,805	0,421
<i>A. armata</i> , <i>H. scoparia</i>	1,054	0,322

N		
Espécies	t	P(MC)
<i>A. taxiformis</i> , <i>A. armata</i>	0,802	0,507
<i>A. taxiformis</i> , <i>H. scoparia</i>	4,111	0,058
<i>A. armata</i> , <i>H. scoparia</i>	7,571	<b>0,016</b>

H'		
Local	t	P(perm)
Caloura		
<i>A. taxiformis</i> , <i>A. armata</i>	3,015	<b>0,009</b>
<i>A. taxiformis</i> , <i>H. scoparia</i>	1,494	0,156
<i>A. armata</i> , <i>H. scoparia</i>	2,423	<b>0,029</b>
Lagoa		
<i>A. taxiformis</i> , <i>A. armata</i>	5,977	<b>0,005</b>
<i>A. taxiformis</i> , <i>H. scoparia</i>	2,841	<b>0,020</b>
<i>A. armata</i> , <i>H. scoparia</i>	7,706	<b>0,006</b>
São Roque		
<i>A. taxiformis</i> , <i>A. armata</i>	1,412	0,178
<i>A. taxiformis</i> , <i>H. scoparia</i>	1,677	0,123
<i>A. armata</i> , <i>H. scoparia</i>	0,532	0,597

**UNIVERSIDADE DOS AÇORES**  
**Faculdade de Ciências e Tecnologia**  
**Departamento de Biologia**

**Rua Mãe de Deus**  
**9500-321 Ponta Delgada**  
**Açores, Portugal**