



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA

EDIRLAN CARDIM DOS SANTOS

**VARIAÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DA ESTRUTURA DAS COMUNIDADES
MACROBENTÔNICAS EM COSTÕES ROCHOSOS TROPICAIS (BAHIA-BRASIL)**

Recife

2020

EDIRLAN CARDIM DOS SANTOS

**VARIAÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DA ESTRUTURA DAS COMUNIDADES
MACROBENTÔNICAS EM COSTÕES ROCHOSOS TROPICAIS (BAHIA-BRASIL)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Oceanografia.

Área de Concentração: Oceanografia
Biológica.

Orientador: Prof. Dr. José Souto Rosa Filho.

Coorientadora: Profa. Dra. Ermindia da Conceição Guerreiro Couto.

Coorientadora: Profa. Dra. Alexandra Elaine Rizzo.

Recife

2020

S237g

Santos, Edirlan Cardim dos.

Variação espaço-temporal da estrutura das comunidades macrobentônicas em costões rochosos tropicais (Bahia-Brasil) / Edirlan Cardim dos Santos. - 2020.

121 folhas, il., gráfs., tabs.

Orientador: Prof. Dr. José Souto Rosa Filho.

Coorientadora: Profa. Dra. Erminda da Conceição Guerreiro Couto.

Coorientadora: Profa. Dra. Alexandra Elaine Rizzo.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG. Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, 2020.

Inclui Referências.

Inclui Texto em Inglês.

1. Oceanografia. 2. Distribuição espacial. 3. Colonização. 4. Sucessão. 5. Macrofauna benthica. I. Rosa Filho, José Souto (Orientador). II. Couto, Erminda da Conceição Guerreiro (Coorientadora). III. Rizzo, Alexandra Elaine (Coorientadora). IV. Título

UFPE

551.46 CDD (22. ed.)

BCTG/2020-239

EDIRLAN CARDIM DOS SANTOS

**VARIAÇÃO ESPAÇO-TEMPORAL DA ESTRUTURA DAS COMUNIDADES
MACROBENTÔNICAS EM COSTÕES ROCHOSOS TROPICAIS (BAHIA-BRASIL)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Oceanografia.

Aprovada em: 26/06/2020.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. José Souto Rosa Filho (Orientador)

Universidade Federal de Pernambuco

Profa. Dra. Andrea Karla Pereira da Silva (Examinadora Externa)

Universidade de Pernambuco

Prof. Dr. Gledson Fabiano de Araújo Ferreira (Examinador Externo)

Universidade de Pernambuco

Prof. Dr. Múcio Luiz Banja Fernandes (Examinador Externo)

Universidade de Pernambuco

Prof. Dr. Flávio de Almeida Alves Junior (Examinador Externo)

Centro Universitário Brasileiro

Dedico este trabalho ao meu filho Raul e aos meus pais Edison Silva e Maria Conceição.

AGRADECIMENTOS

A Deus por me conceder saúde, força e me manter firme para concluir mais uma etapa da minha vida.

Agradeço a minha família que sempre esteve do meu lado em todos os momentos, me incentivando e me fazendo acreditar que esse momento especial ia chegar. Em especial a minha coroa que fazia as marmitas de “rangos” deliciosos para que eu e meus colaboradores tivéssemos energia durante as coletas. E um agradecimento formidável ao meu pai que esteve do meu lado desde a primeira marretada da rocha para instalação do experimento.

À minha irmã Elizane, pelo companheirismo, conversas e pelas ajudas no campo, que também não ficou de fora durante o período de coleta. Mas, vale ressaltar, que ela ficava muito satisfeita em tá resenhando durante as viagens.

Ao meu filhão Raul, por ser meu combustível e minha inspiração para superar meus limites nessa árdua batalha.

À minha companheira, amiga de todas as horas e digníssima esposa, Letícia, por todo amor, cumplicidade, dedicação, paciência, conversas.... Enfim, por me acompanhar em todos os momentos dessa trajetória.

Aos meus amigos que sempre estiveram comigo, dando suporte e pelos bons momentos de descontração em Recife, Andressa, Guido, Patrícia, Rodrigo, Gabriel (Woody).

Aos meus parceiros e amigos do LABEN, Naikon (Nykon), Gutemberg, Felipe, Mari, Manuela, Juliana e Raquel, por todo companheirismo e parceria.

Aos meus companheiros e amigos do LEB – UESC, Túlio, Wendel, Ana, Tâmilis, pela força e companheirismo.

Ao meu amigo (quase irmão), cunhado e colega de profissão Mário Vitor, por todo apoio no campo e pelos momentos de risos constantes kkkkk...

Muito obrigado a meu orientador, Prof. Dr. José Souto por toda paciência, ensinamentos e contribuições.

Agradeço a minha coorientadora, Prof^a. Dr^a. Erminda Couto por todas as contribuições, discussões e ensinamentos.

À minha coorientadora, Prof^a. Dr^a. Alexandra Rizzo pelas contribuições.

Aos membros da banca por aceitar o convite e pelas contribuições

Aos professores do Departamento de Oceanografia, pelos ensinamentos.
A CAPES pelo apoio através da concessão da bolsa de doutorado.

RESUMO

A presente tese foi estruturada em quatro capítulos, que descrevem a distribuição vertical, colonização e sucessão da macrofauna bêntica em costões rochosos tropicais do sul da Bahia (Brasil). As amostras foram coletadas nos costões rochosos na Praia da Concha (14°16'29.90"S, 38°59'11.26"O); Praia da Costa (14°17'23"S, 38°59'04"W); Praia da Tiririca (14°17'12"S, 38°59'06"W); e no Morro de Pernambuco (14°48'21.65"S, 39°01'26.22"O), durante a maré de sizígia. Cinco transectos foram estabelecidos na zona entremarés, do limite superior com influencia da maré alta até o início do infralitoral, nos costões da Costa, Tiririca e Morro de Pernambuco. Ao longo dos transectos fotos digitais foram tomadas, a cada 50 cm, sobre quadrados de 50 x 50 cm. O percentual de cobertura da superfície foi estimada usando o software CPCe 4.1, com 50 pontos aleatórios para cada imagem. Nos costões da Costa e da Tiririca, em cada quadrado, foi raspada com o auxílio de espátula uma área de 10 x 10 cm (a posição do quadrado foi definida aleatoriamente por sorteio) para a estimativa da densidade *Echinolittorina lineolata*. Além disso, foi realizado experimentos nos costões da Concha e do Morro de Pernambuco. Na zona entremarés (mediolitoral médio e mediolitoral inferior) destes costões foram implantados dois tipos de unidades artificiais (cinco por zona), placas de Polyvinyl chloride (PVC – zona média) e grama artificial de polietileno (zona inferior) na forma de quadrados de 10 x 10 cm, que permaneceram no campo por 30, 60 e 180 dias, durante 12 meses (novembro de 2018 a outubro de 2019). Foram observadas 5 zonas em cada costão: desnuda, *Chthamalus*, *Brachidontes*, *Chthamalus*/Algas e Algas. A heterogeneidade na estrutura do habitat contribuiu para a atuação de diferentes fatores físicos em pequena escala, influenciando direta ou indiretamente a distribuição da comunidade. O padrão de colonização da macrofauna bêntica apresentou evidente variação na abundância e riqueza temporal e espacialmente. A influência do tempo de estabelecimento de facilitadores ou inibidores e os efeitos da heterogeneidade do habitat, foram preponderantes para a colonização e para o domínio de determinados grupos de organismos nas comunidades. Os padrões sucessionais, compreendendo a abundância e estrutura das comunidades foram significativamente distintos espacial e temporalmente. No mediolitoral inferior as variações foram mais acentuadas nas duas escalas de observação, pois além da abundância e estrutura da comunidade, foram registradas significativas variações na

riqueza. A densidade de *E. lineolata* variou significativamente entre zonas, mas não entre costões. A distribuição de *E. lineolata* reflete o tipo e posição de substrato e a extensão das zonas, quando o substrato é biogênico. Em costões rochosos com mesmo grau de exposição, a heterogeneidade local nas características do habitat pode influenciar a distribuição, colonização e sucessão da comunidade bentônica. Considerando que a ocorrência da maioria das espécies foi registrada em todos costões é provável que esteja ocorrendo conectividade funcional entre esses sistemas, e a distância e a presença dos estuários entre os costões podem não está sendo uma barreira natural para fluxo desses organismos.

Palavras-chave: Distribuição espacial. Colonização. Sucessão. Macrofauna bêmica.

ABSTRACT

This thesis was structured in four chapters, that describe the vertical distribution, colonization and succession of benthic macrofauna in tropical rocky shores of southern Bahia (Brazil). The samples were collected on the rocky shores at Concha beach (14°16'29.90"S, 38°59'11.26"O); Costa beach (14°17'23"S, 38°59'04"W); Tiririca beach (14°17'12"S, 38°59'06"W); and Morro de Pernambuco (14°48'21.65"S, 39°01'26.22"O), during the spring tide. Five transects were established in the intertidal zone, from the upper limit influenced by high tide to the beginning of the infralittoral, on the coast of Costa, Tiririca and Morro de Pernambuco. Throughout the transects, digital photos were taken, every 50 cm, on 50 x 50 cm squares. The percentage of surface coverage was estimated using the CPCe 4.1 software, with 50 random points for each image. On the coast of Costa and Tiririca, in each square, an area of 10 x 10 cm was scraped with a spatula (the position of the square was randomly defined by drawing) for the estimation of the density *Echinolittorina lineolata*. Furthermore, experiments were carried out on the coast of Concha and Morro de Pernambuco. In the intertidal zone (medium midlittoral and lower midlittoral) of these shores two types of artificial units were implanted (five per zone), polyvinyl chloride plates (PVC - middle zone) and polyethylene artificial grass (lower zone) in the form of 10 x 10 cm squares, who stayed in the field for 30, 60 and 180 days, for 12 months (November 2018 to October 2019). Five zones were observed in each coast: bare rock, *Chthamalus*, *Brachidontes*, *Chthamalus*/Algae e Algae. The heterogeneity in the habitat structure contributed to the performance of different physical factors on a small scale, directly or indirectly influencing community distribution. The colonization pattern of benthic macrofauna showed evident variation in abundance and richness in time and space. The influence of the time of establishment of facilitators or inhibitors and the effects of habitat heterogeneity were preponderant for the colonization and for the dominance of certain groups of organisms in the communities. Successional patterns, understanding the abundance and structure of the communities were significantly different spatially and temporally. In the lower midlittoral the variations were more accentuated in the two scales of observation, because in addition to the abundance and structure of the community, significant variations in richness were recorded. The density of *E. lineolata* varied significantly between zones, but not between shores. The distribution of *E. lineolata*

reflects the type and position of substrate and the extent of the zones, when the substrate is biogenic. On rocky shores with the same degree of exposure, local heterogeneity in habitat characteristics can influence the distribution, colonization and succession of the benthic community. Considering that the occurrence of most species was recorded in all coasts, it is likely that functional connectivity between these systems is occurring, and the distance and presence of estuaries between the shores may not be a natural barrier for the flow of these organisms.

Keywords: Spatial distribution. Colonization. Succession. Benthic macrofauna.

LISTA DE FIGURAS

Material e Métodos

Figura 1 - Localização dos municípios de Ilhéus e Itacaré, sul da Bahia, destacando todos os costões rochosos coletados: Concha, Tiririca, Costa e Morro Pernambuco	22
---	----

Artigo 1

Figura 1 - Map of the study area indicating the sampled rocky shores in southern Bahia (Brazil).	27
Figura 2 - Sampling procedures. a: Sampling design (MHTL – Mean high tide level; MLTL – Mean low tide level). b: Frame used to take photos (50x50 cm) of benthic organisms on rocky shores in southern Bahia (Brazil).	28
Figura 3 - Generalized scheme of vertical zonation of benthic organisms on rocky shores in southern Bahia (Brazil).	30
Figura 4 - Plots of CAP based on benthos on rocky shores in southern Bahia (Brazil). a: All shores, b: Costa, c: Tiririca, d: Morro Pernambuco.	34

Artigo 2

Figura 1 - Mapa da área de estudo destacando a localização dos costões rochosos da Praia da Concha, Itacaré e Morro Pernambuco, Ilhéus – Bahia, Brasil.	50
Figura 2 - Abundância e riqueza dos assentantes da macrofauna bêntica no mediolitoral médio em costões rochosos do Sul da Bahia (Brasil). As barras verticais indicam o desvio padrão.	52
Figura 3 - Abundância (ind.m ⁻²) das espécies dominantes abundantes nas unidades artificiais de substrato (placa de pvc) no mediolitoral médio dos costões rochosos do sul da Bahia (Brasil). As barras verticais indicam o desvio padrão.	53
Figura 4 - Abundância e riqueza dos assentantes da macrofauna bêntica no mediolitoral inferior em costões rochosos do Sul da Bahia (Brasil). As barras verticais indicam o desvio padrão.	54
Figura 5 - Abundância (ind.m ⁻²) das espécies dominantes nas unidades artificiais de substrato (grama sintética), no mediolitoral inferior dos costões rochosos do sul da Bahia (Brasil). As barras verticais indicam o desvio padrão.	55

Figura 6 - Sequência temporal do assentamento macrofauna bêntica no mediolitoral médio e mediolitoral inferior em costões rochosos do sul da Bahia (Brasil). a: Concha – mediolitoral médio, b: Morro de Pernambuco – mediolitoral médio, c: Concha – mediolitoral inferior, d: Morro de Pernambuco – mediolitoral inferior. 1-12: meses entre novembro de 2017 e outubro de 2018.....	56
--	----

Artigo 3

Figura 1 - Mapa da área de estudo destacando a localização dos costões rochosos da Praia da Concha, Itacaré e Morro Pernambuco, Ilhéus – Bahia, Brasil.	71
Figura 2 - Abundância (média + desvio padrão) e riqueza (média + desvio padrão) da macrofauna bêntica ao longo do experimento no mediolitoral médio dos costões rochosos do Sul da Bahia (Brasil).	74
Figura 3 - Abundância média (ind. M^{-2} + SD) dos grupos dominantes no mediolitoral médio nos costões rochosos do Sul da Bahia-Brasil. MP: Morro de Pernambuco.....	74
Figura 4 - Abundância média (ind. M^{-2} + SD) e riqueza (média + SD) da macrofauna bêntica em diferentes períodos sucessionais, no mediolitoral inferior dos costões rochosos do Sul da Bahia-Brasil.	75
Figura 5 - Abundância média (ind. M^{-2} + SD) dos grupos dominantes no mediolitoral inferior nos costões rochosos do Sul da Bahia-Brasil.	77

Artigo 4

Figura 1 - Área de estudo no município de Itacaré – Bahia, Brasil. Praias da Costa e Tiririca.....	91
Figura 2 - Percentual dos tipos de substrato dominantes no mediolitoral dos costões rochosos das praias da Costa (a) e Tiririca (b) em Itacaré-Bahia, Brasil. R desco – Rocha descoberta; Chth – <i>Chthamalus</i> sp.; Brach – <i>Brachidontes</i> ; Alg – Algas.	92
Figura 3 - Densidade total de <i>E. lineolata</i> por zona nos costões da praia da Costa e da Tiririca, Itacaré-Bahia, Brasil. R desco – Rocha descoberta; Chth – <i>Chthamalus</i> sp.; Brach – <i>Brachidontes</i> ; Alg – Algas.	93

LISTA DE TABELAS

Artigo 1

- Table 1 - Abundance (mean coverage $\pm$ standard error) of the most common organisms, and ecological descriptors (coverage and richness) of benthic communities on rocky shores in southern Bahia (Brazil). Brock: bare rock zone, Cht: *Chthamalus* zone, Bra: *Brachidontes* zone, Cht/Alg: *Chthamalus*/Algae zone, Alg: Algae zone.31
- Table 2 - Environmental characteristics (mean $\pm$ standard error) on rocky shores in southern Bahia (Brazil). Max: Maximum, Min: Minimum. % flooding: frequency of flooding.32
- Table 3 - Summary of PERMANOVA results for benthic communities on rocky shores in southern Bahia (Brazil). Brock: Bare rock zone, Cht: *Chthamalus* zone, Bra: *Brachidontes* zone, Cht/Alg: *Chthamalus*/Algae zone, Alg: Algae zone, MP: Morro Pernambuco.33
- Table 4 - Summary of results for the Distance-based linear model (DistLM) of benthic assemblages against environmental characteristics of rocky shores in southern Bahia (Brazil).....35

Artigo 2

- Tabela 1 - Resumo dos resultados da ANOVA com valores de abundância e riqueza de organismos da macrofauna bentônica assentantes no mediolitoral médio de costões rochosos do sul da Bahia (Brasil).....52
- Tabela 2 - Resumo dos resultados da ANOVA com valores de abundância e riqueza de organismos da macrofauna bentônica assentantes no mediolitoral inferior de costões rochosos do sul da Bahia (Brasil).....54
- Tabela 3 - Resumo dos resultados da PERMANOVA utilizando a abundância de assentantes da macrofauna benthica no mediolitoral médio e mediolitoral inferior em costões rochosos do sul da Bahia (Brasil).....55

Artigo 3

- Tabela 1 - Resultados das ANOVA para abundancia e riqueza da macrofauna benthica no mediolitoral médio dos costões rochosos do sul da Bahia (Brasil).75

Tabela 2 - Resultados da ANOVA two-way com valores de abundancia e riqueza da macrofauna bêntica no mediolitoral inferior nos costões rochosos do sul da Bahia-Brasil.	76
Tabela 3 - Resumo dos resultados da PERMANOVA para a macrofauna bêntica no mediolitoral médio e mediolitoral inferior dos costões rochosos do sul da Bahia-Brasil.	77

Artigo 4

Tabela 1 - Resumo dos resultados das ANOVAs para a densidade de <i>Echinolittorina lineolata</i> no mediolitoral dos costões rochosos das praias da Costa e da Tiririca, Itacaré-Bahia, Brasil.	93
--	----

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	16
1.1	OBJETIVOS	18
1.1.1	Objetivo geral	18
1.1.2	Objetivos específicos	18
1.2	ESTRUTURA DA TESE	19
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	21
2.1	ÁREA DE ESTUDO	21
2.2	PROCEDIMENTO AMOSTRAL.....	22
3	RESULTADOS	24
3.1	IS THERE VERTICAL ZONATION OF BENTHIC COMMUNITIES ON TROPICAL ROCKY SHORES? EXAMPLES FROM SOUTHERN BAHIA, BRAZIL.....	24
3.2	VARIAÇÕES ESPACIAIS E TEMPORAIS NO ASSENTAMENTO DA MACROFAUNA BÊNICA EM COSTÕES ROCHOSOS TROPICAIS (BAHIA, BRASIL).....	47
3.3	VARIABILIDADE ESPACIAL E TEMPORAL NA SUCESSÃO DA MACROFAUNA BÊNICA EM COSTÕES ROCHOSOS TROPICAIS	68
3.4	O PAPEL DO SUBSTRATO NA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE <i>ECHINOLITTORINA LINEATA</i> (ORBIGNY, 1840) EM COSTÕES ROCHOSOS DO SUL DA BAHIA (BRASIL)	89
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	101
	REFERENCIAS.....	103

1 INTRODUÇÃO

Um dos principais objetivos na pesquisa ecológica é a busca por padrões dentro da variabilidade da natureza (Levin, 1992). A partir desses padrões, sejam de distribuição, colonização ou sucessão ecológica de uma população ou comunidade, em escala espacial ou temporal na dinâmica da comunidade de organismos, são desenvolvidas hipóteses sobre os processos subjacentes, os quais podem ser testadas por meio de experimentos ou levantamentos de campo (Andrew & Mapstone, 1987; Begon et al., 2009). Efetivamente, estes estudos disponibilizam informações necessárias para designar o estado emergente de uma comunidade em escala espacial ou temporal (Gaston, 2000; Underwood et al., 2000).

Costões rochosos são ecossistemas de transição entre os ambientes marinho e terrestre constituído por afloramentos de rochas cristalinas, que podem apresentar diferentes conformações como matacões, falésias e costões. (Little & Kitching, 1996; Coutinho & Zalmon, 2009). Os costões rochosos são considerados um dos sistemas mais importantes da região entremarés, pois abrigam elevado número de espécies com diferentes funções ecológicas e de importância econômica, como moluscos, crustáceos e uma variedade de peixes (Coutinho & Zalmon, 2009).

Fatores oceanográficos como ressurgências, correntes, grau de exposição às ondas e amplitude de maré são determinantes na distribuição geográfica das espécies e na composição das comunidades em costões rochosos. A ação conjunta desses fatores resulta em alterações nos limites de distribuição e na abundância e riqueza da fauna e flora (Connell, 1972; Little & Kitching, 1996; Schiel, 2004).

Em costões rochosos uma característica marcante é a presença de uma zonação vertical dos organismos, que ocorrem em zonas horizontais paralelas (biobandas – faixas de organismos) que diferem em composição taxonômica, riqueza de espécies e abundância de indivíduos ao longo da zona entremarés (Stephenson & Stephenson 1949). O limite superior de distribuição das espécies que compõem cada zona é principalmente controlado por fatores abióticos, como tempo de exposição ao ar e ação das ondas; enquanto o inferior é determinado por interações biológicas como competição e predação (Connell, 1972).

Na costa brasileira a distribuição e dominância dos organismos do compartimento bêntico, em afloramentos ou costões rochosos, pode variar respondendo às características locais. Geralmente, no supralitoral ocorrem densas

populações de gastrópodes da família Littorinidae, enquanto no mediolitoral dominam os cirripédios do gênero *Chthamalus* e os bivalves do gênero *Brachidontes*. A zona inferior é dominada por macroalgas de espécies variadas (Masi & Zalmon 2008; Coutinho & Zalmon, 2009; Zamprognon et al., 2012; Coutinho et al., 2015).

As variações espaciais e temporais na colonização e sucessão em ambientes semelhantes podem influenciar a ocorrência de diferentes espécies e até mesmo diferentes estágios de vida de uma mesma espécie. Compreender como os organismos estão respondendo a essas variações é fundamental para a manutenção da comunidade, considerando que atributos da história natural específica dos organismos, como história de vida, mobilidade, dispersão, necessidade de recursos, utilização generalista ou especialista do habitat, além de atributos comportamentais, são fatores de resposta potencial à estrutura de um ambiente (Pittman et al., 2004).

Na comunidade bêntica marinha os organismos diferem no seu potencial de dispersão planctônica, com larvas ou propágulos vivendo na coluna d'água de segundos a meses (Eckman, 1996). Durante o seu desenvolvimento estes são expostos a uma gama de processos físicos, químicos e biológicos que influenciam na duração de cada fase, na transição para uma fase posterior e no sucesso da colonização. Dentre esses fatores estão a disponibilidade de alimento, a competição, a predação e a tolerância às variações na temperatura, na salinidade ou na disponibilidade de oxigênio (Eckman, 1996).

Para que uma espécie se estabeleça em um habitat a dispersão e o sucesso no recrutamento dos organismos são imprescindíveis. Ao passo que para a persistência dessa população é necessário o recrutamento contínuo de fontes externas ou permanência dos descendentes dentro do habitat (Dethier et al., 2003). A estabilidade dos recrutas diante das variações temporais e dos distúrbios favorece o início do processo de sucessão. As modificações ocorridas em tal processo incidem de maneira gradual, com as espécies pioneiras facilitando o estabelecimento de outras espécies, fornecendo alimento e refúgio (Connell & Slatyer, 1977; Dean & Connell, 1987).

Experimentos empregando unidades artificiais de substrato (UAS) são uma maneira já consagrada de investigar os processos de sucessão envolvendo a comunidade bêntica. Embora não possuam composição química semelhante, essas

unidades apresentam características similares ao ambiente natural quanto a textura e consistência, simulando-o de forma eficiente substratos naturais (Kelaheer, 2002; Kelaheer, 2003 Underwood & Chapman, 2006; Matias et al., 2010). A utilização de UAS em pesquisas de sucessão ecológica em ambientes costeiros apresenta potenciais vantagens como a padronização do tamanho e do tipo de substrato, permitindo assim a comparação entre amostras em diferentes escalas espaciais e temporais em distintos habitats (Underwood & Chapman, 2006).

Em sistemas naturalmente fragmentados, como os costões rochosos, manchas com composições diferentes, em variadas escalas podem estar espacialmente isoladas (Johnson, 2006), permitindo elevada diversidade biológica e produtividade, devido a ocorrência de expressivas relações biológicas (principalmente competição e predação) e variações ambientais, uma vez que são constituídos por grande diversidade de micro-habitats (Strayer et al., 2012; Coutinho et al., 2016). Através do conhecimento da funcionalidade desses sistemas é possível identificar a resiliência das diversas populações que o compõem, percebendo o tempo de resposta destas após distúrbios (Doerr et al., 2011). Compreender o processo de colonização e sucessão em escala temporal e espacial é essencial para entender a dinâmica da comunidade bêntica em costões rochosos (Dethier et al., 2003; Johnson, 2006).

1.1 OBJETIVOS

Abaixo segue o objetivo geral e os objetivos específicos da pesquisa.

1.1.1 Objetivo geral

Descrever a estrutura da macrofauna bêntica em costões rochosos tropicais (sul da Bahia, Brasil), com foco na sua distribuição espacial, processos colonização e sucessão espaço-temporal, utilizando em amostragens em ambiente natural e experimentos com unidades artificiais.

1.1.2 Objetivos específicos

- a) Descrever a zanação vertical da comunidade macrobêntica de costões rochosos tropicais, usando como exemplo costões do litoral sul da Bahia;
- b) Analisar e descrever o processo de colonização da macrofauna bêntica em costões rochosos do sul da Bahia;
- c) Descrever a sucessão da comunidade macrobentônica em distintos costões rochosos no sul da Bahia;
- d) Descrever o papel do substrato na distribuição espacial de *Echinolittorina lineolata* (Orbigny, 1840) em costões rochosos do Sul da Bahia (Brasil).

1.2 ESTRUTURA DA TESE

A presente tese traz informações a respeito da estrutura da macrofauna bêntica em costões rochosos tropicais, especificamente no sul da Bahia, Brasil, com foco nos padrões de pequena e média escalas espaciais e temporais. Para esse propósito a tese foi dividida em 4 capítulos, iniciada com uma introdução geral apresentando e contextualizando os conteúdos abordados nos capítulos subsequentes.

Em seguida, dos capítulos 1 ao 4 encontra-se o desenvolvimento da tese, estruturado em modelos de artigos científicos. Desta forma, com a finalidade de descrever a zanação vertical da comunidade sésil macrobêntica de costões rochosos tropicais, foi desenvolvido o capítulo 1 com o título: is there vertical zonation of benthic communities on tropical rocky shores? examples from southern Bahia, Brazil, no qual discutimos distribuição vertical dos organismos sésseis, abordando a relevância da heterogeneidade de habitat em escala espacial.

Após observarmos o padrão de distribuição espacial da macrofauna bética, foi realizado um experimento com a instalação de unidades artificiais de substrato (capítulo 2), no mediolitoral, compreendendo a região entremarés (PVC – no mediolitoral médio e grama artificial – no mediolitoral inferior). Esse experimento foi realizado com o objetivo de esclarecer se o padrão de colonização da macrofauna bêntica em costões rochosos tropicais é modificado em escala espaciais e temporais.

Identificado o padrão de colonização da macrofauna bêntica nos dois habitats (mediolitoral médio e mediolitoral inferior) dos costões rochosos, foi então elaborado outro experimento com os mesmos tipos de unidades e nos mesmos habitats, para

testar a hipótese de que variações espaciais e temporais nas características do habitat modulam os processos sucessionais em costões rochosos tropicais (capítulo 3).

Por fim, para elaboração do capítulo 4, intitulado como O papel do substrato na distribuição espacial de *Echinolittorina lineolata* (Orbigny, 1840) em costões rochosos do sul da Bahia (Brasil), foi testada a hipótese que a distribuição vertical de microgastrópodes vágeis em costões rochosos tropicais é regida principalmente pela disponibilidade de substrato biogênico (tipo, posição e extensão), usando como modelo o herbívoro *Echinolittorina lineolata* em dois costões rochosos do sul da Bahia (Brasil).

2 MATERIAL E MÉTODOS

Segue abaixo uma descrição da área de estudo e do procedimento amostral da pesquisa.

2.1 ÁREA DE ESTUDO

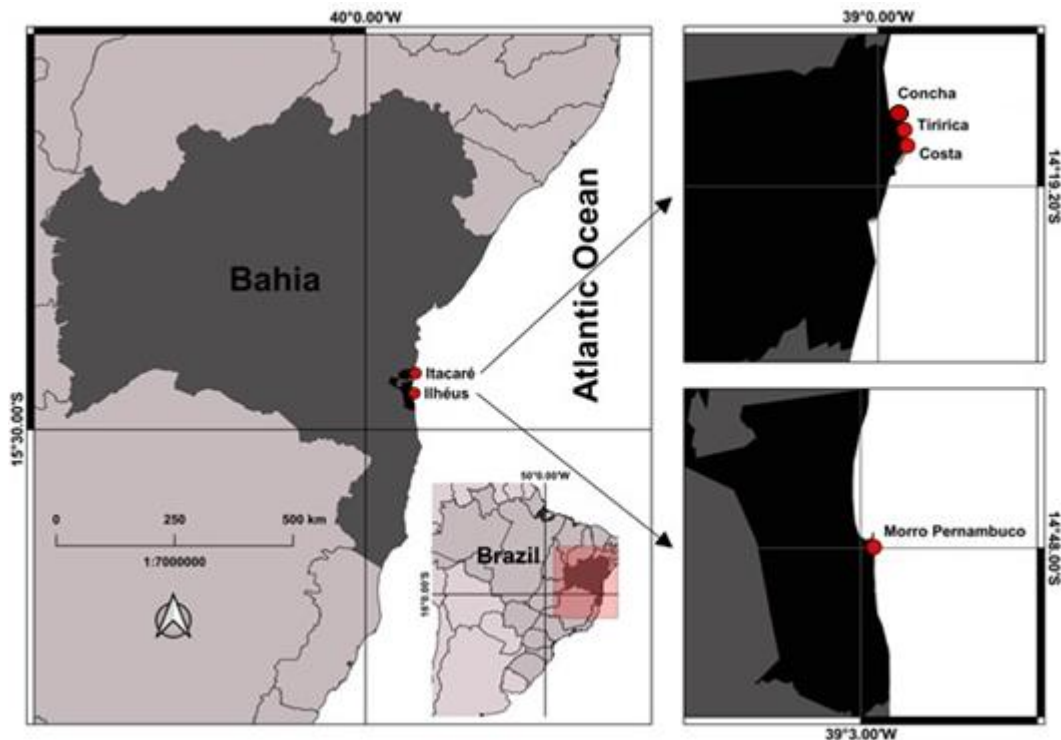
Foram selecionados quatro costões rochosos localizados no sul da Bahia (Itacaré - Ilhéus, situados a cerca de 70 km de distância) todos apresentando grau similar de condições hidrodinâmicas, nos respectivos municípios (Figura 1).

O município de Ilhéus possui uma área territorial de 1.584,693 km² e aproximadamente 185 mil habitantes. Apresenta um vasto litoral, com cerca de 80 km de extensão, limitado ao norte pelo rio Sargie ao sul pelo rio Acuípe (Almeida et al., 2006). No perímetro urbano está localizado o rio Cachoeira, juntamente com os rios Fundão e Santana formam o maior complexo estuarino da região. A qualidade da água nesse sistema estuarino está diretamente relacionada às características naturais, atividades urbanas e industriais, sendo os dois últimos os principais contribuintes para a degradação desse recurso hídrico da região (Fidelman, 2005).

O clima caracteriza-se como quente e úmido. As temperaturas médias anuais variam entre 22°C e 25°C. A pluviosidade chega a alcançar 2.700 mm em locais próximos ao litoral. O regime pluviométrico é regular, com chuvas abundantes, bem distribuídas durante o ano (Torres, 2001; Faria-Filho & Araújo, 2003).

O município de Itacaré possui aproximadamente 23 km de litoral e praias caracterizadas pela presença de afloramentos de rochas cristalinas em grande parte da linha da costa. Situado as margens do estuário do rio de Contas, Itacaré tem 726,167 km² e cerca de 27 mil habitantes, desenvolvimento turístico no local, promovendo intenso processo de urbanização. O município apresenta clima tropical quente e úmido, segundo a classificação de Köppen, com pluviosidade média anual superior a 2000 mm e temperatura média de 25°C.

Figura 1 - Localização dos municípios de Ilhéus e Itacaré, sul da Bahia, destacando todos os costões rochosos coletados: Concha, Tiririca, Costa e Morro Pernambuco



Fonte: Adaptado de Santos *et al.* (2020).

2.2 PROCEDIMENTO AMOSTRAL

As amostras foram coletadas nos costões rochosos na Praia da Concha ($14^{\circ}16'29.90''S$, $38^{\circ}59'11.26''O$); Praia da Costa ($14^{\circ}17'23''S$, $38^{\circ}59'04''W$); Praia da Tiririca ($14^{\circ}17'12''S$, $38^{\circ}59'06''W$); e no Morro de Pernambuco ($14^{\circ}48'21.65''S$, $39^{\circ}01'26.22''O$), durante a maré de sizígia. Cinco transectos foram estabelecidos na zona entremarés, do limite superior com influencia da maré alta até o inicio do infralitoral, nos costões da Costa, Tiririca e Morro de Pernambuco. Ao longo dos transectos fotos digitais foram tomadas, a cada 50 cm, sobre quadrados de 50 x 50 cm. O percentual de cobertura da superfície foi estimada usando o software CPCe 4.1, com 50 pontos aleatórios para cada imagem. Nos costões da Costa e da Tiririca, em cada quadrado, foi raspada com o auxílio de espátula uma área de 10 x 10 cm (a posição do quadrado foi definida aleatoriamente por sorteio) para a estimativa da densidade *Echinolittorina lineolata*. Além disso, foi realizado experimentos nos costões da Concha e do Morro de Pernambuco. Na zona entremarés (mediolitoral médio e mediolitoral inferior) destes costões foram

implantados dois tipos de unidades artificiais (cinco por zona), placas de Polyvinyl chloride (PVC – zona média) e grama artificial de polietileno (zona inferior) na forma de quadrados de 10 x 10 cm, que permaneceram no campo por 30, 60 e 180 dias, durante 12 meses (novembro de 2018 a outubro de 2019).

3 RESULTADOS

Os resultados dessa tese foram divididos em quatro capítulos abordando aspectos de distribuição espacial, colonização e sucessão da comunidade macrobentônica, estruturado em modelos de artigos científicos.

3.1 IS THERE VERTICAL ZONATION OF BENTHIC COMMUNITIES ON TROPICAL ROCKY SHORES? EXAMPLES FROM SOUTHERN BAHIA, BRAZIL

Abstract

Considering the variability and the scarcity of studies addressing patterns and scales of spatial distribution of organisms on tropical rocky shores, we tested the hypothesis that although there is indeed a general pattern of vertical zonation of benthos in these habitats, changes in temperature, slope and humidity are capable of altering the spatial distribution of benthic sessile communities. Samples were taken during spring low tide, from the exposed Costa, Tiririca and Morro Pernambuco rocky shores in southern Bahia (northeast Brazil). For each rocky shore, five transects were randomly established, from the upper limit of high tide influence (splash zone) down to the water's edge at low tide. Along transects, digital photos were taken every 50 cm, using a 50x50 cm frame. Percentage of empty and covered surface was estimated using the software CPCe 4.1 with 50 random points for each image. There were 4-5 zones on each rocky shore: Bare rock, *Chthamalus*, *Brachidontes*, *Chthamalus*/Algae and Algae zones. The community structure varied significantly between rocky shores and zones within rocky shores. Heterogeneity in habitat structure contributed to different physical factors acting on a small scale, directly or indirectly influencing the community configuration.

Key words: spatial distribution, scale, macroalgae, macrofauna, benthos.

Resumo

Considerando a variabilidade e a escassez de estudos abordando padrões e escalas de distribuição espacial dos organismos em costões rochosos tropicais, testamos a hipótese de que, embora exista um padrão geral de zonation vertical nesses habitats, mudanças de temperatura, inclinação e percentual de inundação são capazes de alterar a distribuição espacial das comunidades sésseis. Foram coletadas amostras, durante a maré baixa de sizígia, nos costões rochosos expostos da Costa, Tiririca e Morro de Pernambuco (sul da Bahia - nordeste do Brasil). Cinco transectos foram estabelecidos aleatoriamente, para cada costão, desde o limite superior da influência da maré alta (zona de respingo) até o encontro com o infralitoral. Ao longo dos transectos, foram tomadas fotos digitais a cada 50 cm, usando um quadrado de 50x50 cm. A porcentagem de superfície vazia e ocupada foi estimada usando o software CPCe 4.1, com 50 pontos aleatórios para cada imagem. Foram observadas 4-5 zonas em cada costão: desnuda, *Chthamalus*, *Brachidontes*, *Chthamalus*/Algas e Algas. A estrutura da comunidade variou significativamente

entre os costões e entre as zonas dentro dos costões. A heterogeneidade na estrutura do habitat contribuiu para a atuação de diferentes fatores físicos em pequena escala, influenciando direta ou indiretamente a configuração da comunidade.

Palavras-chave: distribuição espacial, escala, macroalgas, macrofauna, bentos.

Introducion

The concepts of pattern and scale in species distribution are inevitably related (Hutchinson, 1953). Understanding an organism's natural distribution patterns and the processes driving them is the essence of ecology and is fundamental for management plans (Levin, 1992; Begon et al., 2009). The intertidal community of rocky shores, for instance, is highly dynamic and controlled by a range of variables and interacting biological and environmental factors (Masi et al., 2009; Chappuis et al., 2014). The result of these interactions is the distribution of organisms in parallel horizontal bands called vertical zonation (Stephenson & Stephenson, 1949; Lewis, 1964; Connell, 1972; Underwood, 1981). The upper limit of species distribution along rocky shores is mainly controlled by abiotic features (Connell, 1961), such as duration of air exposure (Andrade et al., 2018; La Peyre et al., 2018), slope of the rocky shore (Valdivia et al., 2017; Dias et al., 2018), temperature (Rubal et al., 2013; Stickle et al., 2017) and hydrodynamics (wave and tidal action) (Burel et al., 2019; Umanzor et al., 2019); the lower limit, in contrast, is mainly controlled by biological interactions such as competition and predation (Curelovich et al., 2016; Gagnon et al., 2019).

In order to describe and quantify a pattern it is first necessary to determine the scale in which the pattern is observable (Levin, 1992). Likewise, efforts to understand how ecosystems or communities are organized should be directed towards visualizing patterns that can be perceived and measured within and between systems (Levin, 1992). In recent decades, many studies have focused on variability of rocky shore macrobenthic communities on different spatial scales (Benedetti-Cecchi et al., 2000; Chapman, 2002; Cruz-Motta et al., 2010; Burel et al., 2019). The results of these studies have generally observed high variability on small (cm) and medium (m) scales and have indicated that small-scale processes are as important as large-scale processes. On the other hand, large-scale surveys (km) have revealed some contrasting results, with either little to no regional variability or high variability

(Underwood & Chapman 1996; Benedetti-Cecchi et al., 2001; Frascchetti et al., 2005; Ibanez-Erquiaga et al., 2018; Mariani et al., 2017).

The main drivers of variability on large scales include photoperiod, temperature and precipitation (Cruz-Motta et al., 2010). Larval availability, for instance, is one of the processes affected by such variables considering that species with larval dispersion can show variation between shores located several kilometers apart, across ocean currents (Johnson et al., 2001; Vasconcelos et al., 2014). Small-scale processes, in turn, involve physical and biological factors, such as substrate heterogeneity (composition and topography) (Archambault & Bourget, 1996; Underwood & Chapman, 1996; Benedetti-Cecchi et al., 2001), height above sea level (related to exposure and humidity) (Chappuis et al., 2014), type of development (species with direct development show more variation on a scale of meters (Johnson et al., 2001) and biological interactions (predation and competition) (Little & Kitching, 1996). In response to these variations, the occurrence of organism mosaics is a notable feature of rocky coasts (Menge et al., 1993).

Although the patterns and drivers influencing vertical zonation of benthic communities in mid and high latitude rocky shores are well known (Connell, 1961; Benedetti-Cecchi et al., 2003; Araújo et al., 2005; Chappuis et al., 2014; Gagnon et al., 2019), little information exists on tropical rocky intertidal community structure. This hampers the identification of clear zonation patterns or the understanding of factors controlling zonation in the tropics, considering the amount of factors (see above) that lead to variability and high diversity in tropical environments (Lubchenco, et al., 1984; Coutinho & Zalmon, 2009; Tittensor et al., 2010). Coutinho & Zalmon (2009) emphasized that the importance of such factors is difficult to generalize, since there are many variables involved as well as the interactions between them. Therefore, patterns of distribution and abundance of organisms on rocky shores should not be generalized, including the control by physical agents in the supralittoral or the biological interactions in the infralittoral (Levin, 1992; Coutinho, 1995).

In this paper, we tested whether it would be possible to identify pattern of vertical zonation of benthic sessile communities on tropical rocky shores, and if local changes in temperature, slope and flooding could alter this pattern on a small and medium scale. To test this hypothesis we proposed three questions: (1) is there a pattern of vertical zonation on a regional scale (southern Bahia)?; (2) do local small-scale changes in environmental characteristics lead to distinct vertical zonation

between and within rocky shores?; and (3) what physical variables are driving these patterns? We also compared the vertical zonation observed in southern Bahia rocky shores to general patterns of benthic fauna distribution in tropical and temperate shores.

Material and methods

Study area

We obtained samples from the Costa ($14^{\circ}17'23''\text{S}$, $38^{\circ}59'04''\text{W}$), Tiririca ($14^{\circ}17'12''\text{S}$, $38^{\circ}59'06''\text{W}$) and Morro Pernambuco ($14^{\circ}48'21''\text{S}$, $39^{\circ}01'25''\text{W}$) rocky shores exposed to wave in southern Bahia, Brazil (Figure 1). These rocky shores are composed of metamorphic granulite facies (Sapucaia et al., 2005). The region is characterized as Af (tropical climate) in the Köppen classification, with average temperatures ranging between 22°C and 25°C . Annual rainfall is about 2,700 mm, with rainfall well distributed throughout the year (Torres et al., 2001; Faria-Filho & Araújo, 2003). The tidal regime is mesotidal (spring tide range of 2.5 m). The waves have a predominant northeast direction in the summer (mean height of 1 m) and a southeast direction in the winter (mean height of 1.5 m) (Nascimento et al., 2007; Dominguez, 2009).

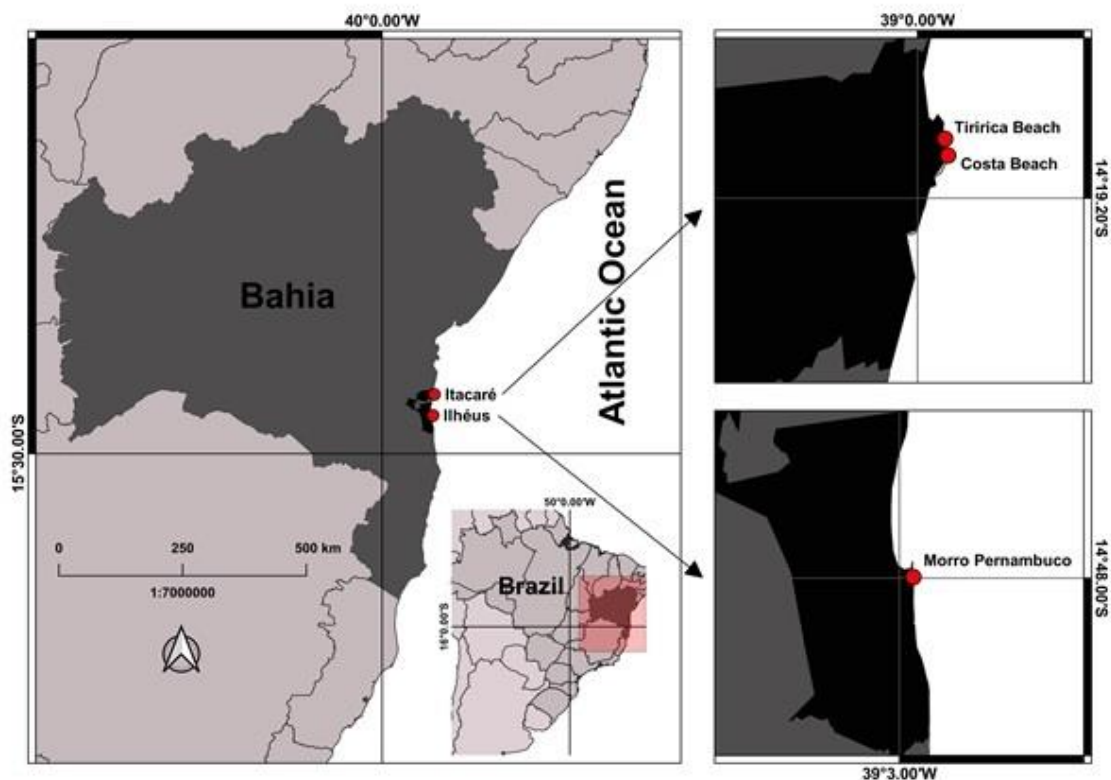


Figure 1. Map of the study area indicating the sampled rocky shores in southern Bahia (Brazil) (Modificado de Santos et al., 2020).

Our sampling took place during spring low tide between June 23 and 25, 2017. Five transects were randomly established on each rocky shore. Transects extended from the upper limit of the high tide influence zone (splash zone) down to the water's edge at low tide (based on previous observations made on spring tide days) (Figure 2a). Along transects, digital photos were taken every 50 cm, using a frame of 50x50 cm (Figure 2b). The percentage of empty and covered surface was estimated using the software CPCe 4.1 (Kohler & Gill, 2006) with 50 random points for each image. We defined a biological zone when a species occupied more than 60% of a photo (i.e. *Brachidontes* zone - horizontal band in which the quadrants were more than 60% covered by the marine mussel *Brachidontes exustus*). We identified the barnacle zone down to the genus (*Chthamalus*): although two species were present (*C. bisinuatus* and *C. stellatus*), it was not possible to distinguish them through photos.

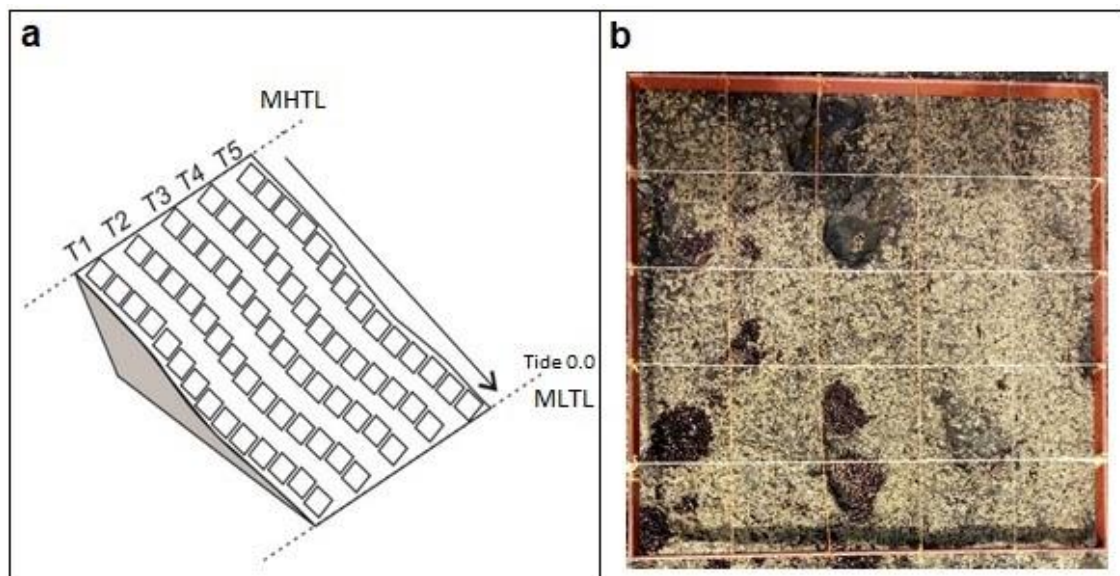


Figure 2. Sampling procedures. a: Sampling design (MHTL – Mean high tide level; MLTL – Mean low tide level). b: Frame used to take photos (50x50 cm) of benthic organisms on rocky shores in southern Bahia (Brazil).

We measured the slope of the rocky shore at 0.5 m intervals according to the protocol developed by the Coastal Benthic Habitats Monitoring Network - ReBentos (Coutinho *et al.*, 2015) and determined the frequency of flooding (considering the tidal table for June 2017 at the Port of Ilhéus, Bahia). Substrate temperature was measured at 0.5 m intervals, every 30 minutes for 13 hours (one full tidal cycle), with a manual infrared laser thermometer.

Data analysis

For each quadrat, richness (total number of taxa), abundance (mean coverage %), diversity (Simpson's index – $1-\lambda$) and evenness (Pielou's index – J) were calculated. Community structure was compared between shores and zones using a Permanova (Factors: Shore – fixed, Zone – fixed and Transect – random and nested in shore) (Anderson et al., 2008). Since most Permanova results were significant, a canonical analysis of principal coordinates (CAP) (Anderson & Willis, 2003) was performed to detect multivariate patterns in benthic communities for each rocky shore. These analyses were based on abundance data $\log(x+1)$ transformed and resemblance matrices calculated using Bray-Curtis similarity.

To link macrobenthic communities and environmental characteristics (temperature, flooding frequency, height above mean sea level and declivity), distance-based linear models (DistLM) were fitted (Anderson, 2005). This technique analyzes and models the relationship between a multivariate data cloud, as described by a resemblance matrix and predictor variables. Resemblance matrices were calculated using Euclidean distance ($\log(x+1)$ transformed data) and Bray-Curtis similarity ($\log(x+1)$ transformed data), respectively. We chose the best models in DistLM using a forward routine with 9999 permutations based on AIC selection criterion (Anderson et al., 2008). We performed analyses and tests using the software Statistica 12.0 and PRIMER 7 + PERMANOVA (Anderson, 2017) with α : 0.05.

Results

The number of quadrats in each transect varied between shores (according to shore length). There were 104 quadrats in Costa, 102 in Tiririca and 62 in Morro Pernambuco. A total of 21 taxa were identified, including two invertebrate species (Mollusca – 1; Crustacea – 1) and 19 macroalgae species (Chlorophyta – 4; Ochrophyta – 4; Rodophyta – 11). Costa had the highest richness (19 taxa) and abundance (84.6% coverage), followed by Tiririca (16 taxa; 81.8% coverage) and Morro Pernambuco (15 taxa; 45.8% coverage). On each shore it was possible to identify 4-5 zones, described below (Figure 3 and Tables 1, 2).

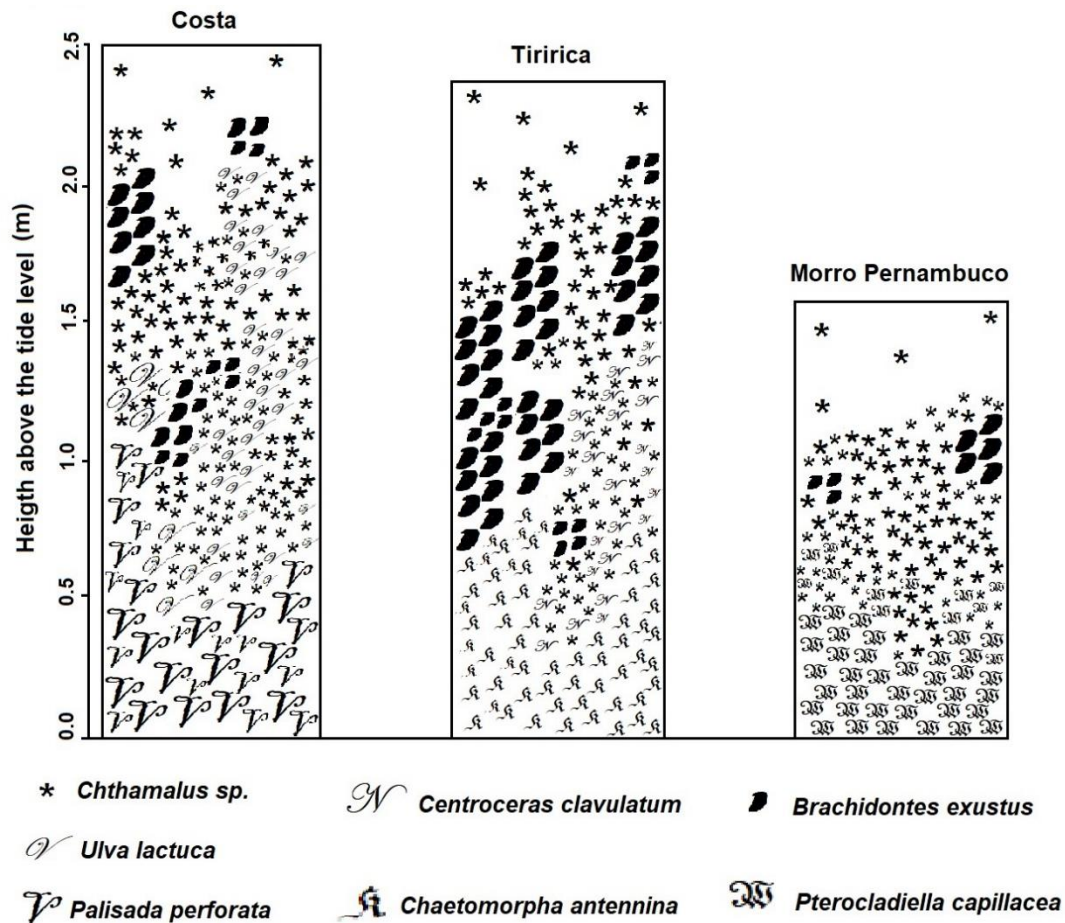


Figura 3. Generalized scheme of vertical zonation of benthic organisms on rocky shores in southern Bahia (Brazil).

Bare rock zone – about 1.5 m in length, almost permanently emerged (frequency of flooding less than 5% - only flooded in spring tides) and with temperatures above 35 °C (maximum of 48.9 °C). Low coverage of organisms (more than 80% of bare rock). Low richness (1-3 taxa). Presence of *Chthamalus* sp. and *Brachidontes exustus*.

Chthamalus zone - extension of approximately 1.1 m (Tiririca) to 3.4 m (Costa), more than 75% of the time emerged, and flooded only in spring tides. Temperature range of 30-35 °C. Occurrence of 2-7 taxa and more than 80% of the substrate covered by organisms. Dominance of *Chthamalus* sp., which covered about 70% of the substrate. Presence of some *B. exustus* individuals (Table 1). Upper and lower boundaries marked respectively by bare rock and dense populations of *B. exustus*.

Brachidontes zone – extension of 0.4 m (Morro Pernambuco) to 2.3 m (Tiririca). Slightly higher temperatures and lower frequency of flooding than in the *Chthamalus* zone. Common zone in depressions. Occurrence of 2-4 taxa and substrate almost

completely covered by organisms ($\geq 90\%$ coverage). Dominance of *B. exustus*, but with *Chthamalus* spp. patches. Upper boundary marked by dense populations of *Chthamalus* spp. and lower boundary marked by the emergence of algae (*Ulva lactuca*, *Centroceras clavulatum* and *Chaetomorpha antennina*) (Table 1).

Chthamalus/Algae zone – extension of 0.4 m (Morro Pernambuco) to almost 2.8 m (Costa). Predominantly flooded (frequency of flooding $\geq 58\%$), with temperatures around 30 °C. Occurrence of 4-7 taxa and substrate with more than 85% coverage. Presence of algae (*Ulva lactuca*, *Centroceras clavulatum*, *Chaetomorpha antennina*) but with dense populations of *Chthamalus* spp. (Table 1). Upper boundary marked by dense populations of *Brachidontes exustus*, and lower boundary, by algae.

Algae zone – extension varying from 1.8 m (Morro Pernambuco) to 3.3 m (Tiririca), predominantly immersed ($\geq 94\%$ of flooding - emerged only in spring tides), and with temperatures around 24-26 °C. Algae-dominated by 7-11 taxa. More than 95% of the substrate covered by algae. Upper limit marked by the presence of *Chthamalus* spp. and lower limit marked by the lowest level of low spring tides.

Table 1. Abundance (mean coverage $\pm$ standard error) of the most common organisms, and ecological descriptors (coverage and richness) of benthic communities on rocky shores in southern Bahia (Brazil). Brock: bare rock zone, Cht: *Chthamalus* zone, Bra: *Brachidontes* zone, Cht/Alg: *Chthamalus*/Algae zone, Alg: Algae zone.

	Brock	Cht	Bra	Cht/Alg	Alg
Costa				2.8 $\pm$ 1.4	2.1 $\pm$ 1.9
				1.8 $\pm$ 1.2	
				14.4 $\pm$ 3.4	4.7 $\pm$ 2.7
					3.8 $\pm$ 2.7
					6.6 $\pm$ 5.5
					11.4 $\pm$ 8.9
				2.4 $\pm$ 1.3	
				6.6 $\pm$ 2.4	7.8 $\pm$ 4.4
				7.7 $\pm$ 7.6	4.1 $\pm$ 3.9
					3.2 $\pm$ 2.2
					7.5 $\pm$ 5.1
					25.5 $\pm$ 4.4
					2 $\pm$ 2
					9.2 $\pm$ 9.2
		8.2 $\pm$ 2.5	54 $\pm$ 5.3	4.9 $\pm$ 2.5	
	12.3 $\pm$ 2.2	71.9 $\pm$ 1.4	35.3 $\pm$ 4.8	46.9 $\pm$ 3.9	2.8 $\pm$ 1.4
	1 $\pm$ 0.1	5.6 $\pm$ 1.1	2.5 $\pm$ 0.5	7.4 $\pm$ 1.5	9.8 $\pm$ 1.1
	21.3 $\pm$ 2.2	88.7 $\pm$ 1.4	89.5 $\pm$ 6.7	91.5 $\pm$ 2.6	96.61 $\pm$ 1.9
	Whole shore				
	19				
	84.6%				
Tiririca				1.1 $\pm$ 0.6	14.8 $\pm$ 11.9
				7.9 $\pm$ 5.9	10.2 $\pm$ 6.9
					3.8 $\pm$ 2.3

Morro de Pernambuco	<i>Centroceras clavulatum</i>				20.4 ± 3.3	11.3 ± 4.9
	<i>Ceramium</i> sp.					6 ± 5.6
	<i>Champia parvula</i>					2.1 ± 2.1
	<i>Palisada perforata</i>				12.8 ± 12.8	2.3 ± 2.3
	<i>Thuretia borneti</i>					18.6 ± 3.6
	<i>Chthamalus</i> sp.	19.4 ± 5.6	65.4 ± 4.7	21.3 ± 4.4	38.1 ± 2.5	2 ± 0.9
	<i>Brachidontes exustus</i>	1.1 ± 0.8	15.1 ± 5.8	72.5 ± 6.6	3.3 ± 1.5	
	Richness	1.4 ± 0.2	3.2 ± 0.7	3.3 ± 0.5	6.7 ± 1.5	7.8 ± 1.3
	Coverage	20.6 ± 5.7	81.5 ± 7.2	96.8 ± 1.2	86.5 ± 8.7	97.7 ± 1.5
	Whole shore					
	Richness	16				
	Coverage	81.8%				
	<i>Chaetomorpha antennina</i>				7 ± 5.1	
	<i>Ulva lactuca</i>				0.5 ± 0.5	2.2 ± 1.1
	<i>Sargassum</i> sp.					20.3 ± 4.5
	<i>Centroceras clavulatum</i>				8.5 ± 6.1	3.6 ± 1.9
	<i>Ceramium</i> sp.					12.4 ± 4.9
	<i>Champia parvula</i>				1 ± 1	
	<i>Jania</i> sp.					23.7 ± 2.1
	<i>Palisada perforata</i>					2.2 ± 1.7
	<i>Pterocladia capillacea</i>				16.7 ± 1.6	24.2 ± 5.5
Morro de Pernambuco	<i>Chthamalus</i> sp.	19.6 ± 3.7	69.9 ± 4.7	26.3 ± 2.3	47.7 ± 6.6	
	<i>Brachidontes exustus</i>		8.5 ± 6.5	72.7 ± 7.3		
	Richness	1.2 ± 0.2	4 ± 0.8	2.5 ± 0.5	4.5 ± 0.6	9.2 ± 0.6
	Coverage	20.5 ± 3.7	81.4 ± 1.9	99 ± 1	85.4 ± 2.7	98.4 ± 1.4
	Whole shore					
	Richness	15				
	Coverage	45.8%				

Table 2. Environmental characteristics (mean ± standard error) on rocky shores in southern Bahia (Brazil). Max: Maximum, Min: Minimum. % flooding: frequency of flooding.

	Zones	Temperature (°C)			% flooding	Extension	Slope (°)
		Max	Min	Average			
Costa	Bare rock	43.9	32.0	37.02 ± 0.40	0.01 ± 0.01	1.3 ± 0.25	25.88 ± 4.54
	<i>Chthamalus</i>	41.7	21.5	32.24 ± 0.76	25.68 ± 8.40	3.4 ± 0.61	20.23 ± 1.58
	<i>Brachidontes</i>	40.7	25.8	34.06 ± 1.39	13.88 ± 8.05	0.7 ± 0.25	16.57 ± 2.79
	<i>Chthamalus</i> /Algae	43.1	21.1	28.81 ± 1.57	58.29 ± 2.25	2.8 ± 1.01	27.37 ± 8.90
	Algae	28.7	21.0	24.11 ± 0.65	95.69 ± 1.93	2.2 ± 0.12	18.23 ± 2.73
Tiririca	Bare rock	41.4	23.0	36.67 ± 0.59	3.24 ± 1.14	1.7 ± 0.53	12.61 ± 2.09
	<i>Chthamalus</i>	43.2	22.9	34.87 ± 2.14	26.39 ± 1.64	1.1 ± 0.39	9.12 ± 0.85
	<i>Brachidontes</i>	40.7	22.2	31.69 ± 2.02	48.15 ± 3.20	2.3 ± 0.60	26.91 ± 7.66
	<i>Chthamalus</i> /Algae	42.4	21.4	32.02 ± 3.96	83.30 ± 7.48	1.4 ± 0.79	27.28 ± 9.04
	Algae	35.9	20.3	26.77 ± 0.92	94.47 ± 3.04	3.3 ± 0.64	16.75 ± 3.09
Morro de Pernambuco	Bare rock	48.9	30.2	37.44 ± 0.83	0.89 ± 0.86	1.4 ± 0.10	43.02 ± 12.05
	<i>Chthamalus</i>	47.2	22.7	34.81 ± 1.78	23.38 ± 6.28	2.1 ± 0.64	28.99 ± 3.51
	<i>Brachidontes</i>	39.4	25.1	34.57 ± 2.49	19.63 ± 4.32	0.4 ± 0.29	33.22 ± 3.78
	<i>Chthamalus</i> /Algae	41.1	23.7	31.27 ± 2.38	75.75 ± 5.27	0.4 ± 0.10	26.44 ± 7.05
	Algae	38.9	20.9	26.12 ± 1.18	94.65 ± 1.83	1.8 ± 0.25	29.93 ± 6.98

Community structure varied significantly between shores and zones, with significant interaction between factors. Zones were always significantly different

within shores. Only the Algae and *Chthamalus*/Algae zones were significantly different between shores (Table 3).

Table 3. Summary of PERMANOVA results for benthic communities on rocky shores in southern Bahia (Brazil). Brock: Bare rock zone, Cht: *Chthamalus* zone, Bra: *Brachidontes* zone, Cht/Alg: *Chthamalus*/Algae zone, Alg: Algae zone, MP: Morro Pernambuco.

	DF	SS	MS	Pseudo-F	<i>p</i>	Unique permutations
Shore	2	10282	5140.9	5.59	<0.01	997
Zone	4	2.07x10 ⁵	51673	56.19	<0.01	998
Shore x Zone	8	40609	5076.2	5.52	<0.01	998
Residuals	253	2.33x10 ⁵	919.53			

Pair-wise tests - Shores				Pair-wise tests - Costa					
	Costa	Tiririca	MP		Brock	Cht	Bra	Cht/Alg	Alg
Costa	-	0.02	0.01	Brock	-	0.01	0.01	<0.01	0.01
Tiririca	1.69	-	0.02	Cht	5.43	-	0.02	0.02	0.01
MP	2.37	3.12	-	Bra	9.31	3.01	-	<0.01	0.03
				Cht/Alg	4.73	2.52	2.95	-	0.01
				Alg	4.24	6.04	3.49	4.59	-

Pari-wise tests - Tiririca						Pair-wise tests - Morro Pernambuco					
	Brock	Cht	Bra	Cht/Alg	Alg		Brock	Cht	Bra	Cht/Alg	Alg
Brock	-	0.0	0.02	0.01	0.01	Brock	-	0.01	0.03	0.02	0.01
Cht	6.84	-	0.01	0.01	0.02	Cht	3.89	-	0.01	<0.01	0.01
Bra	10.48	6.9	-	0.01	0.01	Bra	3.57	3.01	-	<0.01	0.01
Cht/Alg	7.99	6.0	9.64	-	0.03	Cht/Alg	2.83	2.52	2.95	-	0.02
Alg	4.87	4.4	5.99	3.07	-	Alg	6.78	6.04	3.49	4.59	-

Pair-wise tests											
	Brock		Cht			Bra		Cht/Alg		Alg	
	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>T</i>	<i>p</i>		<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
Costa x Tiririca	0.54	0.71	1.94	0.07	1.41	0.16		2.45	0.01	2.26	0.01
Costa x MP	1.19	0.26	1.53	0.07	0.66	0.51		1.59	0.03	3.49	0.01
Tiririca x MP	1.24	0.19	2.45	0.04	0.73	0.61		2.46	0.01	4.32	0.01

In CAP plots, confirming the Permanova results, it was always possible to identify the zones, either when all shores were pooled or when each shore was considered individually (Figure 4).

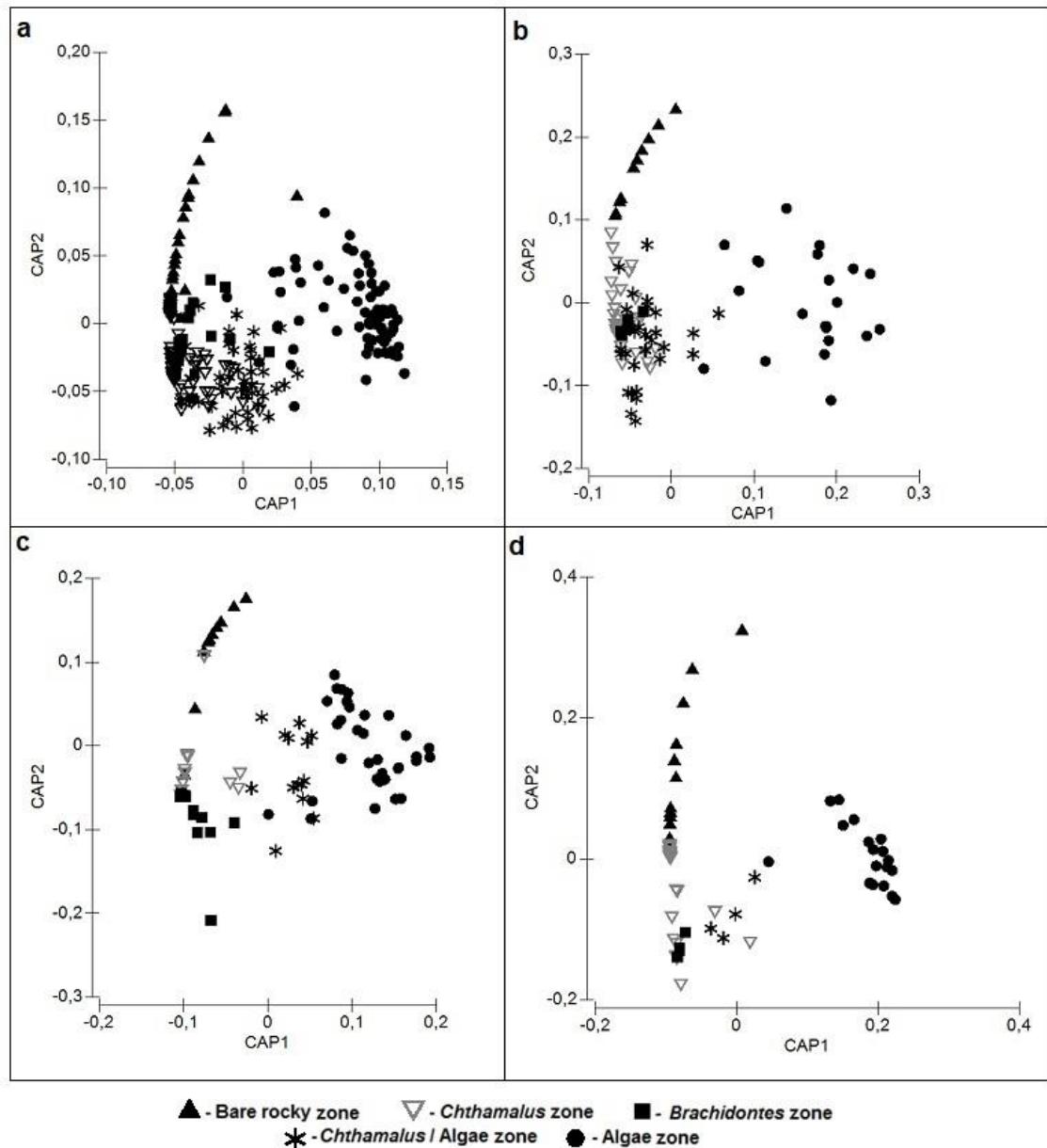


Figura 4. Plots of CAP based on benthos on rocky shores in southern Bahia (Brazil). a: All shores, b: Costa, c: Tiririca, d: Morro Pernambuco.

The environmental variables best correlated with benthos varied between shores and ecological descriptors. Height above mean sea level and flooding frequency were included in most models. Richness was the variable best explained by environmental variables (minimum of 30% and maximum of 65% of variance explained). The best models were fitted for Morro Pernambuco (65% and 51% of variance explained for richness and coverage, respectively) (Table 4).

Table 4. Summary of results for the Distance-based linear model (DistLM) of benthic assemblages against environmental characteristics of rocky shores in southern Bahia (Brazil).

General	Richness	R ² : 0.43	AIC ¹	Pseudo-F	p	Prop. ²
	Height above mean sea level		74.09	175.13	0.01	0.39
	Temperature		71.64	4.4393	0.04	0.01
	Coverage	R ² : 0.29				
	Height above mean sea level		1748.2	92.96	0.01	0.26
	Temperature		1742.5	7.79	0.01	0.02
	Flooding frequency		1739.7	4.73	0.03	0.01
Costa	Richness	R ² : 0.30				
	Height above mean sea level		43.671	40.062	0.001	0.282
	Temperature		43.265	2.363	0.126	0.016
	Coverage	R ² : 0.43				
	Height above mean sea level		655.77	45.101	0.001	0.306
	Flooding frequency		646.4	11.67	0.002	0.071
Tiririca	Richness	R ² : 0.47				
	Flooding frequency		7.389	86.993	0.001	0.465
	Coverage	R ² : 0.27				
	Flooding frequency		678.27	31.741	0.001	0.240
Morro Pernambuco	Slope		676.54	3.682	0.045	0.027
	Richness	R ² : 0.65				
	Flooding frequency		-2.919	114.59	0.001	0.656
	Coverage	R ² : 0.51				
	Height above mean sea level		393.09	48.486	0.001	0.446
	Flooding frequency		392.47	2.545	0.107	0.022
	Temperature		388.69	5.666	0.019	0.047

¹ AIC: Akaike's Information Criterion; ² Prop.: proportion of variance explained.

Discussion

The spatial distribution of intertidal rocky shore benthic communities was analyzed considering two spatial scales (medium – between rocky shores, and small – within rocky shores) in southern Bahia (Brazil). On both scales, there was significant variation in community structure with clear formation of zones or biobands, showing irregular vertical and horizontal distribution patterns. A strong feature of benthic distribution was the formation of a mosaic, with alternate appearance and disappearance of certain biobands.

Some authors did not record well-defined zones for tropical rocky shores when compared to rocky shores in temperate and cold regions (Menge & Lubchenco,

1981; Lubchenco et al., 1984). These authors argued that in the tropics the consumers (predators and herbivores) thus obscure zonation patterns by preventing development of prominent horizontal bands of sessile animals or macroalgae. Another factor that may affect upper zone formation is the mortality caused by physical stress (Lubchenco et al., 1984). However, studies in the tropics have increasingly pointed to the occurrence of these zones, often more numerous than in temperate areas (Brattström, 1980; Masi & Zalmon, 2008; Sibaja-Cordero 2008; Sibaja-Cordero & Cortés, 2008; Zamprogno et al., 2012).

The number of zones and the taxonomic composition of benthos recorded in the present study is similar to the general pattern of vertical zonation of benthic communities described for rocky shores in the tropics (Brattström, 1980; Coutinho, 2004; Sibaja-Cordero, 2008). Coutinho (2004) proposed a general scheme of benthic vertical zonation in Brazilian rocky shores with a supralittoral area dominated by lichens (*Verrucaria*) or cyanophytes (*Calothrix*, *Entophysalis* and others), algae (*Bangia*, *Porphyra*, *Hincksia* and *Ulva*), littorinids and isopods (*Lygia*). Common organisms in the upper mid-littoral are algae (*Lithothamnium*, *Centroceras*, *Ulva* and others), and *Chthamalus bisinuatus* and *C. stellatus* barnacles, while *Tetraclita* barnacles and *Brachidontes* and *Perna* bivalves are usually found in the lower portion. Also common in this level are herbivorous gastropods such as *Lottia*, and *Fissurella*, and predators such as *Stramonita*, *Pisania*, *Morula* and *Leucozonia*. Lastly, in the infralittoral there is a dominance of encrusting coralline algae, accompanied by tufts of other algae (*Jania*, *Ceramium*, *Polysiphonia* and others), with the genus *Sargassum* being commonly found in the infralittoral zone of tropical and subtropical regions along the Brazilian coast. The sequential occurrence of *Chthamalus*, *Brachidontes*, *Chthamalus*/Algae and Algae zones towards the sea has also been recorded in other tropical rocky coasts (Brattström, 1980; Masi & Zalmon, 2008; Sibaja-Cordero, 2008; Zamprogno et al., 2012).

In Costa and Tiririca, the *Chthamalus* zone did not occur uniformly, interspersing with the *Brachidontes* and *Chthamalus*/Algae zone, although it was widely distributed across all shores investigated. The large extent of the *Chthamalus* zone and its occurrence at different shore levels can be explained by physical factors (substrate properties). Raimondi (1988) found that colonization and survival of *Chthamalus* are greater in granitic rocks, which is the type of substrate found in southern Bahia shores. Cracks in granitic rocks may also favor settlement of barnacle

larvae due to them offering rougher substrates (Judge & Craig, 1997), facilitating arrival of larvae at the bottom and their posterior attachment (Crisp, 1955; Skinner & Coutinho, 2005). Besides, granite provides great thermal stability (Li & Ju, 2018), avoiding abrupt changes in substrate temperature throughout the day, reducing thermal stress and increasing survival and growth (Raimondi, 1988).

The *Brachidontes* zone exhibited fragmented distribution within most transects on different rocky shores. *Brachidontes* is a common mytilid bivalve on tropical rocky shores (Menge & Lubchenco, 1981; Zamprogno et al., 2012), with greater abundance in sheltered areas (Coutinho, 2004). It is also possible that the distribution pattern of *Brachidontes* in southern Bahia is related to declivity. The degree of wave exposure and shore slope can influence species distribution on rocky shores (Little & Kitching, 1996), since the slope dissipates wave energy. Thus, the lower the slope of rocky shores, the smaller the effect of waves (Murray et al., 2006). In Tiririca, the flattest shore, the *Brachidontes* zone was denser and more extensive than in the other shores, where *Brachidontes* occurred in scattered patches, and was usually located below or between the *Chthamalus* zone and/or *Chthamalus*/Algae zone. In contrast, in Morro Pernambuco, the steepest shore, the *Brachidontes* zone was reduced and only occurred in a few samples (Figure 3). The higher exposure to waves in Morro Pernambuco may have thus impeded settlement of *Brachidontes* larvae (Paine & Levin, 1981; Vallarino & Elias, 1997), even though barnacles are more resistant to hydrodynamics than other sessile animals (Stephens & Bertness, 1991).

The *Chthamalus*/Algae and Algae zones, found in the lowest portions of all shores, had the highest density and richness. This high richness and mixing of bands forming a mosaic on the lower reaches of rocky shores is typical of tropical regions (Lubchenco et al., 1984), with this pattern being common on rocky shores due to the attenuation of environmental harshness downshore (Lubchenco et al., 1984; Boaventura et al., 2002; Araújo et al., 2005). Accordingly, we observed dense tufts of algae in the Algae zone, dominated by Rhodophyta, following this mosaic-like distribution pattern. As a result, biological interactions in the infralittoral zone (predation, herbivory and competition) can directly contribute to the development of mosaics in benthic communities on a small scale (Connell, 1972; Williams et al., 2000; Benedetti-Cecchi et al., 2001).

The upper zone was similar on all shores on both scales, with a dominance of bare rock and *Chthamalus* spp. These results suggest that similar processes are operating at the higher levels for all rocky shores. These areas had the highest temperatures and lowest flooding frequencies (Table 2). The dominant *Chthamalus*, therefore, reinforce the stressful environmental characteristics of these shores (Connell, 1972; Menge et al., 1985). Connell's (1961) classic experiments with barnacles showed that most species on the upper limit of distribution are mainly controlled by abiotic drivers, among them duration of exposure to air and temperature, as observed in southern Bahia rocky shores.

Extension and position of zones were not uniform between shores, indicating that small-scale habitat characteristics may be driving organism distribution. Previous works investigating spatial scale distribution patterns (Underwood, 1981; Archambault & Bourget, 1996; Underwood & Chapman, 1996; Fraschetti et al., 2005) have addressed significant relationships between small and large scales. Thus, within certain levels, several mosaics of different species can coexist (assemblages) (Araújo et al., 2005). It is essential to identify small-scale variation in the structure of assemblages within large zones, along the vertical gradient, since this recognition makes it possible to formulate hypotheses about the processes determining such patterns (Underwood & Chapman, 1996; Menge et al., 2003; Araújo et al., 2005).

The irregular distribution pattern recorded for the zones in the intertidal may be due to the greater extension (in meters), greater environmental variation (i.e. frequency of flooding, temperature), and greater irregularities in the substrate (field observations) concentrated in this habitat. Substrate irregularities, for example, as recorded for some transects in the Costa and Tiririca shores, may increase formation of different microsystems such as small tidal pools and locations with higher humidity retention. Physical conditions within microhabitats also vary in tide cycles, as well as being subject to random disturbances. During such changes, opportunistic species may become dominant in specific microhabitats (Little & Kitching, 1996). This supports the hypothesis that processes acting locally (within habitats) may have greater influence on community structural patterns than processes occurring on a large spatial scale (Coleman, 2002).

Underwood & Chapman (1996), similarly, discussed that some species are associated with small habitat patches (crevices and cracks) by random dispersion in suitable microhabitats along the coast, resulting in large peaks of abundance that can

range from a scale of centimeters to hundreds of meters. Archambault & Bourget (1996), similarly, when analyzing the proportion of variability on large and small spatial scales, observed that variability in richness was explained by a large scale (km), while differences in abundances were attributed to small-scale spatial heterogeneity (cm).

Macrobenthic communities in *Algae/Chthamalus* and *Algae* zones varied significantly on a regional scale (between rocky shores). These results suggest that patterns observed at the lower levels cannot be generalized to large spatial scales (Foster, 1990; Crowe & Underwood 1999; Fraschetti et al., 2005). Therefore, some affirmatives that are widely recognized as generalizing the organization of these communities, based only on small-scale experiments, are unfounded (Foster, 1990). It should be recognized that ecological systems often exhibit heterogeneity and irregularities over a wide range of scales, and these intermittences are critical to population dynamics, community organization and stability, and nutrient cycling (Levin, 1992).

Spatial heterogeneity appears to be a common pattern in algal assemblages (Menge & Lubchenco, 1981; Foster, 1990; Benedetti-Cecchi et al., 2001; Archambault & Bourget, 1996; Fraschetti et al., 2005). A complex junction of processes including colonization history, substrate heterogeneity on small-scale biological interactions and the physiological needs of organisms may be acting on specific species, leading to significant variation in the community structure within the habitat (Coleman, 2002; Araújo et al., 2005). Accordingly, Coleman (2002) indicated that processes occurring on a small scale in the sublittoral zone can increase variation beyond those that cause differences between habitats.

Community patterns (richness and abundance) were best answered by height above sea level and flooding frequency, acting on different scales on each rocky shore, as revealed by the multivariate analysis of distance-based linear models (DistLM). The strongest explanatory power relating abundance and height was observed in Morro Pernambuco, where higher slopes and lower irregularity (field observation) were recorded in all transects. Substrate aspects are important to understand the variability and distribution of zones in areas above tidal level (Benedetti-Cecchi, 2000). The results of the DistLM were very categorical in showing the homogeneous pattern exhibited by habitats in Morro Pernambuco. This indicates that on rocky shores with reduced topographic complexity, physical factors have a

better explanatory power concerning macrobenthic community abundance (Benedetti-Cecchi, 2001). In Costa, the explanatory power (R^2 : 0.30) of the model, although significant, indicated that for this shore the location of species patches may be a function of the height above tidal level. Benedetti-Cecchi (2000) suggested that species less tolerant to areas that retain more humidity, which tend to form on horizontal substrates, are more abundant on steeper slopes where tide pools are difficult to form. This indicates that spatial heterogeneity in the habitat structure may be associated with variation in the distribution of organisms, regardless of tide height (Benedetti-Cecchi, 2000; Benedetti-Cecchi, 2001).

In understanding that the description of benthic communities will change depending on the scale of the chosen analysis (Levin, 1992; Underwood & Chapman, 1996; Fraschetti et al., 2005), one must try to understand how the description of the system changes on different scales, given there is no unique correct scale to describe a system and the description of variability depends on the window through which the system is viewed (Levin, 1992). Therefore, we suggest that future studies focusing on the description of vertical zonation on tropical rocky shores should consider the scale and the small-scale changes on physical variables driving patterns. It is important to consider that on shores with the same degree of exposure, local heterogeneity in habitat characteristics can direct or indirectly influence the distribution of benthic communities.

References

- Anderson, M.J., & Willis, T.J. (2003). Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84, 511-525.
- Anderson, M.J. (2005). PERMANOVA: a FORTRAN computer program to calculate a distance-based multivariate analysis for a linear model. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand, 26, 32-46.
- Anderson, M.J., Gorley, R., & Clarke, K.P. (2008). PERMANOVA+for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E, Plymouth.
- Anderson, M.J. (2017). Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). Wiley StatsRef: Statist. Refer. 1-15.
- Andrade, M., Soares, A., Figueira, E., & Freitas, R. (2018) Biochemical changes in mussels submitted to different time periods of air exposure. *Environmental Science and Pollution Research* 25, 8903-8913.

- Araújo, R., Bárbara, I., Sousa-Pinto, I., & Quintino, V. (2005). Spatial variability of intertidal rocky shore assemblages in the northwest coast of Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64, 658-670.
- Archambault, P., & Bourget, E. (1996). Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Marine Ecology Progress Series* 136, 111-121.
- Begon, M., Townsend, C.R., & Harper, J.L. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Artmed Editora, 752 p., Porto Alegre, 2009.
- Benedetti-Cecchi, L., Bulleri, F., & Cinelli, F. (2000). The interplay of physical and biological factors in maintaining mid-shore and low-shore assemblages on rocky coasts in the north-west Mediterranean. *Oecologia* 123, 406-417.
- Benedetti-Cecchi, L. (2001). Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. *Marine Ecology Progress Series* 215, 79-92.
- Benedetti-Cecchi, L., Maggi, E., Bertocci, I., Vaselli, S., Micheli, F., Osio, G. C., & Cinelli, F. (2003). Variation in rocky shore assemblages in the northwestern Mediterranean: contrasts between islands and the mainland. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 293, 193-215.
- Benson, K. R. (2002). The Study of Vertical Zonation on Rocky Intertidal Shores—A Historical Perspective 1, 2. *Integrative and Comparative Biology* 42, 776-779.
- Boaventura, D., Ré, P., Cancela da Fonseca, L., & Hawkins, S. J. (2002). Intertidal rocky shore communities of the continental Portuguese coast: analysis of distribution patterns. *Marine Ecology* 23, 69-90.
- Brattström, H. (1980). Rocky-shore zonation in the Santa Marta area, Colombia. *Sarsia* 65, 163-226.
- Burel, T., Schaal, G., Grall, J., Le Duff, M., Chapalain, G., Schmitt, B., Gemin, M., Boucher, O., & Gall, E.A. (2019). Small-scale effects of hydrodynamics on the structure of intertidal macroalgal communities: A novel approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 226, 106290.
- Chappuis, E., Terradas, M., Cefalì, M.E., Mariani, S., & Ballesteros, E. (2014). Vertical zonation is the main distribution pattern of littoral assemblages on rocky shores at a regional scale. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 147, 113-122.
- Chapman, M.G. (2002). Patterns of spatial and temporal variation of macrofauna under boulders in a sheltered boulder field. *Austral Ecology* 27, 211-228.
- Clarke, K.R., & Gorley, R.N. (2015). Getting started with PRIMER v7. PRIMER-E, Plymouth.
- Coleman, M.A. (2002). Small-scale spatial variability in intertidal and subtidal turfing algal assemblages and the temporal generality of these patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 267, 53-74.
- Connell, J.H. (1961). The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42, 710-723.

- Connell, J.H. (1972). Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual review of ecology and systematics* 3, 169-192.
- Coutinho, R. (1995). Avaliação crítica das causas da zonation dos organismos bentônicos em costões rochosos. *Oecologia Brasiliensis* 1, 259-271.
- Coutinho, R. Programa Nacional da Biodiversidade: PRONABIO - projeto de conservação e utilização sustentável da diversidade biológica brasileira: Probio. *Guia para o licenciamento ambiental, Atividades de Sísmica Marítima na Costa Brasileira, Atividades de Perfuração de Óleo e Gás, Arraial do Cabo*, 102 p., 2004.
- Coutinho, R. & Zalmon, I.R. (2009). O Bentos de costões rochosos, p. 281-298, in: Pereira, R.C. & Soares-Gomes, A. (Eds.), *Biologia Marinha*. Interciência, Rio de Janeiro.
- Coutinho, R., Széchy, M.T.M., López, M.S., Christofolletti, R.A.; Berchez, F., Yaginuma, L.E., Rocha, R.M., Siviero, F.N., Ghilardi-Lopes, N.P., Ferreira, C.E.L., Gonçalves, J.E.A., Masi, B.P., Correia, M.D., Sovierzoski, H.H., Skinner, L.F., & Zalmon, I.R. Monitoramento de longo prazo de costões rochosos, p. 180-193, in: Turra, A., & Denadai, M.R. *Protocolos para o Monitoramento de Habitats Bentônicos Costeiros - Rede de Monitoramento de Habitats Bentônicos Costeiros - ReBentos* (Org.), São Paulo: Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, 258 p., 2015.
- Crisp, D.J. (1955). The behaviour of barnacle cyprids in relation to water movement over a surface. *Journal Experimental Biology* 32, 569-590.
- Crowe, T.P., & Underwood, A.J. (1999). Differences in dispersal of an intertidal gastropod in two habitats: the need for and design of repeated experimental transplantation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 237, 31-60.
- Cruz-Motta, J.J., Miloslavich, P., Palomo, G., Iken, K., Konar, B., Pohle, G., Trott, T., Benedetti-Cecchi, L., Herrera, C., Hernandez, A., Sardi, A., Bueno, A., Castillo, J., Klein, E., Guerra-Castro, E., Gobin, J., Gomez, D.I., Riosmena-Rodriguez, R., Mead, A., Bigatti, G., Knowlton, A., & Shirayama, Y. (2010). Patterns of spatial variation of assemblages associated with intertidal rocky shores: a global perspective. *PloS one*, 5, e14354.
- Curelovich, J., Lovrich, G.A., & Calcagno, J.A. (2016). The role of the predator *Trophon geversianus* in an intertidal population of *Mytilus chilensis* in a rocky shore of the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Marine Biology Research* 12, 1053-1063.
- Dias, G.M., Christofolletti, R.A., Kitazawa, K., & Jenkins, S.R. (2018). Environmental heterogeneity at small spatial scales affects population and community dynamics on intertidal rocky shores of a threatened bay system. *Ocean & Coastal Management* 164, 52-59.
- Dominguez, J.M.L. (2009). The coastal zone of Brazil, p. 17-51, in: Dillenburg, S.R. & Hesp, P.A. (Eds.), *Geology and geomorphology of holocene coastal barriers of Brazil*. Springer, Berlin, Heidelberg.

- Faria-Filho, A.F. & Araujo, Q.R. (2003). Zoneamento do meio físico do município de Ilhéus, Bahia, Brasil, utilizando a técnica de geoprocessamento, Centro de Pesquisas do Cacau CEPLAC/CEPEC, 20 p., Ilhéus.
- Foster, M.S. (1990). Organization of macroalgal assemblages in the Northeast Pacific: the assumption of homogeneity and the illusion of generality. *Hydrobiologia*, 192, 21-33.
- Fraschetti, S., Terlizzi, A., & Benedetti-Cecchi, L. (2005). Patterns of distribution of marine assemblages from rocky shores: evidence of relevant scales of variation. *Marine Ecology Progress Series* 296, 13-29.
- Gagnon, K.; Gräfnings, M., & Boström, C. (2019). Trophic role of the mesopredatory three-spined stickleback in habitats of varying complexity. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 510, 46-53.
- Hutchinson, G.E. (1953). The concept of pattern in ecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 105, 1-12.
- Ibanez-Erquiaga, B., Pacheco, A.S., Rivadeneira, M.M., & Tejada, C.L. (2018). Biogeographical zonation of rocky intertidal communities along the coast of Peru (3.5–13.5 S Southeast Pacific). *PloS one*, 13, e0208244.
- Judge, M.L., & Craig, S.F. (1997). Positive flow dependence in the initial colonization of a fouling community: results from in situ water current manipulations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 210, 209-222.
- Johnson, M.P., Allcock, A.L., Pye, S.E., Chambers, S.J., & Fitton, D.M. (2001). The effects of dispersal mode on the spatial distribution patterns of intertidal molluscs. *Journal Animal Ecology* 70, 641-649.
- Kjellman, F.R. (1877). Über die Algenvegetation des murmanschen Meeres, an der Westküste von Nowaja Semlja und Wajgatsch. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis* 3, 1-85.
- Kjellman, F.R. (1978). Über Algenregionen und Algenformationen im Ostlichen Skager Rack. *K. Svenska Vetensk. Akad. Handl* 5, 1-35.
- Kohler, K.E., & Gill, S.M. (2006). Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers & Geosciences* 32, 1259-1269.
- La Peyre, J.F., Casas, S.M., & Supan, J.E. (2018). Effects of controlled air exposure on the survival, growth, condition, pathogen loads and refrigerated shelf life of eastern oysters. *Aquaculture Research* 49, 19-29.
- Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology* 73, 1943-1967.
- Lewis, J.R. (1964). *The Ecology of Rocky Shores*. English Universities Press, London.
- Li, B. & Ju, F. (2018). Thermal stability of granite for high temperature thermal energy storage in concentrating solar power plants. *Applied Thermal Engineering* 138, 409-416.

- Little, C., & Kitching, J.A. (1996). The biology of rocky shores. Oxford University Press, Oxford.
- Lubchenco, J., Menge, B.A., Garrity, S.D., Lubchenco, P.J., Ashkenas, L.R., Gaines, S.D., Emlet, R., Lucas, J., & Strauss, S. (1984). Structure, persistence, and role of consumers in a tropical rocky intertidal community (Taboguilla Island, Bay of Panama). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 78, 23-73.
- Mariani, S., Pinedo, S., Terradas, M., Cefalì, M.E., Chappuis, E., & Ballesteros, E. (2017). Habitat structure and zonation patterns of northwestern Mediterranean shoreline strands. *Scientia Marina* 81, 269-282.
- Masi, B. P., & Zalmon, I. R. (2008). Zonação de comunidade bêntica do entremarés em molhes sob diferente hidrodinamismo na costa norte do estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 25, 662-673.
- Masi, B.P., Macedo, I.M., & Zalmon, I.R. (2009). Benthic community zonation in a breakwater on the north coast of the state of Rio de Janeiro, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 52, 637-646.
- Menge, B.A., & Lubchenco, J. (1981). Community organization in temperate and tropical rocky intertidal habitats: prey refuges in relation to consumer pressure gradients. *Ecological Monographs* 51, 429-450.
- Menge, B.A., Lubchenco, J., & Ashkenas, L.R. (1985). Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical rocky intertidal community. *Oecologia*, 65, 394-405.
- Menge, B.A., Farrell, T.M., Oison, A.M., van Tamelen, P., & Turner, T. (1993). Algal recruitment and the maintenance of a plant mosaic in the low intertidal region on the Oregon coast. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 170, 91-116.
- Menge, B.A., Lubchenco, J., Bracken, M.E.S., Chan, F., Foley, M.M., Freidenburg, T.L., Gaines, S.D., Hudson, G., Krenz, C., Leslie, H., Menge, D.N.L., Russell, R., & Webster, M.S. (2003). Coastal oceanography sets the pace of rocky intertidal community dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100, 12229-12234.
- Murray, S.N.; Ambrose, R., & Dethier, M.N. (2006). Monitoring rocky shores. University of California Press, Los Angeles.
- Nascimento, L., Bittencourt, A., Santos, A., & Dominguez, J. (2007). Deriva litorânea ao longo da Costa do Cacau, Bahia: repercussões na geomorfologia costeira. *Pesquisas em Geociências* 34, 45-56.
- Paine, R.T., & Levin, S.A. (1981). Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs* 51, 145-178.
- Raimondi, P.T. (1988). Rock type affects settlement, recruitment, and zonation of the barnacle *Chthamalus anisopoma* Pilsbury. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 123, 253-267.
- Rubal, M., Veiga, P., Cacabelos, E., Moreira, J., & Sousa-Pinto, I. (2013). Increasing sea surface temperature and range shifts of intertidal gastropods along the Iberian Peninsula. *Journal Sea Research* 77, 1-10.

- Santos, E.C., Craveiro, N., & Rosa-Filho, J.S. (2020). O papel do substrato na distribuição espacial de *Echinolittorina lineolata* (ORBIGNY, 1840) em costões rochosos do sul da Bahia (Brasil). *Enciclopédia Biosfera* 17, 391-401.
- Sapucaia, N.S., Argollo, R.M.D., & Barbosa, J.S.F. (2005). Teores de potássio, urânio, tório e taxa de produção de calor radiogênico no embasamento adjacente às bacias sedimentares de Camamu e Almada, Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Geofísica* 23, 453-475.
- Schonbeck, M.W., & Norton, T.A. (1978). Factors controlling the upper limits of fucoid algae on the shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 31, 303-313.
- Schonbeck, M.W., & Norton, T.A. (1979). An investigation of drought avoidance in intertidal fucoid algae. *Botanica Marina* 22, 133-144.
- Sibaja-Cordero, J.A. (2008). Vertical zonation in the rocky intertidal at Cocos Island (Isla del Coco), Costa Rica: A comparison with other tropical locations. *Revista Biología Tropical* 56, 171-187.
- Sibaja-Cordero, J.A., & Cortés, J. (2008). Vertical zonation of rocky intertidal organisms in a seasonal upwelling area (Eastern Tropical Pacific). *Revista Biología Tropical* 56, 91-104.
- Skinner, L.F., & Coutinho, R. (2005). Effect of microhabitat distribution and substrate roughness on barnacle *Tetraclita stalactifera* (Lamarck, 1818) settlement. *Brazilian Archives Biology Technology* 48, 109-113.
- Stephens, E.G., & Bertness, M.D. (1991). Mussel facilitation of barnacle survival in a sheltered bay habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 145, 33-48.
- Stephenson, T.A., & Stephenson, A. (1949). The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *The Journal of Ecology* 37, 289-305.
- Stickle, W.B., Carrington, E., & Hayford, H. (2017). Seasonal changes in the thermal regime and gastropod tolerance to temperature and desiccation stress in the rocky intertidal zone. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 488, 83-91.
- Tittensor, D.P., Mora, C., Jetz, W., Lotze, H.K., Ricard, D., Berghe, E.V., & Worm, B. (2010). Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. *Nature* 466, 1098.
- Torres, M.L.M., Rego, N.C., Geuz, F., Levy, M.C., & Moreau, M. (2001). *Programa de recuperação das bacias dos rios Cachoeira e Almada-Diagnóstico Regional*. Núcleo de bacias hidrográficas da UESC, Superintendência de Recursos Hídricos do Estado da Bahia.
- Umanzor, S., Ladah, L., Calderon-Aguilera, L.E., & Zertuche-González, J.A. (2019). Testing the relative importance of intertidal seaweeds as ecosystem engineers across tidal heights. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 511, 100-107.

- Underwood, A.J. (1981). Structure of a rocky intertidal community in New South Wales: patterns of vertical distribution and seasonal changes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 51, 57-85.
- Underwood, A.J., & Chapman, M.G. (1996). Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. *Oecologia* 107, 212-224.
- Valdivia, N., Segovia-Rivera, V., Fica, E., Bonta, C.C., Aguilera, M.A., & Broitman, B.R. (2017). Context-dependent functional dispersion across similar ranges of trait space covered by intertidal rocky shore communities. *Ecology and Evolution* 7, 1882-1891.
- Vallarino, E.A., & Elias, R. (1997). The Dynamics of an Introduced: *Balanus glandula* population in the southwestern atlantic rocky shores. The consequences on the intertidal community. *Marine Ecology* 18, 319-335.
- Vasconcelos, R.P., Eggleston, D.B., Le Pape, O., & Tulp, I. (2014). Patterns and processes of habitat-specific demographic variability in exploited marine species. *ICES Journal of Marine Science* 71, 638-647.
- Verrill, A.E., & Smith, S.I. (1873). Report on the invertebrate animals of Vineyard Sound and the adjacent waters, with an account of the physical features of the region, p. 295–778, in: Baird, S.F. (Ed.). *Report on the Conditions of the Sea Fisheries of the South Coast of New England in 1871 and 1872*. United State Commission of Fish and Fisheries, Washington, DC.
- Williams, G.A., Davies, M.S., & Nagarkar, S. (2000). Primary succession on a seasonal tropical rocky shore: the relative roles of spatial heterogeneity and herbivory. *Marine Ecology Progress Series* 203, 81-94.
- Zamprogno, G.C., Fernandes, F.C., & Fernandes, L.L. (2012). Temporal and spatial variation of rocky shores intertidal benthic communities in Southeast Brazil. *Iheringia. Série Zoologia* 102, 375-383.

3.2 VARIAÇÕES ESPACIAIS E TEMPORAIS NO ASSENTAMENTO DA MACROFAUNA BÊNTICA EM COSTÕES ROCHOSOS TROPICAIS (BAHIA, BRASIL)

Resumo

O objetivo do trabalho é de analisar o padrão de colonização da macrofauna bêntica em costões rochosos tropicais em escala espaciais e temporais, testando a hipótese de que as variações espaciais e temporais locais nas características ambientais modulam a colonização da fauna bêntica nos costões do sul da Bahia (Bahia). Foi realizado um experimento em dois costões rochosos expostos, Concha e Morro de Pernambuco. Na zona entremarés (mediolitoral médio e mediolitoral inferior) de cada costão foram implantados dois tipos de unidades artificiais (cinco por zona), placas de Polyvinyl chloride (PVC – zona média) e grama artificial de polietileno (zona inferior) na forma de quadrados de 10 cm de lado, que permaneceram no campo por 30 dias, durante 12 meses (novembro de 2018 a outubro de 2019). Foram coletados 14.714 indivíduos, distribuídos em 96 táxons distribuídos classificados em Platyhelminthes (1 táxons), Nemertea (1), Polychaeta (27), Mollusca (31), Crustacea (31), Chelicerata (5), Hexapoda (1) e Echinodermata (2). O padrão de colonização da macrofauna bêntica apresentou evidente variação na abundância e riqueza temporal e espacialmente. A influência da escala temporal, em função do tempo de estabelecimento de facilitadores ou inibidores e os efeitos da heterogeneidade do habitat, em pequena escala espacial (escala local), foram preponderantes para a colonização e para o domínio de determinados grupos de organismos nas comunidades.

Palavras-chave: Colonização, unidades artificiais, entremarés, comunidade macrobentônica.

Abstract

The objective of the work is to analyze the pattern of colonization of benthic macrofauna in tropical rocky shores on spatial and temporal scales, testing the hypothesis that local spatial and temporal variations in environmental characteristics modulate the colonization of benthic fauna in the southern coast of Bahia (Bahia). An experiment was carried out on two exposed rocky shores, Concha and Morro de Pernambuco. In the intertidal zone (medium midlittoral and lower midlittoral) of each coast, two types of artificial units (five per zone), Polyvinyl chloride (PVC - middle zone) and polyethylene artificial grass (lower zone) 10cm squares plates were implanted, which remained in the field for 30 days, through 12 months (November 2018 to October 2019). A total of 14,714 individuals were collected, distributed in 96 taxa distributed in Platyhelminthes (1 taxa), Nemertea (1), Polychaeta (27), Mollusca (31), Crustacea (31), Chelicerata (5), Hexapoda (1) and Echinodermata (2). The benthic macrofauna colonization pattern showed an evident variation in abundance and richness throughout time and space. The influence of the temporal scale, depending on the time of establishment of facilitators or inhibitors and the effects of habitat heterogeneity, on a small spatial scale (local scale), were preponderant for

colonization and for the dominance of certain groups of organisms in the communities.

Keywords: Colonization, artificial units, intertidal, macrobenthic community.

Introdução

A maioria dos organismos que compõe a comunidade macrobêntica exhibe ciclo de vida complexo que compreende fase planctônica larval, e subseqüentes fases juvenil e adulta bêntica, com padrões de assentamento que podem ser altamente variáveis no espaço e no tempo (Thorson, 1950; Pineda et al., 2009). Por outro lado, existem organismos que não apresentam estágio larval, os adultos produzem descendentes diretos, com forma semelhante aos adultos, mas ainda incapazes de reproduzir (Speight & Henderson, 2013).

Muitas das larvas de macroinvertebrados bênticos assentam no habitat de origem, perto dos seus genitores (Fraschetti et al., 2003); enquanto outras são levadas pelas correntes para locais distando poucos metros até centenas de quilômetros (Fraschetti et al., 2003; Navarrete et al., 2008; South, 2016). Em função da duração da fase larval planctônica as espécies marinhas podem ser divididas em dois grupos: planctotóxicos, que necessitam se alimentar, e lecitotóxicos, os quais fazem pouca ou nenhuma alimentação durante a fase, dependendo do estoque energético fornecido pelos genitores (Speight & Henderson, 2013). Isso determinará, em certa medida, as distâncias que as larvas podem alcançar (Speight & Henderson, 2013).

O estágio larval geralmente finaliza quando as larvas identificam um estímulo de assentamento altamente específico, indicando o surgimento de um habitat adequado para seu estabelecimento (Ompi, 2011; Lee, et al., 2012; Bell et al., 2015; Navarrete et al., 2015). Esses estímulos podem ser químicos, como a liberação de subprodutos de bactérias no substrato (Leal et al., 2018) ou físicos, como os efeitos da elevação da maré (Lee et al., 2012), o regime de ondas (Navarrete et al., 2015), a temperatura (Baragil & Anil, 2017), o conjunto de processos hidrodinâmicos (Eckman, 1983), e a topografia de fundo (Chiba, 2000). Também compostos químicos produzidos por adultos da mesma espécie podem estimular o assentamento (Connell, 1972; Lubchenco et al., 1984; Bell et al., 2015).

A colonização descreve um processo de vários estágios: produção larval, dispersão, tempo de vida no plâncton, escolha do lugar, assentamento e

estabelecimento (Mumby & Dytham, 2006). Ao longo desse processo as espécies interagem com o habitat em escala local e regional, podendo essa interação variar em diferentes locais, dependendo do tipo e da complexidade estrutural do substrato, da escala temporal e da disponibilidade de larvas e de espaço para assentamento (Chapman, 2002; Brown, 2005; Antoniadou et al., 2010; Hebert et al., 2017).

A intensidade, ou a amplitude, do sucesso no recrutamento dos primeiros organismos a colonizarem o substrato pode causar impactos nas espécies que assentam posteriormente, dependendo da extensão em que elas são facilitadas, toleradas ou inibidas (Sousa 1979; Antoniadou et al., 2010; Hebert et al., 2017). Os primeiros colonizadores comumente são os microrganismos que compõem a microbiota marinha, formada basicamente por bactérias e diatomáceas, as quais tem a capacidade de colonizar o substrato rapidamente. Em seguida, é produzida uma complexa camada de biofilme que apresenta considerável função nos ciclos ecológicos (Qian et al., 2007; Antunes et al., 2019).

O processo de assentamento e colonização dos organismos é crucial para o sucesso das espécies no habitat, pois é nesse momento que tudo inicia (Levin, 2006). Para ambientes complexos, como os costões rochosos - ecossistemas naturalmente fragmentados, formadas por manchas de habitat que podem estar isoladas; a discussão sobre dispersão, assentamento e colonização é fundamental para compreender os limites de distribuição de determinadas espécies, em escalas espaciais e temporais (Dethier, 2003; Johnson, 2006; Levin 2006). Considerando que as manchas de habitat variam em tamanho e distância, experimentos buscando compreender o estabelecimento das comunidades fornecem informações sobre quais espécies são capazes de manter subpopulações em diferentes escalas espaciais, apesar de existirem barreiras de dispersão dos propágulos (Dethier, 2003).

Com o objetivo de esclarecer se o padrão de colonização da macrofauna bêntica em costões rochosos tropicais é modificado em escala espaciais e temporais, testamos a hipótese de que as variações espaciais e temporais locais nas características ambientais modulam a colonização da fauna bêntica nos costões do sul da Bahia (Bahia).

Material e métodos

Área de estudo

O experimento foi realizado em dois costões rochosos expostos, a Praia da Concha - Itacaré ($14^{\circ}16'29.90''\text{S}$, $38^{\circ}59'11.26''\text{O}$) e a face externa do Morro de Pernambuco (MP) - Ilhéus ($14^{\circ}48'21.65''\text{S}$, $39^{\circ}01'26.22''\text{O}$) localizados no sul da Bahia (Figura 1). O clima na região é do tipo Af (tropical super úmido), com temperaturas médias anuais variando entre 22°C e 25°C . A pluviosidade alcança 2.700 mm em locais próximos ao litoral. O regime pluviométrico é regular, com chuvas abundantes, bem distribuídas durante o ano (Torres, 2001; Faria-Filho & Araújo, 2003). No período experimental, foi observada uma maior precipitação de março à julho, e menor entre agosto e dezembro. O regime de marés é do tipo mesomaré, com amplitude de até 2,5 m. As ondas têm direção predominante de nordeste no verão (altura média 1 m) e sudeste no inverno (altura média 1,5 m) (Nascimento et al., 2007; Dominguez, 2009).

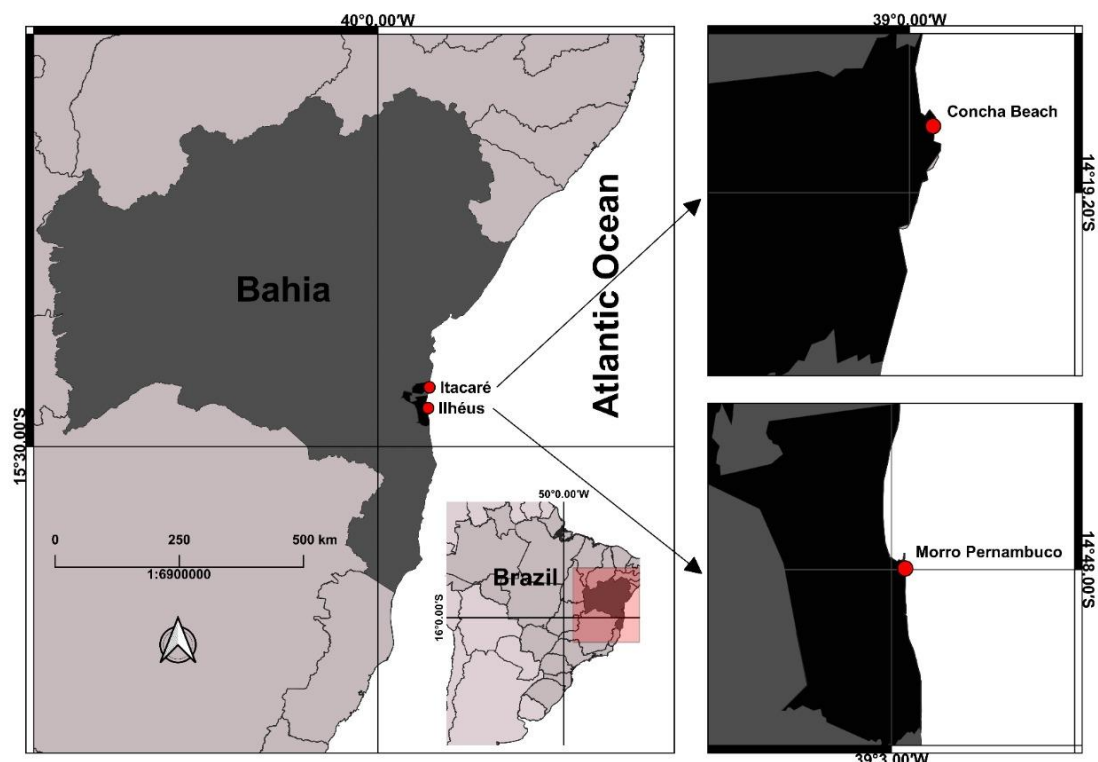


Figura 1. Mapa da área de estudo destacando a localização dos costões rochosos da Praia da Concha, Itacaré e Morro Pernambuco, Ilhéus – Bahia, Brasil (Modificado de Santos et al., 2020).

Desenho experimental

Foram instalados dois tipos de unidades artificiais de substrato (UAS) (placas de *Polyvinyl chloride* – PVC, e grama artificial de polietileno) no mediolitoral,

compreendendo a região entremarés. Os locais de instalação das unidades foram classificados em mediolitoral médio e mediolitoral inferior. No médio, dominado por *Chthamalus* sp. e *Brachidontes exustus*, foram inseridas as placas de PVC, e no inferior, zona dominada por macroalgas, grama artificial. Nas diferentes zonas foram removidas (cinco por zona), com uma espátula, áreas de cobertura natural de 13 x 13 cm, para evitar o efeito da borda. Em seguida, implantamos as unidades artificiais, com dimensão de 10 X 10cm, as quais foram fixadas com parafusos inox, chumbados com resina epóxi. Os painéis de unidades de grama foram anexados em pedaços de PVC para manter a rigidez do material. Foram aderidas no fundo de todas unidades artificiais um painel emborrachado para evitar o atrito direto do PVC com a rocha, e assim reduzir perdas. Essas unidades ficaram fixadas no campo, durante um período de 30 dias, para colonização dos organismos. Em cada zona (médio e inferior) foram estabelecidas cinco réplicas, substituídas em períodos mensais, com duração experimental de 12 meses. Após retiradas cada placa era acondicionada em sacos plásticos contendo água do mar, devidamente etiquetadas e transportadas em caixas refrigeradas. No laboratório, cada réplica foi fixada com álcool 70% para posterior contagem e identificação do material biológico.

Análises dos dados

Para comparar abundância e riqueza de assentantes, transformados por log (x+1), entre costões e meses utilizou-se análise de variância (ANOVA) de duas vias (Zar, 1987). A estrutura da comunidade assentante foi comparada entre meses e costões usando análise de variância permutacional (Permanova) (Anderson et al., 2008). Dado que a maioria dos resultados das Permanova foi significativa, empregou-se análise canônica das coordenadas principais (CAP) para identificar padrões multivariados na estrutura da macrofauna (Anderson & Willis, 2003). Essas análises foram baseadas em dados de abundância transformados por raiz quarta, e matrizes de semelhanças calculadas usando similaridade de Bray-Curtis. As análises foram realizadas utilizando os programas Statistica 12 e PRIMER 6 + Permanova e em todos considerou-se o nível de significância de 5%.

Resultados

Foram identificados 14.714 indivíduos distribuídos em 96 táxons. Crustacea (31) foi o mais rico, seguido por Mollusca (28) e Annelida Polychaeta (27).

Chelicerata (5) e Echinodermata (2) foram menos ricos, enquanto Hexapoda, Nemertea e Platyhelminthes apresentaram apenas um táxon cada.

Mediolitoral médio (UAS - placa de PVC)

De forma geral a abundância foi maior, ainda que não significativamente, no Morro de Pernambuco e a riqueza na Concha (Tabela 1 e Figura 2). Temporalmente riqueza e abundância não variaram significativamente. Dois picos de assentamento foram observados, em janeiro (MP) e março (em ambos os costões) (Tabela 1 e Figura 2).

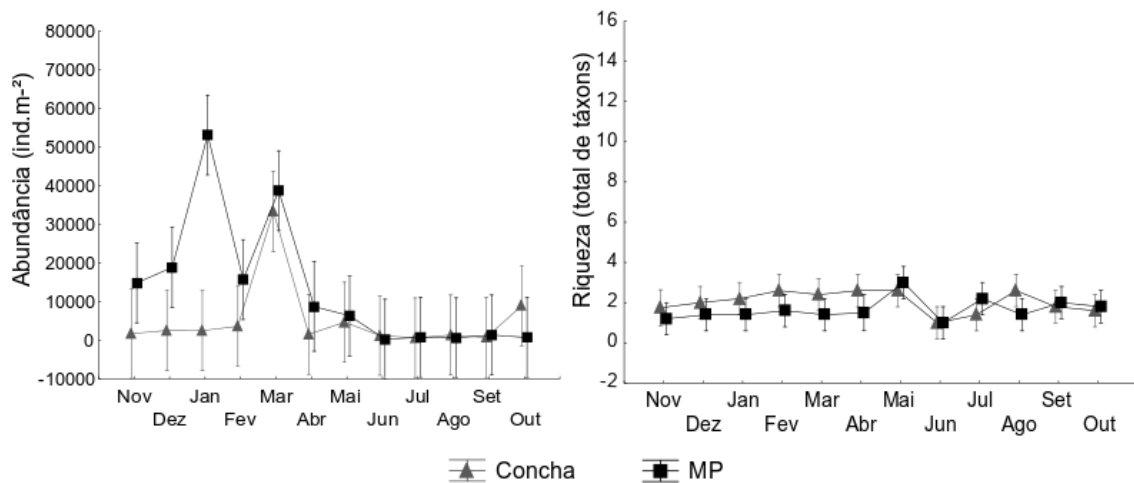


Figura 2. Abundância e riqueza dos assentantes da macrofauna benthica no mediolitoral médio em costões rochosos do Sul da Bahia (Brasil). As barras verticais indicam o desvio padrão.

Tabela 1. Resumo dos resultados da ANOVA com valores de abundância e riqueza de organismos da macrofauna bentônica assentantes no mediolitoral médio de costões rochosos do sul da Bahia (Brasil).

Abundância	SQ	gl	QM	F	p
Mês	225,23	11	20,48	7,81	< 0,01
Costão	2,26	1	2,26	0,86	0,36
Mês X Costão	91,56	11	8,32	3,18	< 0,01

Riqueza					
Mês	2,53	11	0,23	2,42	0,010836*
Costão	0,73	1	0,73	7,66	0,006813*
Mês X Costão	1,49	11	0,14	1,42	0,177487

SQ: soma dos quadrados, gl: graus de liberdade, QM: quadrado médio, F: estatística F, p: probabilidade.

O cirripédio *Chthamalus* sp. (2.587 inds. – Concha; 7.721 inds. – MP), com picos abundância em janeiro somente para o MP, e em março para o MP e Concha, foi o táxon dominante no mediolitoral médio dos dois costões, seguido pelo gastrópode *Echinolittorina lineolata* (476) e por Ácaros (34), na Concha. Enquanto os gastrópodes *Lottia subrugosa* (111) e *Echinolittorina lineolata* (47) foram mais abundantes no MP (Figura 3).

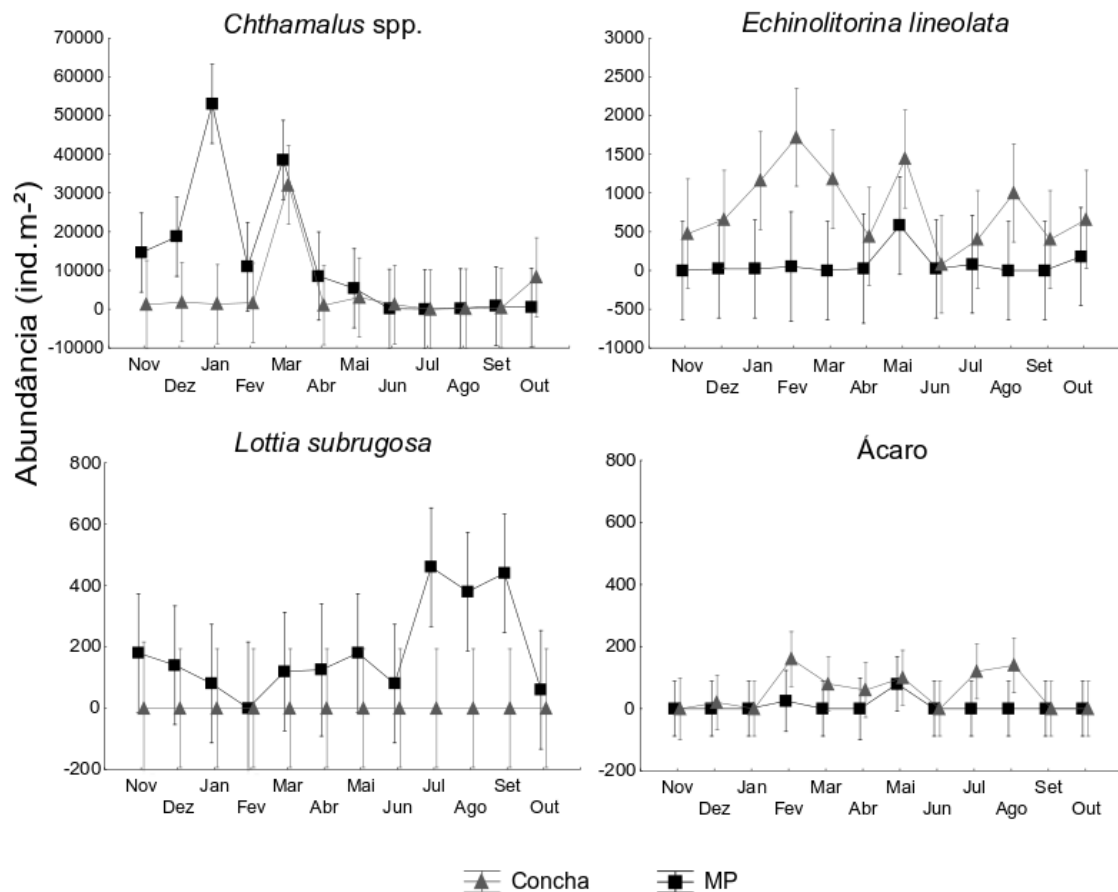


Figura 3. Abundância (ind.m⁻²) das espécies dominantes abundantes nas unidades artificiais de substrato (placa de pvc) no mediolitoral médio dos costões rochosos do sul da Bahia (Brasil). As barras verticais indicam o desvio padrão.

Mediolitoral inferior (UAS - grama sintética)

Enquanto no mediolitoral médio foi observado padrão de assentamento com elevada abundância e baixa riqueza, no mediolitoral inferior registramos abundância reduzida e riqueza elevada. Abundância e riqueza foram significativamente maiores na Praia da Concha (Tabela 2 e Figura 4). Temporalmente, abundância e riqueza variaram significativamente ao longo do ano (Tabela 2). Na Concha observou-se pico de abundância em fevereiro, com picos de riqueza em setembro-novembro e

fevereiro-abril. No Morro de Pernambuco os picos de riqueza foram registrados em março-maio, julho-agosto e outubro-novembro (Figura 4).

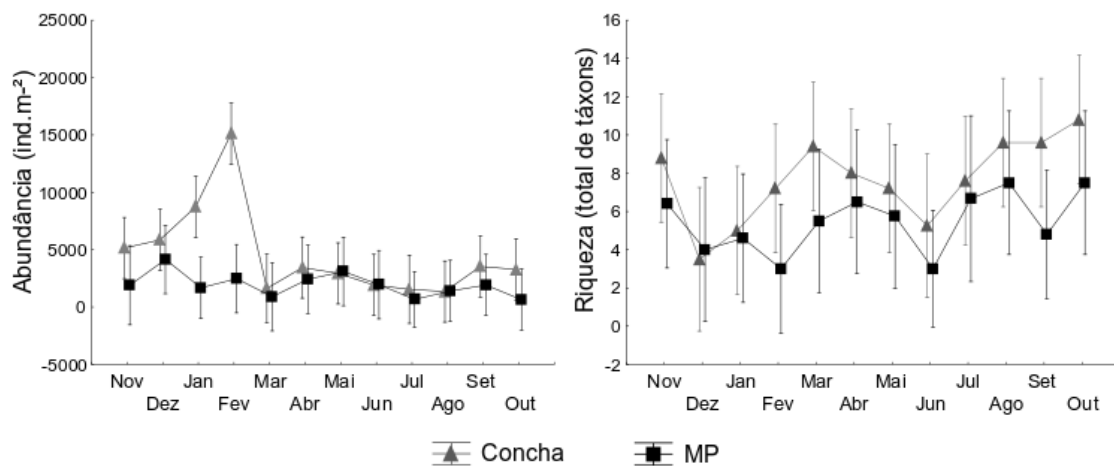


Figura 4. Abundância e riqueza dos assentantes da macrofauna bêntica no mediolitoral inferior em costões rochosos do Sul da Bahia (Brasil). As barras verticais indicam o desvio padrão.

Tabela 2. Resumo dos resultados da ANOVA com valores de abundância e riqueza de organismos da macrofauna bentônica assentantes no mediolitoral inferior de costões rochosos do sul da Bahia (Brasil).

Abundância	SQ	gl	QM	F	p
Mês	46,94	11	4,26	4,40	< 0,01
Costão	21,79	1	21,79	22,48	< 0,01
Mês X Costão	8,91	11	0,81	0,83	0,61

Riqueza	SQ	gl	QM	F	p
Mês	7,15	11	0,65	2,44	< 0,01
Costão	2,47	1	2,47	9,30	< 0,01
Mês X Costão	1,04	11	0,09	0,35	0,97

SQ: soma dos quadrados, gl: graus de liberdade, QM: quadrado médio.

No mediolitoral inferior, o gastrópode *Eulithidium affine* (1.362), seguido pelos crustáceos anfípodos *Elasmopus* spp. (539) e *Quadrimaera* spp. (220) foram os mais abundantes na Praia da Concha. No MP dominaram os anfípodos *Elasmopus* spp. (226) e *Hyale* spp. (218), seguidos por *E. affine* (96) (Figura 5).

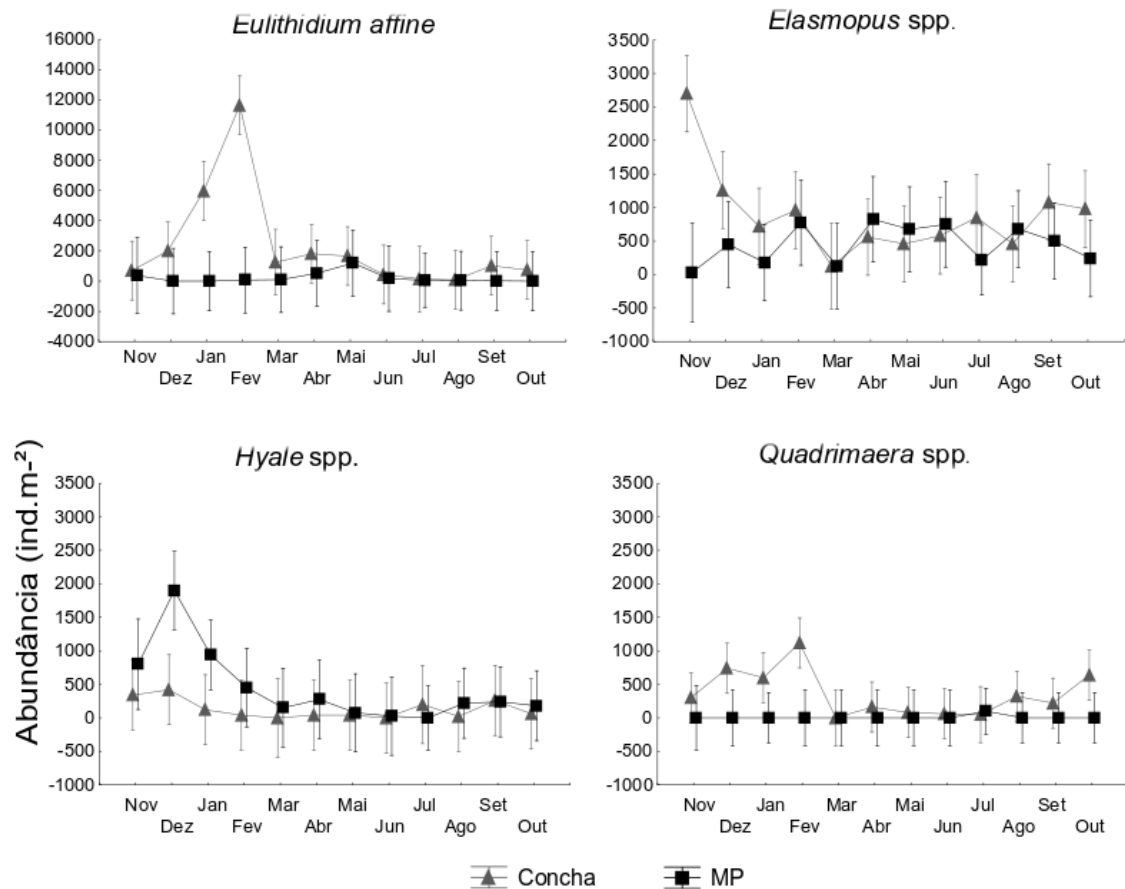


Figura 5. Abundância (ind.m⁻²) das espécies dominantes nas unidades artificiais de substrato (grama sintética), no mediolitoral inferior dos costões rochosos do sul da Bahia (Brasil). As barras verticais indicam o desvio padrão.

A estrutura da comunidade assentante no mediolitoral médio e mediolitoral inferior variou significativamente entre costões e meses (Tabela 3).

Tabela 3. Resumo dos resultados da PERMANOVA utilizando a abundância de assentantes da macrofauna bêntica no mediolitoral médio e mediolitoral inferior em costões rochosos do sul da Bahia (Brasil).

Mediolitoral médio						
Fonte de variação	gl	SQ	QM	Pseudo-F	p	Permutações únicas
Mês	11	38748	3522,5	6,40	< 0,01	998
Costão	1	22126	22126	40,25	< 0,01	998
Mês x Costão	11	15501	1409,2	2,56	< 0,01	999
Mediolitoral inferior						
Fonte de variação	gl	SQ	QM	Pseudo-F	p	Permutações únicas
Mês	11	36727	3338,9	2,07	< 0,01	998
Costão	1	27654	27654	17,21	< 0,01	997
Mês x Costão	11	26723	2429,4	1,51	< 0,01	995

SQ: soma dos quadrados, gl: graus de liberdade, QM: quadrado médio, p: probabilidade.

O padrão de assentamento ao longo do tempo foi semelhante entre costões e as zonas do mediolitoral. Em ambos, o assentamento se deu de forma distinta entre os meses de novembro-abril e maio-outubro (Figura 6).

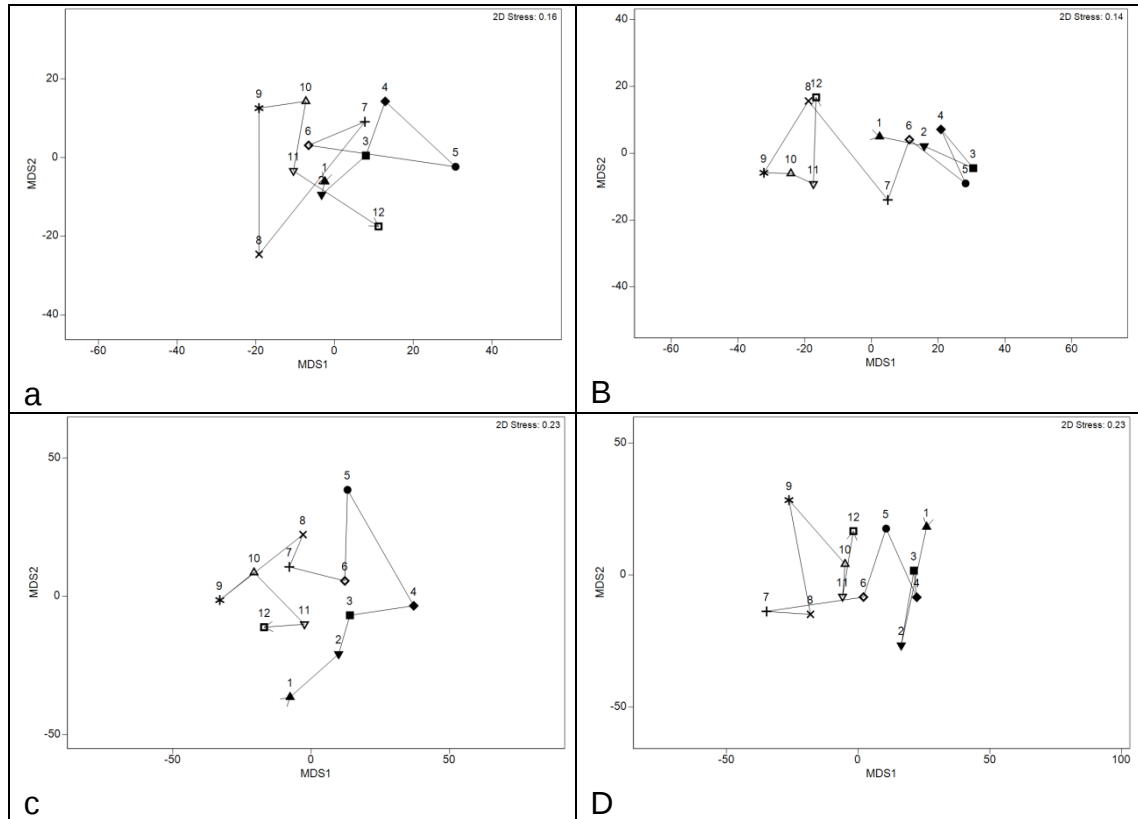


Figura 6. Sequência temporal do assentamento macrofauna bêntica no mediolitoral médio e mediolitoral inferior em costões rochosos do sul da Bahia (Brasil). **a:** Concha – mediolitoral médio, **b:** Morro de Pernambuco – mediolitoral médio, **c:** Concha – mediolitoral inferior, **d:** Morro de Pernambuco – mediolitoral inferior. 1-12: meses entre novembro de 2017 e outubro de 2018.

Discussão

O padrão de colonização da macrofauna bêntica nos costões rochosos do sul da Bahia variou tanto espacial quanto temporalmente. Para presença e persistência de populações de invertebrados bentônicos necessita da dispersão bem-sucedida e subsequente sobrevivência, e esse processo de colonização requer fornecimento adequado de larvas de fora do habitat, e previsível estabelecimento dos propágulos produzidos dentro do próprio habitat (Dethier, 2003). É fundamental que o assentamento aconteça no momento mais apropriado e nas condições ambientais adequadas para cada espécie, para maximizar a sobrevivência dos organismos (Speight & Henderson, 2013).

A elevada abundância e menor riqueza no mediolitoral médio devem estar diretamente associadas aos fatores que conduzem e limitam o estabelecimento e a distribuição da comunidade nas zonas superiores de costões rochosos. Nas zonas mais elevadas é conhecido que as condições abióticas atuam de maneira mais severa, como por exemplo apresentando maior tempo de exposição e temperaturas mais elevadas (Connell, 1972; Menge et al., 1985). Desde o trabalho clássico de Stephenson & Stephenson (1949), vários estudos têm apontado, tanto em regiões temperadas quanto tropicais, uma tendência no aumento de riqueza das zonas superiores para as inferiores em sistemas de costões rochosos (Underwood, 1981; Brattstrom, 1999; Zamprogno et al., 2012; Chappuis et al., 2014). Neste trabalho, o mediolitoral médio exibiu o padrão esperado, sendo colonizado pelo cirripédio *Chthamalus* spp., uma espécie *r*-estrategista, utilizando o seu nicho fundamental em determinados períodos do ano.

O pico de assentamento de *Chthamalus* sp. ocorrido nos meses de janeiro e março – período de temperaturas mais elevadas e de reinício das chuvas; e a elevada abundância destes organismos no MP podem estar relacionados a ausência do revestimento de biofilme na superfície do mediolitoral médio nesse período, refletindo condições mais restritivas para o assentamento de algumas espécies. A ocorrência de biofilme foi mais frequente no costão da Concha do que no MP.

A partir de maio a frequência de ocorrência de *Chthamalus* sp. foi semelhante para os dois costões. A composição da comunidade bacteriana, formando o revestimento de biofilme inibe ou estimula o assentamento larval da fauna macrobêntica marinha (Olivier et al., 2000; Qian et al., 2007). No caso de *Chthamalus* sp. esse revestimento pode estar atuando como um fator inibidor, reduzindo o assentamento de larva cipris, como documentado anteriormente por alguns estudos (Olivier, et al., 2000; Rao et al., 2007; Nasrolahi et al., 2012). Pesquisas laboratoriais sugeriram que os efeitos negativos para o assentamento podem ser atribuídos principalmente devido à estrutura da comunidade microbiana (Lau et al., 2005; Dobretsov & Qian 2006). O processo de assentamento das larvas é mediado pelas propriedades do biofilme, entre os quais estão inclusos a superfície química bacteriana, a microtopografia e ampla variedade de metabólitos como produtos bacterianos (Lam et al., 2005; Qian et al., 2007; Nasrolahi et al., 2012).

No mediolitoral médio, embora seja uma faixa co-dominada também pelo militídeo *Brachidontes exustus*, observamos, neste trabalho, que o cirrípedio

Chthamalus sp. representou 82,0% da abundância dos organismos assentados, enquanto *B. exustus* menos que 0,1% de ocorrência tanto na Concha quanto no MP, ao longo de todo o período experimental, sugerindo que existem fatores que impedem o estabelecimento do *B. exustus* no local. O pequeno recrutamento de *B. exustus* pode estar relacionado às necessidades e estímulos para que ocorra o sucesso no assentamento larval de militídeos (Navarrete & Castilla, 1990; Navarrete et al., 2015). Estudos apontam que sucesso no assentamento de larvas de militídeos pode ser afetado pela resposta larval à diferentes texturas e sinais do substrato, preferencialmente por filamentos de bisso (Suchanek, 1978; Lane et al., 1985; Ompi, 2010), e pode ser mediado até mesmo por estímulo trófico (Leal et al., 2018).

Esses organismos, na maioria das vezes, necessitam de mediadores de recrutamento para que ocorra o sucesso na colonização da zona intertidal (Navarrete & Castilla, 1990). Isto já foi observado para *Mytilus edulis* que tem recrutado em filamentos de algas, cracas e aglomerados de bissos de militídeos adultos, em outras partes do mundo (Seed, 1976; Eyster & Pechenik 1988; Mc Grath et al., 1988). Um padrão similar também foi apontado para *Mytilus californianus*, que não apresentou sucesso de assentamento em machas de rocha nua, (Harger, 1972; Suchanek, 1981) e também para o gênero *Brachidontes* por Lively & Raimondi (1987). Em contrapartida, as cracas apresentaram elevadas taxas de colonização, como observado nos costões do sul da Bahia.

O perfil mais suave do costão da Concha pode ter favorecido o acúmulo da camada de biofilme, diferente do que ocorre no MP que apresenta um perfil mais vertical e recebe diretamente a ação das ondas. Isto porque a ação direta das ondas nos substratos verticais pode dificultar esse processo. Além disso, o aumento no número de herbívoros pastadores (*E. lineolata* na Concha e *L. subrugosa* no MP) nos meses em que foi observada redução no assentamento de *Chthamalus* sp. mostra que possivelmente a camada de biofilme da superfície afetou o estabelecimento das cracas. Isso sugere uma sincronia temporal e interespecífica (biofilme/cracas/herbívoros pastadores), na colonização da fauna bêntica no mediolitoral médio dos costões estudados.

No mediolitoral inferior os padrões de colonização em relação a abundância e riqueza se inverteram. A abundância foi reduzida e a riqueza elevada, quando comparada ao mediolitoral médio. As interações biológicas nos níveis inferiores dos costões rochosos são os principais fatores que controlam o estabelecimento e a

distribuição da comunidade bêntica (Connell, 1972; Little & Kitching, 1996). O número mais elevado de espécies tende a acentuar as relações intra- e interespecíficas, como competição e predação (Begon et al., 2009). Em função disso, o nicho fundamental das espécies tende a tornar-se mais restrito (Begon, 2009; Ricklefs, 2015).

Com cerca de 74% da abundância total registrada na Concha, as diferenças encontradas na abundância do mediolitoral inferior, em escala espaço-temporal, podem ser principalmente atribuídas às espécies mais abundantes neste costão: o gastrópode *E. affine* (1.362 inds), e os anfípodas *Elasmopus* spp. (539) e *Quadrimaera* spp. (220). Em particular, o herbívoro pastador *E. affine* apresentou valores bastante elevados de abundância em janeiro e fevereiro, apenas na Concha. Esses gastrópodes podem ser facilmente deslocados sob condições mais intensas de movimento da água (Edgar & Robertson, 1992), o que pode ter favorecido a menor abundância de *E. affine* no MP, onde a energia das ondas é mais intensa (observação pessoal). Muitos autores têm registrado elevadas abundâncias de *E. affine*, na costa brasileira, na macrofauna associada a diferentes grupos de algas em distintos períodos do ano, sendo registrados desde os primeiros estágios juvenis até adultos (Leite et al., 2009; Longo et al., 2014, 2019; Lima et al., 2019; Cavalcante et al., 2019).

Os picos abundância de *E. affine* podem estar relacionados a presença de *Sargassum* sp., sendo esta uma das espécies mais abundantes associadas à este gênero de macroalga (Leite et al., 2009; Longo et al., 2019), ao acúmulo de perifíton e aos pequenos filamentos de algas observados durante esse período de verão. Nesta época do ano, devido a maior incidência solar e considerando que o costão da Concha está localizado ao lado do estuário do rio de Contas, é provável um aumento no aporte de nutrientes, favorecendo a atividade reprodutiva de microalgas e a atividade microbiana. Essas características podem ter contribuído para o acúmulo de perifíton no substrato (Villanueva et al., 2011), o qual ficou disposto durante 30 dias nos costões. Além disso, pode estar relacionado ao período de recrutamento, como sugerido por outros estudos que registraram elevadas taxas de recrutamento de gastrópodes associados a macroalgas, durante o verão (Leite & Turra, 2003; Rueda et al., 2008; Longo et al., 2019).

Aproximadamente 82% da riqueza do inferior foi registrada na Concha. Embora tenha sido coletado um maior número de organismos e espécies para a

Concha, esses valores foram predominantemente representados por organismos herbívoros (gastrópodes e anfípodos). Neste costão foi observada a presença de um banco contínuo e bem desenvolvido dominado por *Sargassum* sp., enquanto no Morro de Pernambuco há uma estrutura em mosaico formada por várias espécies de macroalgas, com diferentes arquiteturas. Em nenhum dos trechos estudados neste afloramento foram observados bancos bem desenvolvidos. Os moluscos gastrópodes e crustáceos anfípodos são os grupos dominantes da fauna associada a *Sargassum* sp. (Jacobucci & Leite, 2002; Leite & Turra, 2003; Jacobucci et al., 2009; Longo et al., 2019). Esse gênero de algas é caracterizado por apresentar grandes frondes, elevada biomassa e extensas ramificações, possuindo, desta forma, uma morfologia complexa (Jacobucci & Leite, 2002). As diferenças na estrutura do habitat possibilitam uma maior quantidade de micro-habitats e consequentemente uma maior diversidade de nichos e número de espécies.

Embora os dois costões apresentem algumas características semelhantes como exposição e proximidade à desembocadura de estuários de médio porte, a estrutura da comunidade exibiu diferenças em escala temporal e espacial. É provável que a estrutura do ambiente no entorno dos substratos oferecidos, e os diferentes picos de recrutamento das espécies tenham contribuído para tais variações. Principalmente no mediolitoral inferior, já que a comunidade foi composta predominantemente de organismos vágéis que podem se deslocar lateralmente.

A maioria das espécies estiveram presentes nos dois costões, em frequência semelhante para ambos. Esse padrão de colonização sugere significativa conectividade entre as populações de ambos os costões, sendo tais interconexões essenciais para populações que habitam manchas e sistemas desconectados, como os costões rochosos estudados (Bascompte et al., 2002; Dethier, 2003). A conectividade tem uma finalidade crucial para espécies e populações cujas áreas de recrutamento, berçários e adultos são espacialmente separadas, especialmente para conservação, manejo e sustentabilidade, pois os ciclos de vida desses organismos exigem que o habitat esteja funcionando bem e interconectado (Cowen & Sponaugle 2009). Muitas populações de invertebrados marinhos podem ser melhor descritas por processos de metapopulações dentro da costa ou entre diferentes costas (Johnson, 2006).

Várias espécies que colonizaram tanto a Concha quanto o MP mostraram-se bons dispersores e/ou bons recrutas (por exemplo, *Chthamalus* sp., no mediolitoral

médio, e *E. affine*, *Elasmopus* spp., e *Hyale* spp., no mediolitoral inferior), tendo sido capturados vários organismos juvenis, que muito provavelmente recrutaram no substrato oferecido. Dependendo da história de vida das espécies, estas podem ser tanto bons dispersores quanto bons recrutas (Deither, 2003; Fraschetti et al., 2003). Embora muitas espécies que ocorreram em ambos costões não apresentem estágio larval (por exemplo, *Elasmopus* spp. e *Hyale* spp.), estas podem estar sendo dispersadas à longa distância ao estarem associadas à fragmentos de macroalgas que ficam à deriva ao longo da costa (Van Den Hoek, 1987; Ingólfsson, 1998; Deither, 2003; Thiel & Fraser, 2016; Baring et al., 2019). Portanto, para algumas espécies de invertebrados da fauna associada, as distâncias de dispersão (quando aderida à plantas flutuantes) podem ultrapassar àquelas de larvas planctônicas (Worcester, 1994).

Os processos que conduzem o padrão de colonização da macrofauna em costões rochosos tropicais tem uma influência temporal, em função do tempo de estabelecimento de facilitadores ou inibidores, especialmente no mediolitoral médio para as espécies sésseis. Os efeitos da complexidade do habitat em pequena escala espacial (escala local) foram preponderantes para a colonização e para o domínio de determinados grupos de organismos nas comunidades, principalmente no mediolitoral inferior, onde foi dominado por espécies vageis, que podem se deslocar para os microhabitats mais convenientes. É sugerido que pesquisas futuras, com experimentos no ambiente natural e substratos padronizados, sejam realizadas e, desta forma, poderão caracterizar um padrão de metacomunidades ou metapopulações entre esses sistemas.

Referências

- Anderson, M. J., Gorley, R., & Clarke, K. P. PERMANOVA+for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E, 214 p., Plymouth, 2008.
- Anderson, M. J., & Willis, T. J. (2003). Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, 84, 511-525.
- Antoniadou C., Voultsiadou E., & Chintiroglou C. (2010). Benthic colonization and succession on temperate sublittoral rocky cliffs. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 382, 145-153.

- Antunes, J., Leão, P., & Vasconcelos, V. (2019). Marine biofilms: diversity of communities and of chemical cues. *Environmental Microbiology Reports* 11, 287-305.
- Bahia, Governo do Estado. Superintendência de Recursos Hídricos – Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Recuperação das Bacias dos Rios Cachoeira e Almada. Volume I, Tomo I. 2001. 48p.
- Bascompte, J., Possingham, H., & Roughgarden, J. (2002). Patchy populations in stochastic environments: critical number of patches for persistence. *The American Naturalist* 159, 128-137.
- Baragi, L. V., & Anil, A. C. (2017). Influence of elevated temperature, pCO₂, and nutrients on larva-biofilm interaction: Elucidation with acorn barnacle, *Balanus amphitrite* Darwin (Cirripedia: Thoracica). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 185, 107-119.
- Baring, R. J., Lester, R. E., & Fairweather, P. G. (2019). Short-term accumulation of fauna colonising natural versus artificial seagrass floating near to shore. *Marine Biology* 166, 57.
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2009). Ecologia: de indivíduos a ecossistemas. Artmed Editora, Porto Alegre.
- Bell, C., McQuaid, C. D., & Porri, F. (2015). Barnacle settlement on rocky shores: Substratum preference and epibiosis on mussels. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 473, 195-201.
- Brattström, H. (1980). Rocky-shore zonation in the Santa Marta area, Colombia. *Sarsia*, 65, 163-226.
- Brown, C. J. (2005). Epifaunal colonization of the Loch Linnhe artificial reef: Influence of substratum on epifaunal assemblage structure. *Biofouling*, 21, 73-85.
- Cavalcante, L. L., Barroso, C. X., Carneiro, P. B. M., & Matthews-Cascon, H. (2019). Spatiotemporal dynamics of the molluscan community associated with seagrass on the western equatorial Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 99, 1285–1294.
- Chappuis, E., Terradas, M., Cefalì, M. E., Mariani, S. & Ballesteros, E. (2014). Vertical zonation is the main distribution pattern of littoral assemblages on rocky shores at a regional scale. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 147, 113-122.
- Chapman, M. G. (2002). Early colonization of shallow subtidal boulders in two habitats. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 275, 95-116.
- Chiba, S., & Noda, T. (2000). Factors maintaining topography-related mosaic of barnacle and mussel on a rocky shore. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80, 617-622.

- Connell, J. H. (1972). Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review Ecology and Systematics* 3, 169-192.
- Cowen, R. K., & Sponaugle, S. (2009). Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual Review of Marine Science* 1, 443–466.
- Dobretsov, S.V., & Qian, P. Y. (2006). Facilitation and inhibition of larval attachment of the bryozoan *Bugula neritina* in association with mono-species and multi-species biofilms. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 333, 263–274.
- Dominguez, J. M. L. (2009). The coastal zone of Brazil, p. 17-51, in: Dillenburg, S.R. & Hesp, P.A. (Eds.), *Geology and geomorphology of holocene coastal barriers of Brazil*. Springer, Berlin, Heidelberg, 396 p.
- Edgar, G. J., & Robertson, A. I. (1992). The influence of seagrass structure on the distribution and abundance of mobile epifauna: pattern and process in a Western Australian *Amphibolis* bed. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 160, 13-31.
- Eckman, J.E. (1983). Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnology Oceanography* 28, 241-257.
- Eyster, L.S., & Pechenik, J. A. (1987). Attachment of *Mytilus edulis* L, larvae on algal and byssal filaments is enhanced by water agitation. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 114, 99-110.
- Faria-Filho, A.F., & Araujo, Q.R. Zoneamento do meio físico do município de Ilhéus, Bahia, Brasil, utilizando a técnica de geoprocessamento, Centro de Pesquisas do Cacau CEPLAC/CEPEC, 20 p., Ilhéus, 2003.
- Fraschetti, S., Giangrande, A., Terlizzi, A., & Boero, F. (2003). Pre-and post-settlement events in benthic community dynamics. *Oceanological Acta*, 25, 285-295.
- Hanski, I., & Simberloff, D., (1997). The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation, pp. 5–26, in: Hanski, I., Gilpin, M. E., (Eds.) *Metapopulation biology: Ecology, genetics and evolution*. Academic Press, London.
- Harger, J. A. (1972). Competitive coexistence. Maintenance of interacting associations of the sea mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. *Veliger* 14, 387-410.
- Herbert, R. J. H., Collins K., Mallinson J., Hall, A. E., Pegg, J., Ross, K., Clarke, L., & Clements, T. (2017). Epibenthic and mobile species colonisation of a geotextile artificial surf reef on the south coast of England. *PLoS ONE* 12, e0184100.
- Hoek, C. (1987). The possible significance of long-range dispersal for the biogeography of seaweeds. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 41, 261–272.

- Ingólfsson, A. (1998). Dynamics of macrofaunal communities of floating seaweed clumps off western Iceland: a study of patches on the surface of the sea. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* 231, 119–137.
- Jacobucci, G. B., & Leite, F. P. P. (2002). Distribuição vertical e flutuação sazonal da macrofauna vágil associada a *Sargassum cymosum* C. Agardh, na praia do Lázaro, Ubatuba, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 19, 87-100.
- Jacobucci, G. B., Tanaka, M. O., & Leite, F. P. P. (2009). Temporal variation of amphipod assemblages associated with *Sargassum filipendula* (Phaeophyta) and its epiphytes in a subtropical shore. *Aquatic Ecology* 43, 1031-1040.
- Johnson, M. P. (2006). Rocky Intertidal Invertebrates: the potential for metapopulations within and among Shores, pp. 247-265, in: Kritzer, J. P., Sale, P. F. (Eds.), *Marine Metapopulation*. MA: Elsevier Academic Press, Burlington.
- Lam, C., Harder, T., & Qian, P. Y. (2005). Induction of larval settlement in the polychaete *Hydroides elegans* by extracellular polymers of benthic diatoms. *Marine Ecology Progress Series* 286, 145–154.
- Lane, D. J. W., Beaumont, A. R., & Hunter J. R. (1985). Byssus drifting and the drifting threads of the young post-larval mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, 84, 301-308.
- Lau, S. C. K., Thiyagarajan, V., Cheung, S. C. K., & Qian, P. Y. (2005). Roles of bacterial community composition in biofilms as a mediator for larval attachment of three marine invertebrates. *Aquatic Microbial Ecology* 38, 41–51.
- Leal, I., Bouchard, E., Flores, A. A., & Tremblay, R. (2018). Trophic cues as possible triggers of mussel larval settlement in southeastern Brazil. *Aquatic Living Resources* 31, 26.
- Lee, K. M., Krasso, F. R., & Bishop, M. J. (2012). Effects of tidal elevation and substrate type on settlement and postsettlement mortality of the Sydney rock oyster, *Saccostrea glomerata*, in a mangrove forest and on a rocky shore. *Journal Shellfish Research* 31, 1043-1051.
- Leite, F. P. P., Tambourgi, M. R., & Cunha, C. M. (2009). Gastropods associated with the green seaweed *Caulerpa racemosa*, on two beaches of the Northern coast of the State of São Paulo, Brazil. *Strombus* 16, 1-10.
- Leite, F. P. P., & Turra, A. (2003). Temporal variation in *Sargassum* biomass, *Hypnea* epiphytism and associated fauna. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46, 665-671.
- Levin, L. A. (2006). Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative and Comparative Biology* 46, 282–297.
- Lima, S. F. B., Lima, B. V., Abreu, E. C., Oliveira, G. S. P., Lucena, R. A., Mendonça, L. M. C., Prata, J., & Souza, J. W. S. (2019). First inventory of benthic mollusks associated with the reef ecosystems of Morro de São Paulo on Tinharé Island in northeastern Brazil. *Biota Neotropica* 19, 1-19.
- Lipcius, R.N., Eggleston, D.B., Schreiber, S.J., Seitz, R.D., Shen, J., Sisson, M., Stockhausen, W.T., & Wang, H.V. (2008). Importance of metapopulation

- connectivity to restocking and restoration of marine species, *Reviews in Fisheries Science* 16, 101–110.
- Little, C., & Kitching, J. A. (1996). The biology of rocky shores. Oxford University Press, USA, Oxford.
- Lively, C. M., & Raimondi, P. T. (1987). Desiccation, predation, and mussel-barnacle interactions in the northern Gulf of California. *Oecologia*, 74, 304-309.
- Longo, P. A. D. S., Fernandes, M. C., Leite, F. P. P., & Passos, F. D. (2014). Gastropoda (Mollusca) associados a bancos de *Sargassum* sp. no Canal de São Sebastião – São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 14, 1-10.
- Longo, P. A. D. S., Mansur, K. F. R., Leite, F. P. P., & Passos, F. D. (2019). The highly diverse gastropod assemblages associated with *Sargassum* spp. (Phaeophyceae: Fucales) habitats. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 99, 1295-1307.
- Lubchenco, J., Menge, B. A., Garrity, S. D., Lubchenco, P. J., Ashkenas, L. R., Gaines, S. D., Emlet, R., Lucas, J., & Strauss, S. (1984). Structure, persistence, and role of consumers in a tropical rocky intertidal community (Taboguilla Island, Bay of Panama). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 78, 23-73.
- McGrath, D., King, P. A., & Gosling, E. M. (1988). Evidence for the direct settlement of *Mytilus edulis* larvae on adult mussel beds. *Marine Ecology Progress Series* 47, 103-106.
- Menge, B. A., & Lubchenco, J. (1981). Community organization in temperate and tropical rocky intertidal habitats: prey refuges in relation to consumer pressure gradients. *Ecological Monographs* 51, 429-450.
- Menge, B. A., Lubchenco, J., & Linda, R. A. (1985). Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical rocky intertidal community. *Oecologia*, 65, 394-405.
- Mumby, P. J., & Dytham, C. (2006). Metapopulation dynamics of hard corals, pp. 157-203, in: Kritzer, J. P., Sale, P. F. (Eds.), *Marine Metapopulation*. MA: Elsevier Academic Press, Burlington.
- Nascimento, L., Bittencourt, A., Santos, A., & Dominguez, J. (2007). Deriva litorânea ao longo da Costa do Cacau, Bahia: repercussões na geomorfologia costeira. *Pesquisas em Geociências*, 34, 45-56.
- Nasrolahi, A., Stephanie, B. S., Katharina, J. J., & Martin, W. (2012). A protective coat of microorganisms on macroalgae: inhibitory effects of bacterial biofilms and epibiotic microbial assemblages on barnacle attachment. *FEMS Microbiology Ecology* 81, 583-595.
- Navarrete, S. A., Broitman, B. R., & Menge, B. A. (2008). Interhemispheric comparison of recruitment to intertidal communities: pattern persistence and scales of variation. *Ecology*, 89, 1308-1322.

- Navarrete, S. A., & Castilla, J. C. (1990). Barnacle walls as mediators of intertidal mussel recruitment: effects of patch size on the utilization of space. *Marine Ecology Progress Series* 68, 113-119.
- Navarrete, S. A., Largier, J. L., Vera, G., Tapia, F. J., Parragué, M., Ramos, E., Shinen, J. L., Stuardo, C. A., & Wieters, E. A. (2015). Tumbling under the surf: wave-modulated settlement of intertidal mussels and the continuous settlement-relocation model. *Marine Ecology Progress Series* 520, 101-121.
- Olivier F., Tremblay R., Bourget E., & Rittschof D. (2000). Barnacle settlement: field experiments on the influence of larval supply, tidal level, biofilm quality and age on *Balanus amphitrite* cyprids. *Marine Ecology Progress Series* 199, 185–204.
- Ompi, M. (2010). Settlement behaviour and size of mussel larvae from the family Mytilidae (*Brachidontes erosus* (Lamarck, 1819), *Brachidontes rostratus* (Dunker, 1857), *Trichomya hirsutus* (Lamarck, 1819), and *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819. *Journal of Coastal Development* 13, 215-227.
- Pineda, J., Reyns, N.B., & Starczak, V.R. (2009). Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Population Ecology* 51, 17–32.
- Qian, P.Y., Lau, S.C.K., Dahms, H.U., Dobretsov, S., & Harder, T. (2007). Marine biofilms as mediators of colonization by marine macroorganisms: implications for antifouling and aquaculture. *Marine Biotechnology* 9, 399–410.
- Rao, D., Webb, J. S., Holmström, C., Case, R., Low, A., Steinberg, P., & Kjelleberg, S. (2007). Low densities of epiphytic bacteria from the marine alga *Ulva australis* inhibit settlement of fouling organisms. *Applied and Environmental Microbiology* 73: 7844–7852.
- Ricklefs, R. E. (2010). A economia da natureza, sixth ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Rueda, J. L., Urrea, J., & Salas, C. (2008). Diel and seasonal variation of a molluscan taxocenosis associated with a *Zostera marina* bed in southern Spain (Alboran Sea). *Helgoland Marine Research* 62, 227-240.
- Santos, E.C., Craveiro, N., & Rosa-Filho, J.S. (2020). O papel do substrato na distribuição espacial de *Echinolittorina lineolata* (ORBIGNY, 1840) em costões rochosos do sul da Bahia (Brasil). *Enciclopédia Biosfera* 17, 391-401.
- Seed, R. (1976). Ecology, pp. 13-65, In: Bayne, B. L. (ed.) *Marine mussels: their ecology and physiology*. IBP 10, Cambridge Univ. Press, London.
- Sousa, W. P. (1979). Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 49, 227-254.
- South, P. M. (2016). An experimental assessment of measures of mussel settlement: Effects of temporal, procedural and spatial variations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 482, 64-74.
- Speight, M., & Henderson, P. (2013). *Marine Ecology: concepts and applications*, Wiley-Blackwell, Chichester, UK.

- Stephenson, T. A., & Stephenson, A. (1949). The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *The Journal Ecology* 37, 289-305.
- Suchanek, T. H. (1978). The ecology of *Mytilus edulis*, in exposed rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 3, 105-120.
- Suchanek, T. H. (1981). The role of disturbance in the evolution of life history strategies in the intertidal mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. *Oecologia*, 50, 143-152.
- Thiel, M., & Fraser, C. (2016). The role of floating plants in dispersal of biota across habitats and ecosystems, pp. 76-94, In: Olafsson, E. (Ed.) Marine macrophytes as foundation species. CRC Press, Boca Raton.
- Thorson, G. (1950). Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews* 25, 1-45.
- Torres, M. L. M., Rego, N. C., Geuz, F., Levy, M. C., & Moreau, M. (2001). Programa de recuperação das bacias dos rios Cachoeira e Almada-Diagnóstico Regional. Núcleo de bacias hidrográficas da UESC, Superintendência de Recursos Hídricos do Estado da Bahia, p. 293.
- Underwood, A. J. (1981). Structure of a rocky intertidal community in New South Wales: patterns of vertical distribution and seasonal changes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 51, 57-85.
- Villanueva, V. D., Font, J., Schwartz, T., & Romaní, A. M. (2011). Biofilm formation at warming temperature: acceleration of microbial colonization and microbial interactive effects. *Biofouling*, 27, 59-71.
- Worcester, S. E. (1994). Adult rafting versus larval swimming: dispersal and recruitment of a botryllid ascidian on eelgrass. *Marine Biology* 121, 309-317.
- Zamprogno, G. C., Fernandes, F.C., & Fernandes, L. L. (2012). Temporal and spatial variation of rocky shores intertidal benthic communities in Southeast Brazil. *Iheringia, Série Zoologia*, 102, 375-383.

3.3 VARIABILIDADE ESPACIAL E TEMPORAL NA SUCESSÃO DA MACROFAUNA BÊNITICA EM COSTÕES ROCHOSOS TROPICAIS

Resumo

Sucessão ecológica são modificações ocorridas em comunidades a partir da colonização, envolvendo mudanças na diversidade, abundância, riqueza e funcionamento. Para descrever o processo de sucessão ecológica da macrofauna foi realizado experimento nos costões da Concha e Morro de Pernambuco. Na zona entremarés (mediolitoral médio e mediolitoral inferior) de cada costão foram implantados dois tipos de unidades artificiais (cinco por zona), placas de Polyvinyl chloride (PVC – zona média) e grama artificial de polietileno (zona inferior) na forma de quadrados de 10 cm de lado, que permaneceram no campo por 30, 60 ou 180 dias entre novembro e outubro (meses). Foram identificados 39.930 indivíduos distribuídos em 133 táxons pertencentes em Platyhelminthes (1 táxon), Nemertea (1), Polychaeta (40), Mollusca (5), Crustacea (39), Chelicerata (4), Hexapoda (1) e Echinodermata (1). Os padrões sucessionais, compreendendo a abundância e estrutura das comunidades foram significativamente distintos espacial e temporalmente. No mediolitoral inferior as variações foram mais acentuadas nas duas escalas de observação, pois além da abundância e estrutura da comunidade, foram registradas significativas variações na riqueza.

Palavras-chave: Unidades artificiais, padrões sucessionais, abundância, riqueza.

Abstract

Ecological succession are changes that have occurred in communities since colonization, involving changes in diversity, abundance, richness and functioning. In order to describe the process of ecological succession of the macrofauna (third chapter) an experiment was carried out on the rocky shores of Concha and Morro de Pernambuco. In the intertidal zone (medium midlittoral and lower midlittoral) of rocky shore, two types of artificial units (five per zone) were implanted, PVC (middle zone) and polyethylene artificial grass (lower zone) 10 cm squares plates, which remained on the field for 30, 60 or 180 days between November and October. A total of 39,930 individuals were identified, distributed in 133 taxa belonging to Platyhelminthes (1 taxon), Nemertea (1), Polychaeta (40), Mollusca (5), Crustacea (39), Chelicerata (4), Hexapoda (1) and Echinodermata (1). The successional patterns, comprising the abundance and structure of the communities, were significantly different spatially and temporally. In the lower midlittoral the variations were more accentuated in the two scales of observation, because in addition to the abundance and structure of the community, significant variations in species richness were registered.

Keywords: Artificial units, successional patterns, abundance, richness.

Introdução

A sucessão ecológica é um processo de modificações, a partir da colonização inicial, envolvendo mudanças na diversidade, abundância, riqueza e funcionamento de uma comunidade após distúrbios (Connell & Slatyer, 1977). O processo sucessional pode ser ordenado e direcional, no qual as espécies alteram a estrutura física do ambiente podendo atingir o equilíbrio (clímax) (Odum, 1969). Ocorre de maneira lenta, contínua e perceptível em escala temporal, variando em função da magnitude do distúrbio no habitat (Bulleri & Benedetti-Cecchi, 2006; Antoniadou et al., 2010).

Em muitas comunidades naturais, a sucessão é freqüentemente interrompida por distúrbios locais causados por agentes biológicos como a atividade de herbívoros e, a incidência de parasitas ou patógenos, ou físicos como forças hidrodinâmicas (Connell & Slatyer, 1977; Speight & Henderson, 2013). Esta desempenha um papel fundamental na determinação do grau de perturbação aos quais os indivíduos que habitam sistemas de costões rochosos estão submetidos (Bertness et al., 2002; Denny, 2006). Por exemplo, quanto maior a incidência de ondas, maiores as forças hidrodinâmicas impostas a um organismo podendo afetar o risco de ruptura ou desalojamento e a habilidade de herbívoros e predadores na captura por alimento (Denny, 2006).

Na zona entremarés de costões rochosos, frequentemente são gerados espaços entre a comunidade sésil, em função da dinâmica do habitat, os quais são produzidos pelos distúrbios causados por impactos de ondas ou ação de predadores (Connell, 1977; Little & Kitching, 1996). Essas áreas descobertas possuem taxas de renovação altamente variáveis no espaço e no tempo, que podem ocorrer em períodos curtos, compreendendo poucos dias ou até mesmo anos. Geralmente, as modificações nessas zonas ocorrem por meio da colonização por larvas e propágulos de espécies sésseis ou pela migração lateral dos organismos vágeis (Sousa, 1979; Garrity, 1984; Skinner & Coutinho, 2003; Silva et al., 2008; Gusmão et al., 2019).

Após o assentamento em um substrato consolidado, os estágios pós-larvais apresentam elevadas taxas de mortalidade em resposta às interações intra- ou interespecíficas, enquanto estão expostos aos efeitos dos estressores abióticos (Fraschetti et al., 2003; Pineda et al., 2009). Considerando que a recuperação de

uma perturbação no sistema é a manutenção da composição das espécies, antes que a estabilidade de uma comunidade possa ser discutida, três escalas devem ser determinadas: tempo, espaço e intensidade do distúrbio (Connell & Slatyer, 1977).

Três tipos ou modelos de sucessão ecológica baseados em interações competitivas foram propostos por Connell & Slatyer (1977) para costões rochosos. Na facilitação são descritas as maneiras pelas quais as primeiras espécies a se estabelecerem modificam o habitat, tornando-o adequado para espécies posteriores. A tolerância explicaria as situações em que as espécies em estágio inicial são menos capazes de tolerar recursos limitados (alimento, espaço, luz etc.) do que as que chegam mais tarde. E, por fim, a inibição, quando os indivíduos, nas etapas iniciais e seguintes, uma vez estabelecidos, inibem o uso do habitat por outras espécies. Essas fortes interações entre espécies podem conduzir as comunidades a um estado de estabilidade previsível, dominado por poucas espécies (Berlow, 1997).

Abordagens sobre sucessão, sejam elas observacionais ou experimentais, descrevem os processos em que organismos não nativos começam a colonizar o habitat (Gusev, 2017). Esses invasores podem interromper ou desviar a sucessão, criando novas vias no processo sucessional. Outras modificações no processo, como quando as espécies invasoras diminuem o estabelecimento ou superam as espécies nativas existentes, podem alterar a rotatividade durante a sucessão (Prach & Walker, 2011; Gusev, 2017; Gallego-Tévar, et al., 2020).

Uma maneira eficaz de ilustrar a sucessão ecológica em sistemas costeiros é a utilização de habitats artificiais que fornecem substratos padronizados para colonização por organismos bentônicos, e assim auxiliam no entendimento dos processos de colonização e sucessão (Speight & Henderson, 2013). Os estudos experimentais desenvolvidos paralelamente sob diferentes escalas espaciais, em gradientes de variáveis abióticas e bióticas, ajudam a melhorar a compreensão dos mecanismos sucessionais, particularmente quando os métodos são padronizados (White & Jentsch, 2004). Tais contribuições permitem comparações amplas, incorporando variabilidades locais e aumentam a capacidade de fazer generalizações entre habitats (Prach & Walker, 2011).

Alguns estudos experimentais têm sido realizados descrevendo a sucessão ecológica em costões rochosos tropicais (Willians et al., 2000; Hutchinson & Willians, 2003; Nery et al., 2008; Loke et al., 2016). Porém, experimentos realizados de forma simultânea com substratos padronizados em costões com mesmo grau de exposição

são escassos. Nesse contexto, o presente estudo tem o objetivo de descrever e comparar a colonização e a sucessão da macrofauna bêntica em costões rochosos no sul da Bahia utilizando unidades artificiais de substrato. Para isso, testamos a hipótese de que variações espaciais e temporais nas características do habitat modulam os processos sucessionais em costões rochosos tropicais.

Material e métodos

Área de estudo

O estudo foi conduzido nos costões rochosos das praias da Concha ($14^{\circ}16'29.90''\text{S}$, $38^{\circ}59'11.26''\text{O}$), localizado em Itacaré, e no Morro Pernambuco (MP) ($14^{\circ}48'21.65''\text{S}$, $39^{\circ}01'26.22''\text{O}$), em Ilhéus (Bahia, Brasil) (Figura 1).

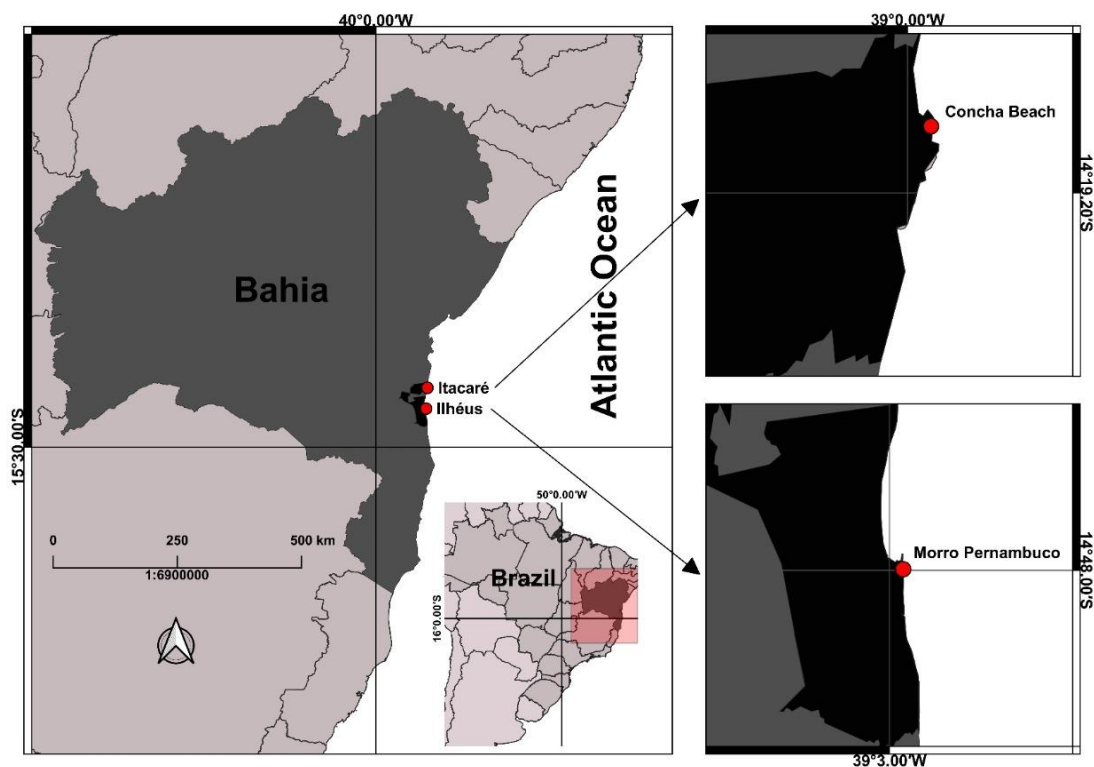


Figura 1. Mapa da área de estudo destacando a localização dos costões rochosos da Praia da Concha, Itacaré e Morro Pernambuco, Ilhéus – Bahia, Brasil (Modificado de Santos et al., 2020).

Estes sistemas possuem elevado grau de exposição, porém com declividades distintas (Concha: $7,24^{\circ} \pm 2,30^{\circ}$, MP: $31,83^{\circ} \pm 19,31^{\circ}$). Entre eles estão localizadas duas importantes bacias hidrográficas da região sul da Bahia: a do Rio Almada (1.910 km^2) e a do Rio Cachoeira (4.600 km^2), com desembocadura em Ilhéus

(Bahia, 2001), e imediatamente ao norte da Concha está situado o estuário do Rio de Contas. O clima é do tipo Af (tropical super úmido) com temperaturas médias anuais entre 22°C e 25°C, e pluviosidade de 2.700 mm.ano⁻¹. O regime pluviométrico é regular, com chuvas abundantes, bem distribuídas durante o ano (Torres, 2001; Faria-Filho & Araújo, 2003). No período estudado houve maior precipitação de março à julho e menores de agosto à dezembro. O regime de marés é do tipo mesomarés (amplitude de 2,5 m). As ondas têm direção predominante de nordeste no verão (altura média 1 m) e sudeste no inverno (altura média 1,5 m) (Nascimento et al., 2007; Dominguez, 2009).

Desenho experimental

Foram instaladas unidades artificiais de substrato (UAS) de 10 X 10 cm, nas zonas dominadas por *Chthamalus* sp. e *Brachidontes exustus* (UAS – placa de PVC) no mediolitoral médio, e no mediolitoral inferior, onde dominam macroalgas (UAS – grama sintética). Antes da fixação das placas a cobertura natural foi removida e, posteriormente, as placas foram fixadas com parafusos inox, chumbados com resina epóxi. As gramas foram fixadas sobre quadrados de PVC para manter a rigidez do material. No contato entre o UAS e o substrato foi adicionado um quadrado de borracha para amortecer o impacto das ondas.

As UAS ficaram expostas por períodos de 30, 60 e 180 dias entre novembro de 2017 e outubro de 2018, para permitir acompanhar os processos de assentamento e sucessão dos organismos. Em cada zona foram usadas cinco réplicas de cada período, sendo substituídas mensalmente aquelas com 30 e 60 dias, com duração de 12 meses, por todo tempo experimental. As unidades substituídas eram depositadas em sacos plásticos, com água do mar e transportadas em caixas refrigeradas. No laboratório cada uma delas foi fixada com álcool 70%, para posterior contagem e identificação do material biológico.

Análises estatísticas

Para comparar os efeitos do tempo de permanência das unidades no campo (30, 90 e 180 dias - fator fixo) e da escala espacial (costão - fator fixo), e suas interações na abundância e riqueza da macrofauna bêntica foi utilizada Análise de

variância (ANOVA) de duas vias com os dados transformados pelo log ($x + 1$). A estrutura das comunidades foi comparada entre tempos de permanência das unidades em campo e costões usando Análise de variância permutacional (Permanova) de duas vias considerando os fatores tempo (fixo) e costão (fixo) (Anderson et al., 2008). Essas análises foram baseadas em dados de abundância transformados pela raiz quarta e matrizes de semelhanças calculadas usando o índice de similaridade de Bray-Curtis. As análises foram realizadas utilizando os programas Statistica 12 e PRIMER 6 + Permanova e em todos considerou-se o nível de significância de 5%.

Resultados

Foram identificados 39.930 indivíduos distribuídos em 133 táxons, sendo 42 Polychaeta, 40 Crustacea, 39 Mollusca, 5 Chelicerata, 4 Echinodermata, 1 Hexapoda, 1 Nemertea, 1 Platyhelminthes. Crustacea foi o grupo mais abundante, representado principalmente por *Chthamalus* sp. (29.580 indivíduos), *Elasmopus* spp. (1.979 indivíduos) e *Hyale* spp. (582 indivíduos), seguido por Mollusca, com dominância dos gastropodas *Eulithidium affine* (2.981 indivíduos), *Echinollitorina lineolata* (1.009 indivíduos) e *Lottia subrugosa* (354 indivíduos). A Classe Polychaeta, foi representada principalmente por *Perinereis ponteni* (266 indivíduos), *Phragmatopoma* sp. (238 indivíduos) e *Leodice rubra* (135 indivíduos).

Mediolitoral médio (UAS - placa de PVC)

A abundância dos organismos foi máxima em MP, com considerável elevação da densidade dos 30 aos 60 dias, quando estabiliza. Na Concha a abundância se manteve estável entre 30 e 60 dias, com decréscimo posterior (180 dias). Em MP a riqueza aumentou levemente ao longo do tempo, e na Concha houve redução entre os dias 30 e 60, e aumento posterior (180 dias) (Figura 2).

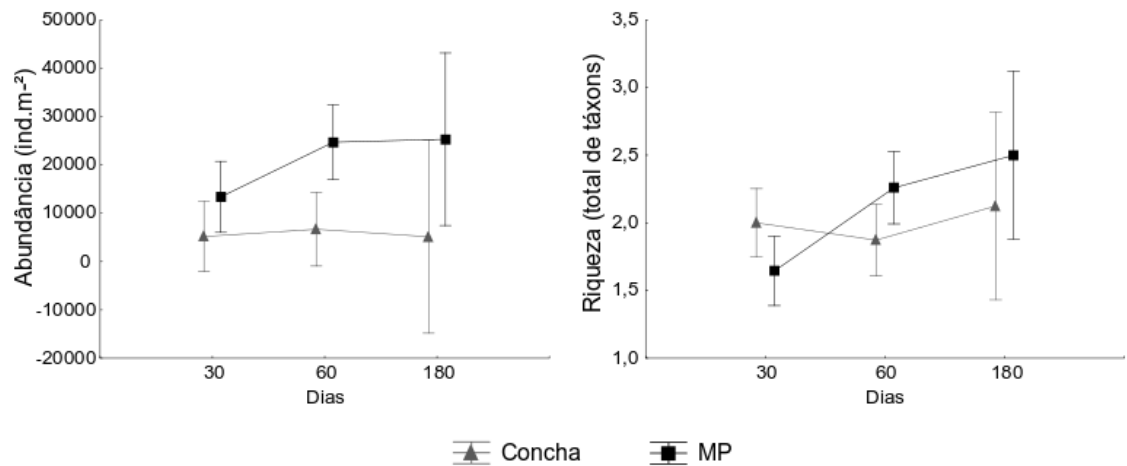


Figura 2. Abundância (média + desvio padrão) e riqueza (média + desvio padrão) da macrofauna benthica ao longo do experimento no mediolitoral médio dos costões rochosos do Sul da Bahia (Brasil).

Os Crustacea e Mollusca, nessa ordem, dominaram entre os assentantes. O cirripédio *Chthamalus* sp. foi o táxon mais abundante em ambos costões e tempos de experimento. Entre os moluscos, *Echinolitorina lineolata*, teve abundância máxima na Concha e em MP *Lottia subrugosa* dominou. Os moluscos foram mais abundantes na Concha a partir do 30º dia, comparado com o MP, porém em 180 dias a abundância foi semelhante nos dois costões (Figura 3).

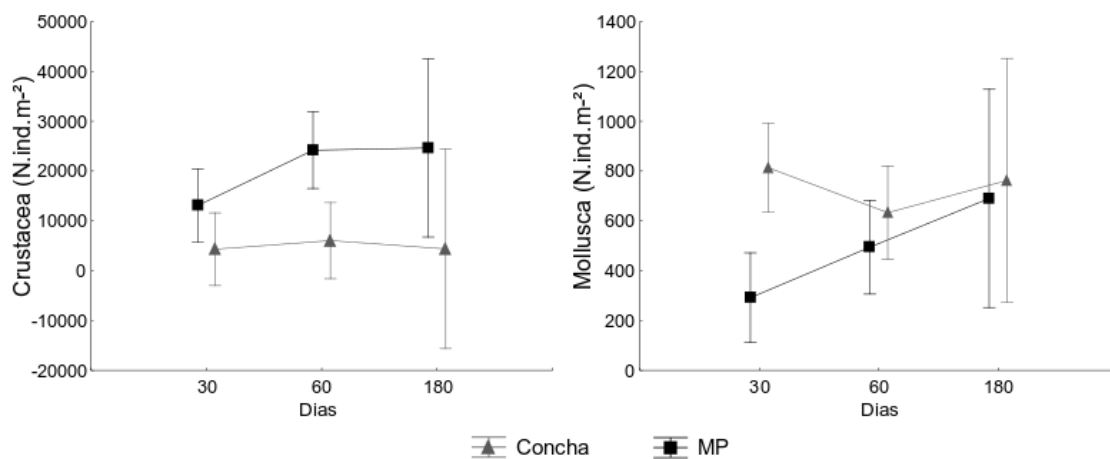


Figura 3. Abundância média (ind. m⁻² + SD) dos grupos dominantes no mediolitoral médio nos costões rochosos do Sul da Bahia-Brasil. MP: Morro de Pernambuco.

A abundância variou significativamente entre costões e dias de experimento. Enquanto para a riqueza não foi registrada diferença em nenhuma escala de observação (espacial e temporal) (Tabela 1).

Tabela 1. Resultados das ANOVA para abundância e riqueza da macrofauna bêntica no mediolitoral médio dos costões rochosos do sul da Bahia (Brasil).

Abundância	SQ	GI	QM	Pseudo-F	p
Costão	21,89	1	21,89	4,26	<0,05
Duração do experimento	38,81	2	19,40	3,77	<0,05
Costão X Duração do experimento	5,12	2	2,56	0,49	0,60

Riqueza	SQ	GI	QM	Pseudo-F	p
Costão	0,01	1	0,01	0,12	0,71
Duração do experimento	0,73	2	0,36	2,99	0,05
Costão X Duraçã do experimento	0,80	2	0,40	3,27	<0,05

SQ: soma dos quadrados, gl: graus de liberdade, QM: quadrado médio.

Mediolitoral inferior (grama sintética - UAS)

No mediolitoral inferior, os valores médios de abundância permaneceram estáveis entre os dias, com maiores valores registrados para o costão da Concha e um pequeno acréscimo de 30 para 60 dias. Porém, no MP foi registrada uma elevação expressiva de 30 até 180 dias, enquanto a riqueza apresentou um padrão semelhante nos dois costões, exibindo constante acréscimo (Figura 4).

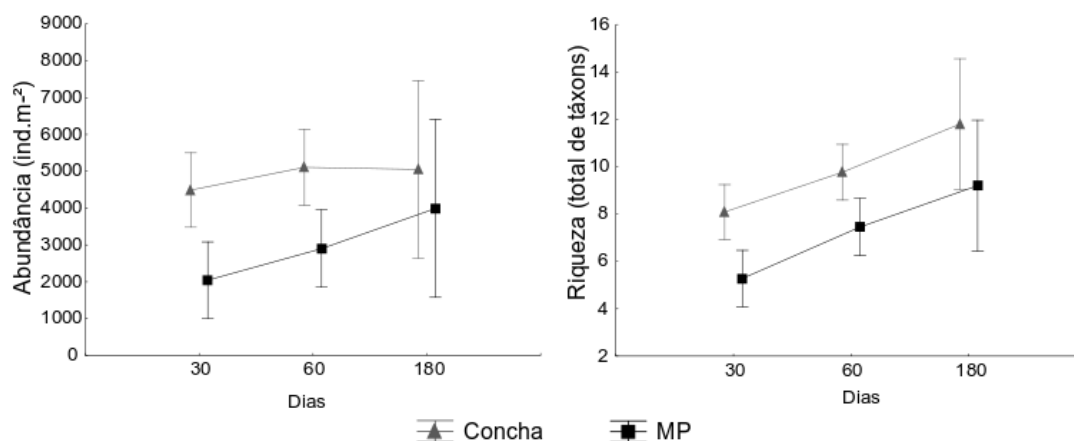


Figura 4. Abundância média (ind. m⁻² + SD) e riqueza (média + SD) da macrofauna bêntica em diferentes períodos sucessionais, no mediolitoral inferior dos costões rochosos do Sul da Bahia-Brasil.

Diferenças significativas foram registradas entre os valores de abundância e do número de espécies, do mediolitoral inferior, em escala espacial e temporal (Tabela 2).

Tabela 2. Resultados da ANOVA two-way com valores de abundancia e riqueza da macrofauna bêntica no mediolitoral inferior nos costões rochosos do sul da Bahia-Brasil.

Abundância	SQ	gl	QM	F	p
Costão	14,00	1	14,00	12,75	<0,01
Dias	14,22	2	7,11	6,47	<0,01
Costão X Dias	3,54	2	1,77	1,61	0,201532

Riqueza	SQ	gl	QM	F	p
Costão	3,39	1	3,39	11,88	<0,01
Dias	5,40	2	2,70	9,45	<0,01
Costão X Dias	0,47	2	0,23	0,83	0,43

SQ: soma dos quadrados, gl: graus de liberdade, QM: quadrado médio.

Assim como no mediolitoral médio, no mediolitoral inferior os principais grupos exibiram diferentes padrões de sucessão entre os costões e os períodos de tempo de experimento. Crustacea, Mollusca e Echinodermata foram dominantes na Concha, e Polychaeta no MP (Figura 5). Os crustáceos apresentaram um pico de abundância expressiva entre 60 e 180 dias na Concha, enquanto no MP foi observado um aumento no período entre 30 e 60 dias. A partir daí os valores permaneceram semelhantes. Os moluscos, embora mais abundantes na Concha, exibiram estabilidade nos valores entre 30 a 60 dias nos dois costões. Em contraste, houve um decréscimo na abundância no período de 60 e 180 dias na Concha e no mesmo período um acréscimo para o MP. Os poliquetas, no período entre 60 e 180 dias, apresentaram um decréscimo no MP, enquanto na Concha foi registrado acréscimo expressivo. Os equinodermos, representado por por ofiuróides, foram mais abundantes em 60 dias na Concha. Entretanto, nenhum foi registrado no período de 180 dias para a Concha. Para o MP apenas um indivíduo foi encontrado (Figura 5).

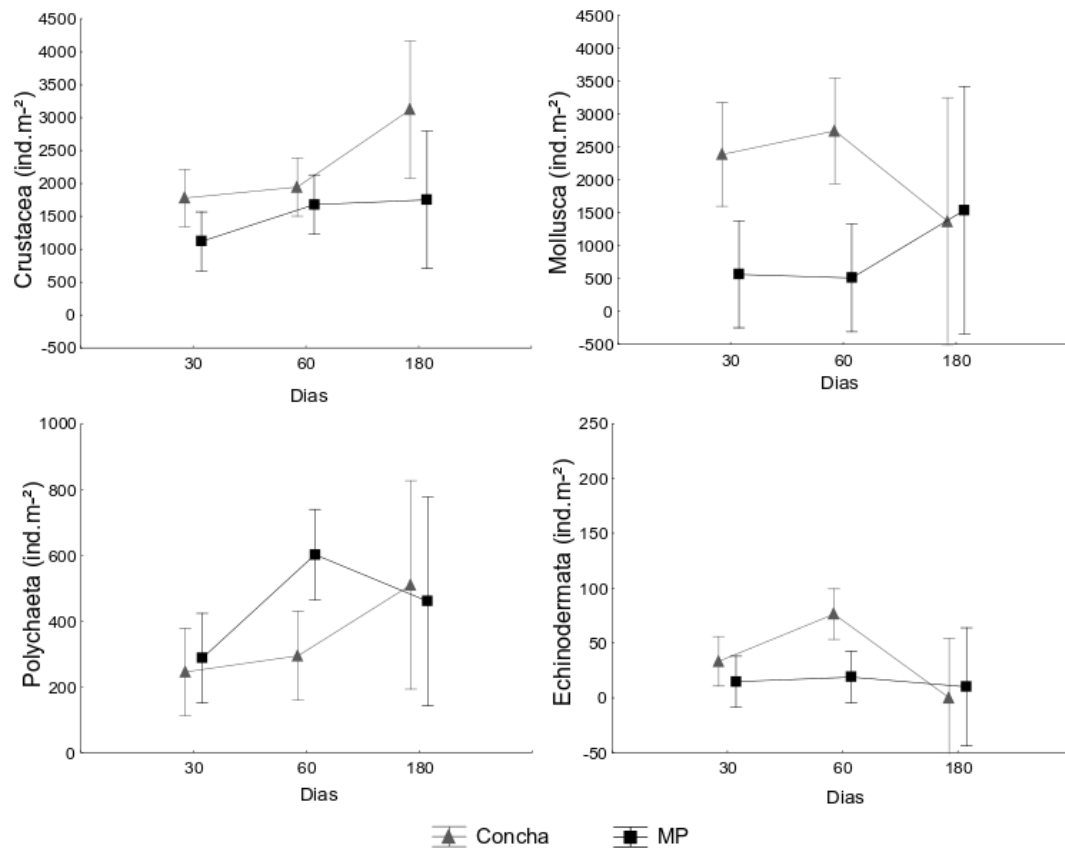


Figura 5. Abundância média (ind. m⁻² + SD) dos grupos dominantes no mediolitoral inferior nos costões rochosos do Sul da Bahia-Brasil.

A estrutura da comunidade não variou significativamente entre os períodos amostrados (30, 60 e 180 dias) no mediolitoral médio. No entanto, em escala espacial as comunidades mostraram-se diferentes, nessa mesma zona. Já no mediolitoral inferior a comunidade diferiu tanto entre os costões quanto entre os períodos de experimento (Tabela 3).

Tabela 3. Resumo dos resultados da PERMANOVA para a macrofauna bêntica no mediolitoral médio e mediolitoral inferior dos costões rochosos do sul da Bahia-Brasil.

Mediolitoral médio						Unique perms
Fonte de variação	GI	SQ	QM	Pseudo-F	p	
Dias	2	5101,6	2550,8	2,03	0,06	998
Costão	1	25990	25990	20,74	<0,01	999
Dias X Costão	2	2145,3	1072,6	0,85	0,54	999

Residual	242	3,03 x10 ⁵	1252,8			
Mediolitoral inferior						
Fonte de variação	Gl	SQ	QM	Pseudo-F	p	Unique perms
Dias	2	16483	8241,3	3,56	<0,01	999
Costão	1	42002	42002	18,18	<0,01	999
Dias X Costão	2	5770,9	2885,4	1,24	0,179	999
Residual	233	5,38 x10 ⁵	2309,6			

SQ: soma dos quadrados, gl: graus de liberdade, QM: quadrado médio, p: probabilidade.

Discussão

O padrão de sucessão foi distinto no mediolitoral dos costões rochosos estudados. No nível inferior as variações foram mais acentuadas nas duas escalas de observação, pois, além da abundância e estrutura da comunidade, também foram registradas variações significativas na riqueza de organismos. As diferenças registradas confirmam a hipótese de que as variações espaço-temporais nas características do habitat estão modulando a sucessão da macrofauna bêntica em costões rochosos tropicais.

No mediolitoral médio dos dois costões o cirripédio *Chthamalus* sp. foi o táxon dominante todo o tempo. Nery et al. (2008) encontraram padrões semelhantes, com domínio de *Chthamalus* sp., em diferentes substratos artificiais na costa de Pernambuco (Nordeste do Brasil). Da mesma forma, Barbiero et al. (2011) registraram o domínio desse cirripédio na costa do Rio de Janeiro (Sudeste Brasil) por seis meses após perturbação ambiental. Isso indica que esses organismos atuam como uma espécie pioneira, persistindo por longos períodos, como dominantes, após distúrbios na zona do mediolitoral médio. O domínio de *Chthamalus* sp. nas zonas superiores dos costões rochosos ocorre devido a tolerância desse cirripédio às condições de exposição e dessecação, comuns nessas zonas (O’Riordan et al., 2010).

Embora o bivalve *Brachidontes exustus* seja constantemente citado como abundante nas porções superiores do mediolitoral de costões rochosos (Souza et al., 2010; Lima et al., 2017), nos costões do sul da Bahia a espécie esteve sempre em baixa densidade. Resultados semelhantes foram registrados na costa tropical brasileira. Em testes do efeito de distúrbio (utilizando substrato artificial e em substrato natural) na estrutura das comunidades em diferentes áreas no Nordeste do

Brasil, observou-se sempre baixa capacidade de colonização dessa espécie (Almeida, 2008; Souza, 2014). Em sentido oposto, a espécie colonizou rapidamente placas de assentamento no mediolitoral de costões rochosos na costa de São Paulo (Tanaka (2005). Pode-se hipotetizar então que em costões tropicais o estabelecimento das populações desses bivalves pode demandar longo período de tempo, e que essa espécie pode ter baixa capacidade competitiva por espaço.

As espécies vágeis dominantes no mediolitoral médio foram *Echinolittorina lineolata* e *Lottia subrugosa*, as quais aumentaram suas densidades até 60 dias. Esse aumento de *E. lineolata* pode estar relacionado à busca por refúgio oferecido pelas testas de cirripédios mortos. No mediolitoral médio de costões rochosos essas estruturas de cirripédios aumentam a heterogeneidade da superfície (Kostylev et al., 1997; Kostylev, 2005), oferecendo a pequenos organismos micro-habitats para refúgio contra o estresse ambiental (alterações frequentes de umidade, temperatura e ação das ondas), principalmente em regiões tropicais (Cartwright & Williams, 2012). *Lottia subrugosa* provavelmente chegou ao substrato artificial por migração lateral dos adultos (Tanaka & Magalhães, 2002; Barbiero et al., 2011). Essa espécie de gastrópode exibe comportamento de *homing*, se deslocando em curtas distâncias para forragear, retornando ao local inicial na maré baixa (Hartnoll & Wright, 1977; Sebastián et al., 2002). Além disso, o aumento desses herbívoros pastadores também pode estar associado à disponibilidade de alimento, como presença de biofilme observada no substrato ou associadas às conformações das cracas adultas ou predadas.

Em ambos os costões rochosos não houve acréscimo significativo no número de espécies ao longo do experimento (máximo de 180 dias). Isso sugere que o mediolitoral médio desses sistemas possui lenta capacidade de recuperação da riqueza após perturbação. Em contrapartida, a abundância, nesse nível tende a rapidamente recuperar a composição original, considerando a rápida e elevada taxa de assentamento de *Chthamalus* sp. Esses padrões podem estar relacionados à atuação das condições abióticas mais severas nos níveis superiores, como por exemplo maior tempo de exposição, em consequência poucas espécies toleram tais condições (Connell, 1972; Menge et al., 1985). Diante disso, favorece a abundância das espécies oportunistas como *Chthamalus* sp.

No mediolitoral inferior as comunidades foram dominadas por organismos vágeis, como *Eulithidium affine*, *Elasmopus* spp., *Hyale* spp., com crescimento

progressivo no número de espécies e indivíduos até o final do experimento. A variabilidade registrada na riqueza, em ambas as escalas de observação, está de acordo com o padrão de sucessão geralmente registrado em costões rochosos, onde riqueza e diversidade tendem a aumentar com o passar do tempo e desenvolvimento da comunidade (Odum, 1969; Connell, 1978).

A elevação constante na riqueza para ambos os costões aponta que a comunidade está respondendo ao aumento complexidade do habitat, considerando que a partir 60º dia foi observado a presença de filamentos de algas nos substratos, principalmente de *Ulva lactuca*. A rápida capacidade de colonização por macroinvertebrados bentônicos dessa clorófita em costões rochosos tem sido reportada por outros autores em sistemas tropicais (Breves-Ramos, et al., 2005; Aguilera & Navarrete, 2007; Barbiero et al., 2011). Clorófitas do gênero *Ulva* são consideradas oportunistas, com ampla eficiência na colonização e eficazes “bioabsorventes” (capazes de absorver partículas do ambiente) no tratamento de ambientes com presença de metais pesados, e elevadas taxas de compostos nitrogenados de origem antrópica (Sousa, 1979; Neori et al., 1991; Karthikeyan et al., 2007). Posterior ao período mencionado acima (60 dias), além de *U. lactuca*, ao final do experimento também foram observadas a presença de outras algas como *Colpomenia* sp. e *Centroceras clavulatum*.

A presença de macroalgas no habitat pode estar atuando como facilitadora de acordo com o modelo de sucessão proposto por Connell & Slatyer (1977), permitindo o aumento no número de táxons da macrofauna bentônica a partir dos estágios sucessionais em que foram observadas. Com uma maior quantidade de estruturas no sistema é fornecido mais área de superfície disponível e, conseqüentemente, maior disponibilidade de recurso (Connor & Mc Coy, 1979). Em função do aumento na diversidade de estruturas, aumentam a possibilidade de surgimento de novos micro-habitats ou nichos (Mac Arthur & Mac Arthur, 1961). A abundância de espécies vageis não esteve, no entanto, relacionada com a presença das algas não exibiu efeito facilitador ou inibidor de acordo com Connell & Slatyer (1997).

Embora os valores de riqueza tenham elevado com as modificações no decorrer do período amostral, as espécies vageis pioneiras e dominantes, como o molusco *Eulithidium affine*, e os anfípodas *Elasmopus* spp. e *Hyale* spp., permaneceram dominantes durante todo período amostral. De acordo com o estágio

sucessional em que uma nova espécie chega no habitat, ela pode apresentar sucesso na colonização, ocupando rapidamente o sistema, ou seu sucesso no estabelecimento pode ser suprimido pelas espécies residentes (Connell & Slatyer, 1977; Cifuentes et al., 2010). O sucesso no estabelecimento das novas espécies que chegam no mediolitoral inferior dos costões estudados, parece estar sendo suprimido pelas espécies anteriores. Isso sugere que a comunidade está sendo conduzida a um estado previsível, dominada por poucas espécies (Berlow, 1997).

Os padrões sucessionais entre os grupos taxonômicos dominantes apresentaram flutuações dentro e entre os costões. Essas variações podem estar relacionadas às possíveis interações ecológicas (competição e predação) entre as espécies mais abundantes de cada grupo (Antoniadou et al., 2010). Com as mudanças estruturais no habitat, em função dos estágios de sucessão, provavelmente intensificaram tais interações, favorecendo de alguns grupos como por exemplo crustáceos e poliquetas na Concha e moluscos no Morro de Pernambuco.

O bivalve *Isognomon bicolor*, foi a única espécie sésil que esteve entre as dez mais abundantes (167 inds.) no mediolitoral inferior, principalmente no Morro de Pernambuco, com progressivos valores de abundância no decorrer dos períodos de experimento. Em contrapartida, seu concorrente por espaço, o bivalve *B. exustus* exibiu um número de organismos bastante reduzido (3). O *I. bicolor*, é uma espécie invasora com ampla distribuição na costa brasileira (Domaneschi & Martins, 2002; Breves-Ramos et al., 2010; Zamprogno et. al., 2010; Agostini & Ozorio, 2016; Henriques & Casarini, 2018). As espécies invasoras apresentam elevada capacidade de modificação da estrutura, dinâmica e funcionamento de um sistema, principalmente com em relação às interações de competição por espaço ou por alimento, com as espécies residentes (Shea & Chesson, 2002). Embora o bivalve invasor seja coletado frequentemente em poças de maré, fendas de rochas e regiões mais abrigadas (Zamprogno et. al., 2010), no presente estudo esse organismo apresentou sucesso na colonização de habitat com elevado grau de exposição e superfície plana, sem depressões, como o substrato oferecido.

As diferenças observadas na estrutura da comunidade podem estar relacionadas ao hidrodinamismo somado à morfologia da costa. Embora os dois costões apresentem nível de exposição semelhantes, a declividade é bem distinta entre eles. A inclinação é um fator importante que está associado à ação das ondas

em costões rochosos. Quanto mais branda a inclinação menor o efeito de onda, pois a energia é dissipada ao longo do gradiente, ao contrário de áreas mais inclinadas que suportam maior exposição a energia (Knox, 2000; Murray et al., 2006). Isso sugere que a intensidade da energia das ondas pode estar desempenhando uma função crucial nos costões, uma vez que distúrbios naturais governados por ação hidrodinâmica influenciam a distribuição, abundância e composição dos organismos, sendo importantes agentes estruturadores da zona entremarés (Eckman, 1983; Denny, 2006; Loke, et al., 2016).

Em função da inclinação da costa, os substratos oferecidos acompanharam os diferentes níveis de declividade nos respectivos costões. A retenção de água aumenta a umidade em superfícies mais horizontais, fornecendo melhores condições para o estabelecimento de microfílmicos, atraindo a migração de herbívoros pastadores para esses habitats (Benedetti-Cecchi et al., 2000). Por outro lado, alguns moluscos gastrópodes tendem a aumentar sua eficiência de forrageamento em substratos verticais, os quais oferecem condições físicas ideais para esses organismos (Garrrity, 1984).

No mediolitoral inferior, na Concha e no Morro de Pernambuco, nos primeiros 60 dias a primeira alga a colonizar foi *Ulva lactuca*, que permaneceu até o final do experimento. Na Concha até este período foi observada, além de *Ulva lactuca*, ocorrência de feofíceas, enquanto em MP foram observadas feofíceas e até o final do experimento alguns filamentos de rodófitas. É provável que as características físicas citadas acima, tenham contribuído para o predomínio dos diferentes tipos de algas nos costões e, em função desses fatores, tenha favorecido diferenças na comunidade. A hidrodinâmica é um fator crucial para o estabelecimento de determinados tipos de algas, atuando como “filtro ambiental”, e até mesmo na estrutura física das macroalgas (Vogel, 1994; Little & Kitchen, 1996; Boller & Carrington, 2007; Kregting et al., 2016). Por exemplo, *Sargassum* ocorre principalmente em costões que estão submetidos à reduzida ação de ondas (Széchy & Paula, 2000).

A influência da presença de macroalgas na estrutura da macrofauna bêntica é uma variável amplamente documentada, fornecendo recurso alimentar, principalmente para herbívoros e detritívoros, pelo aumento na retenção de material particulado, e proteção contra predadores e dessecação (Jacobucci et al., 2009; Wright et al., 2014; Bueno et al., 2016). As macroalgas podem modificar as

características locais dos habitats, funcionando como engenheiros do ecossistema, dado que exerce forte influência na diversidade e abundância na macrofauna associada (Jones et al., 1994; Wilson et al., 2014; Umanzor et al., 2017). Considerando que o maior número de espécies encontrado é vágil, o ambiente natural em torno do substrato artificial pode ter exercido grande influência nos resultados obtidos, através da migração lateral dos organismos.

O aumento da complexidade do habitat, pelo estabelecimento de macroalgas, as quais possivelmente estão respondendo aos diferentes padrões hidrodinâmicos, aponta que as comunidades foram se ajustando através das relações ecológicas como competição e predação. Neste caso, há evidências para supor que os processos físicos e biológicos interagiram de maneiras complexas nessa comunidade macrobêntica (Benedetti-Cecchi et al., 2000).

O padrão sucessional da comunidade bentônica nos costões estudados aponta que esses costões apresentam características ambientes perturbados e provavelmente demanda um período superior a 180 dias para recuperação após perturbação. A comunidade foi dominada por poucas espécies de macroinvertebrados bentônicos, com elevada abundância de *Ulva lactuca*, o que deve estar refletindo o enriquecimento orgânico de origem antrópica. Embora os dois costões estejam localizados em zonas urbanas e com influência marcante de sistemas estuarinos, é mais provável que o Morro de Pernambuco esteja sendo mais impactado, considerando a crescente abundância de organismo invasor (*I. bicolor*) e o restrito reestabelecimento do competidor local (*B. exustus*).

Referencias

- Agostini, V.O., & Ozorio, C.P. (2016). Colonization record of *Isognomon bicolor* (Mollusca: Bivalvia) on pipeline monobuoys in the Brazilian south coast. *Marine Biodiversity Records* 9, 84.
- Aguilera, M.A., & Navarrete, S.A. (2007). Effects of *Chiton granosus* (Frembly, 1827) and other molluscan grazers on algal succession in wave exposed mid-intertidal rocky shores of central Chile. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 349, 84-98.
- Almeida, L. R., Guimarães, M. A., Luz, B. R. A., & Porto Neto, F. F. (2008). Interação entre processos de colonização e sucessão ecológica de comunidades bioincrustantes na Praia da Piedade. *Tropical Oceanography* 36, 40-46.

- Anderson, M.J., Gorley, R., & Clarke, K.P. (2008). PERMANOVA+for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E, Plymouth.
- Antoniadou, C., Voultsiadou, E., & Chintiroglou, C. (2010). Benthic colonization and succession on temperate sublittoral rocky cliffs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 382, 145-153.
- Bahia, Governo do Estado. Superintendência de Recursos Hídricos – Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Recuperação das Bacias dos Rios Cachoeira e Almada. Volume I, Tomo I. 2001. 48p.
- Barbiero, D.C., Macedo, I.M., Masi, B.P., & Zalmon, I.R. (2011). A removal disturbance effect on the ecological succession of a benthic intertidal community—south-eastern Brazil. *Marine Biodiversity Records* 4, 1-8.
- Benedetti-Cecchi, L., Bulleri, F., & Cinelli, F. (2000). The interplay of physical and biological factors in maintaining mid-shore and low-shore assemblages on rocky coasts in the north-west Mediterranean. *Oecologia* 123, 406-417.
- Berlow, E.L. (1997). From canalization to contingency: historical effects in a successional rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 67, 435–460.
- Bertness, M.D., Trussell, G.C., Ewanchuk, P.J., & Silliman, B.R. (2002). Do alternate stable community states exist in the Gulf of Maine rocky intertidal zone?. *Ecology* 83, 3434-3448.
- Boller, M.L., & Carrington, E. (2007). Interspecific comparison of hydrodynamic performance and structural properties among intertidal macroalgae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 210, 1874-1884.
- Breves-Ramos A., Junqueira A.O.R., Lavrado H.P., Silva S.H.G., & Ferreira-Silva, M.A.G. (2010). Population structure of the invasive bivalve *Isognomon bicolor* on rocky shores of Rio de Janeiro State (Brazil). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90, 453–9.
- Breves-Ramos, A., Lavrado, H.P., Junqueira, A.D.O.R., & Silva, S.H.G.D. (2005). Succession in rocky intertidal benthic communities in areas with different pollution levels at Guanabara Bay (RJ-Brazil). *Brazilian archives of biology and technology* 48, 951-965.
- Bueno, M., Dena-Silva, S.A., Flores, A.A.V., & Leite, F.P.P. (2016). Effects of wave exposure on the abundance and composition of amphipod and tanaidacean assemblages inhabiting intertidal coralline algae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 96, 761-767.
- Bulleri, F., & Benedetti-Cecchi, L. (2006). Mechanisms of recovery and resilience of diferente components of mosaics of habitats on shallow rocky reefs. *Oecologia* 149, 482-492.
- Cartwright, S.R., & Williams, G.A. (2012). Seasonal variation in utilization of biogenic microhabitats by littorinid snails on tropical rocky shores. *Marine Biology* 159, 2323-2332.

- Cifuentes, M., Krueger, I., Dumont, C.P., Lenz, M., & Thiel, M. (2010). Does primary colonization or community structure determine the succession of fouling communities?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 395, 10-20.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302–1310.
- Connell, J.H., & Slatyer, R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111, 1119-1144.
- Connor, E.F., & McCoy, E.D. (1979). The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist* 113, 791-833.
- Denny, M.W. (2006). Ocean waves, nearshore ecology, and natural selection. *Aquatic Ecology* 40, 439-461.
- Domaneschi O., & Martins, C.M., (2002). *Isognomon bicolor* (C.B. Adams) (Bivalvia, Isognomonidae): primeiro registro para o Brasil, redescrição da espécie e considerações sobre a ocorrência e distribuição de *Isognomon* na costa brasileira. *Revista Brasileira de Zoologia* 19, 611–627.
- Dominguez, J.M.L. (2009). The coastal zone of Brazil, p. 17-51, in: Dillenburg, S.R., Hesp, P.A. (Eds.), *Geology and geomorphology of holocene coastal barriers of Brazil*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Eckman, J.E. (1983). Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnology and Oceanography* 28, 241-257.
- Faria-Filho, A.F., Araujo, Q.R. Zoneamento do meio físico do município de Ilhéus, Bahia, Brasil, utilizando a técnica de geoprocessamento, Centro de Pesquisas do Cacau CEPLAC/CEPEC, 20 p., Ilhéus, 2003.
- Fraschetti, S., Giangrande, A., Terlizzi, A., & Boero, F. (2003). Pre-and post-settlement events in benthic community dynamics. *Oceanologica Acta* 25, 285-295.
- Gallego-Tévar, B., Grewell, B.J., Figueroa, E., & Castillo, J.M. (2020). The role of exotic and native hybrids during ecological succession in salt marshes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 523, 151282.
- Garrity, S.D. (1984). Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. *Ecology* 65, 559-574.
- Gusev, A.P. (2017). Inhibition of restorative succession by invasive plant species: Examples from Southeastern Belarus. *Russian Journal of Ecology* 48, 321-325.
- Gusmão, J.B., Sandrini-Neto, L., & Lana, P. (2019). Distance from rocky shores affects infaunal recolonization in a subtropical tidal flat. *Hydrobiologia* 835, 193-204.

- Hartnoll, R. G., & Wright, J. R. (1977). Foraging movements and homing in the limpet *Patella vulgata* L. *Animal Behaviour* 25, 806-810.
- Henriques, M.B., & Casarini, L.M. (2018). Avaliação do crescimento do mexilhão *Perna perna* e da espécie invasora *Isognomon bicolor* em banco natural da ilha das Palmas, baía de Santos, estado de São Paulo, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca* 35, 577-586.
- Hutchinson, N., & Williams, G.A. (2003). Disturbance and subsequent recovery of mid-shore assemblages on seasonal, tropical, rocky shores. *Marine Ecology Progress Series* 249, 25-38.
- Jacobucci, G.B., Tanaka, M.O., & Leite, F.P.P. (2009). Temporal variation of amphipod assemblages associated with *Sargassum filipendula* (Phaeophyta) and its epiphytes in a subtropical shore. *Aquatic Ecology* 43, 1031-1040.
- Jones C.G, Lawton J.H., & Shachak M. (1994). Organisms as ecosystem engineers, pp. 130-147, in: Samson, F.B., Knopf, F.L. (Eds.), Ecosystem management. Springer, New York.
- Karthikeyan, S., Balasubramanian, R., & Iyer, C.S.P. (2007). Evaluation of the marine algae *Ulva fasciata* and *Sargassum* sp. for the biosorption of Cu (II) from aqueous solutions. *Bioresource Technology* 98, 452-455.
- Knox, G.A. (2000). The ecology of seashores. CRC press, Boca Roca, United States.
- Kostylev, V., Erlandsson, J., & Johannesson, K. (1997). Microdistribution of the polymorphic snail *Littorina saxatilis* (Olivi) in a patchy rocky shore habitat. *Ophelia* 47, 1-12.
- Kostylev, V.E., Erlandsson, J., Mak, Y.M., & Williams G.A. (2005). The relative importance of habitat complexity and surface area assessing biodiversity: fractal application on rocky shores. *Ecological Complexity* 2, 272–286.
- Kregting, L., Blight, A.J., Elsässer, B., & Savidge, G. (2016). The influence of water motion on the growth rate of the kelp *Laminaria digitata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 478, 86-95.
- Little, C., & Kitching, J.A. (1996). The biology of rocky shores. Oxford University Press, USA, Oxford.
- Loke, L.H., Liao, L.M., Bouma, T.J., & Todd, P.A. (2016). Succession of seawall algal communities on artificial substrates. *Raffles Bulletin of Zoology* 32, 1-10.
- MacArthur, R.H., & MacArthur, J.W. (1961). On bird species diversity. *Ecology* 42, 594–598.
- Murray, S.N., Ambrose, R., & Dethier, M.N. (2006). Monitoring rocky shores, University of California Press, Los Angeles.

- Nascimento, L., Bittencourt, A., Santos, A., & Dominguez, J. (2007). Deriva litorânea ao longo da Costa do Cacau, Bahia: repercussões na geomorfologia costeira. *Pesquisas em Geociências* 34, 45-56.
- Neori, A., Cohen, I., & Gordin, H. (1991). *Ulva lactuca* biofilters for marine fishpond effluents. II. Growth rate, yield and C: N ratio. *Botanica Marina* 34, 483-490.
- Nery, P.P.C.F., Leitão, S.N., Fernandes, M.L.B., Silva, A.K.P., & Chaves, A.C. (2008). Recrutamento e sucessão ecológica da macrofauna incrustante em substratos no Porto do Recife-PE, Brasil. *Revista Brasileira de Engenharia de Pesca* 3, 51-61.
- Odum, E.P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science* 164, 262-270.
- Pineda J., Porri, F., Starczak, V., & Blythe, J. (2010). Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and population connectivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 392, 9-21.
- Prach, K., & Walker, L.R. (2011). Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology & Evolution* 26, 119-123.
- Santos, E.C., Craveiro, N., & Rosa-Filho, J.S. (2020). O papel do substrato na distribuição espacial de *Echinolittorina lineolata* (ORBIGNY, 1840) em costões rochosos do sul da Bahia (Brasil). *Enciclopédia Biosfera* 17, 391-401.
- Sebastián, C.R., Steffani, C.N., & Branch, G.M. (2002). Homing and movement patterns of a South African limpet *Scutellastra argenvillei* in an area invaded by an alien mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Marine Ecology Progress Series* 243, 111-122.
- Shea, K., & Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 170-176.
- Silva, A.C.F., Hawkins, S.J., Boaventura, D.M., & Thompson, R.C. (2008). Predation by small mobile aquatic predators regulates populations of the intertidal limpet *Patella vulgata* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 367, 259-265.
- Skinner, L.F., & Coutinho, R. (2002). Preliminary results on settlement of barnacles *Tetraclita stalactifera* and *Chthamalus bisinuatus* on a Brazilian tropical rocky shore under upwelling conditions. *Invertebrate Reproduction & Development* 41, 151-156.
- Sousa, W.P. (1979). Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs* 49, 227-254.
- Souza, S.M.A.R. (2014). Estrutura espacial e sucessão ecológica da comunidade bêntica nos costões rochosos do Morro de Pernambuco (Ilhéus-BA). Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil, 60 p.

- Speight, M., & Henderson, P. (2013). *Marine Ecology: concepts and applications*, Wiley-Blackwell, Chichester, UK.
- Széchy, M.T.M., & Paula, É.J. (2000). Padrões estruturais quantitativos de bancos de *Sargassum* (Phaeophyta, Fucales) do litoral dos estados do Rio de Janeiro e São Paulo, Brasil. *Brazilian Journal of Botany* 23, 121-132.
- Tanaka, M. O. (2005). Recolonization of experimental gaps by the mussels *Brachidontes darwinianus* and *B. solisianus* in a subtropical rocky shore. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 48, 115-119.
- Tanaka, M. O., & Magalhães, C. A. (2002). Edge effects and succession dynamics in *Brachidontes* mussel beds. *Marine Ecology Progress Series* 237, 151-158.
- Torres, M.L.M., Rego, N.C., Geuz, F., Levy, M.C., & Moreau, M. (2001). Programa de recuperação das bacias dos rios Cachoeira e Almada-Diagnóstico Regional. Núcleo de bacias hidrográficas da UESC, Superintendência de Recursos Hídricos do Estado da Bahia, p. 293.
- Umanzor, S., Ladah, L., & Zertuche-González, J. A. (2017). The influence of species, density, and diversity of macroalgal aggregations on microphytobenthic settlement. *Journal of phycology* 53, 1060-1071.
- Vogel, S. (1994). *Life in Moving Fluids*. Princeton University Press, Princeton.
- White, P.S., & Jentsch, A. (2004). Disturbance, Succession, and Community Assembly in Terrestrial Plant Communities, pp. 342-365, in: Temperton, V. M., Hobbs, R. J., Nuttle, T., Halle, S., (Eds.), *Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice*, Island Press, Washington DC.
- Williams, G.A., Davies, M.S., & Nagarkar, S. (2000). Primary succession on a seasonal tropical rocky shore: the relative roles of spatial heterogeneity and herbivory. *Marine Ecology Progress Series* 203, 81-94.
- Wilson, S.K., Fulton, C.J., Depczynski, M., Holmes, T.H., Noble, M.M., Radford, B., & Tinkler, P. (2014). Seasonal changes in habitat structure underpin shifts in macroalgae-associated tropical fish communities. *Marine Biology* 161, 2597–601.
- Wright, J.T., Byers, J.E., DeVore, J.L., & Sotka, E.E. (2014). Engineering or food? Mechanisms of facilitation by a habitat forming invasive seaweed. *Ecology* 95, 2699–706.
- Zamprogno, G.C., Fernandes, L.L., & Fernandes, F.D.C. (2010). Spatial variability in the population of *Isognomon bicolor* (CB Adams, 1845) (Mollusca, Bivalvia) on rocky shores in Espírito Santo, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 58, 23-29.

3.4 O PAPEL DO SUBSTRATO NA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE *ECHINOLITTORINA LINEolata* (ORBIGNY, 1840) EM COSTÕES ROCHOSOS DO SUL DA BAHIA (BRASIL)

Resumo

A zonação vertical de *Echinolittorina lineolata* e sua relação com as características do substrato foram descritas em costões rochosos das praias da Costa e Tiririca, sul da Bahia - Brasil. Os substratos identificados foram rocha descoberta, *Chthamalus*, mistura *Brachidontes/Chthamalus* e mistura *Chthamalus*/algas. Os distintos substratos formam zonas paralelas distribuídas desde a linha de maré alta (rocha descoberta) até o limite superior do infralitoral (início das algas). A densidade de *E. lineolata* variou significativamente entre zonas, mas não entre costões, sendo distinto entre costões. Na Costa as maiores abundâncias ocorreram nos substratos dominados por *Chthamalus* e *Brachidontes/Chthamalus* e na Tiririca *Brachidontes* e rocha descoberta. A distribuição de *E. lineolata* reflete o tipo e posição de substrato e a extensão das zonas, quando o substrato é biogênico.

Palavras-chave: Fundo duro, Microgastrópodes, Zonação vertical.

Abstract

The vertical zonation of *Echinolittorina lineolata* and its relationship with the characteristics of the substrate have been described in rocky shores of the beaches of Costa and Tiririca, south of Bahia – Brazil. The identified substrates were bare rock, *Chthamalus*, mixture *Brachidontes/Chthamalus* and mixture *Chthamalus*/algae. The different substrates form parallel zones distributed from the high tide line (open rock) to the upper limit of the infralittoral (beginning of the algae). The density of *E. lineolata* varied significantly between zones, but not between shores, being distinct between rocky shores. In Costa, the greatest abundances occurred in substrates dominated by *Chthamalus* and *Brachidontes/Chthamalus* and in Tiririca *Brachidontes* and bare rock. The distribution of *E. lineolata* reflects the type and position of substrate and the extent of the zones, when the substrate is biogenic.

Keywords: Hard bottom, Microgastropods, Vertical zonation.

Introdução

Costões rochosos são ambientes marinhos que exibem no entremarés um gradiente ambiental dinâmico, em decorrência do tempo de emersão a que são submetidos os organismos que neles habitam (Lewis, 1964; Connell, 1978). A distribuição dos organismos bentônicos nos costões rochosos varia dependendo de características ambientais, como temperatura e exposição a ação das ondas, mais importantes nas porções superiores; e, das interações biológicas como competição e predação, nas porções mais próximas da água (Stephenson & Stephenson, 1949).

Uma característica marcante desses ambientes é a distribuição da biota em zonas paralelas, conhecida como zonação vertical (Stephenson & Stephenson, 1949; Lewis, 1964). Essas zonas ou biobandas diferem em composição taxonômica, riqueza de espécies e abundância de indivíduos (Stephenson & Stephenson, 1949). Na zona entremarés geralmente são observadas zonas dominadas pelos cirripédios *Chthamalus bisinuatus* e *C. stellatus* e por bivalves *Brachidontes* spp. ou *B. darwinianus*, e uma zona mais inferior dominada por algas de variadas espécies (Coutinho & Zalmon, 2009).

Muitos organismos que formam essas zonas são reconhecidos como “engenheiros de ecossistemas”, dado que os substratos biogênicos por estes formados modificam o ambiente, modulando a disponibilidade de recursos (substrato, alimento, umidade) para outras espécies (Jones et al., 1994). Podendo ainda aumentar a heterogeneidade ambiental e a diversidade de *habitats*, favorecendo a ocorrência, ou oferecendo condições favoráveis que levam ao aumento da abundância de determinadas espécies (Jones et al., 1994; Borthagaray & Carranza, 2007).

Gastrópodes litorínídeos são herbívoros pastadores comuns em costões rochosos que se alimentam em condições de umidade favorável (maré cheia) e que se abrigam em refúgios sombreados e úmidos, ou que se agregam, nos períodos de emersão (Garrity, 1984; Pandey & Thiruchitrambalam, 2019). Para esses organismos, os substratos biogênicos podem ser essenciais em condições de estresse térmico, como nas zonas entremarés de costões rochosos em áreas tropicais (Jones et al., 1994; Cartwright & Williams, 2012; Yan et al., 2020).

Nesse estudo testou-se a hipótese de que a distribuição vertical de microgastrópodes vágéis em costões rochosos tropicais é regida principalmente pela disponibilidade de substrato biogênico (tipo, posição e extensão), usando como modelo o herbívoro *Echinolittorina lineolata* em dois costões rochosos do sul da Bahia (Brasil).

Material e métodos

Os costões rochosos das praias da Costa (14°17'23"S, 38°59'04"W) e da Tiririca (14°17'12"S, 38°59'06"W), ambas localizadas no município de Itacaré – Bahia, Brasil (Figura 1), são um conjunto de rochas metamórficas de fácies granulítica (Sapucaia et al., 2005). Na região as marés são semi diurnas com

amplitude de 2,5 metros. Ambos costões são expostos e sujeitos a ação das ondas, que vêm predominantemente da direção nordeste no verão, com altura média de um metro, e de sudeste no inverno, com altura média de 1,5 metros (Nascimento et al., 2007; Dominguez, 2009).

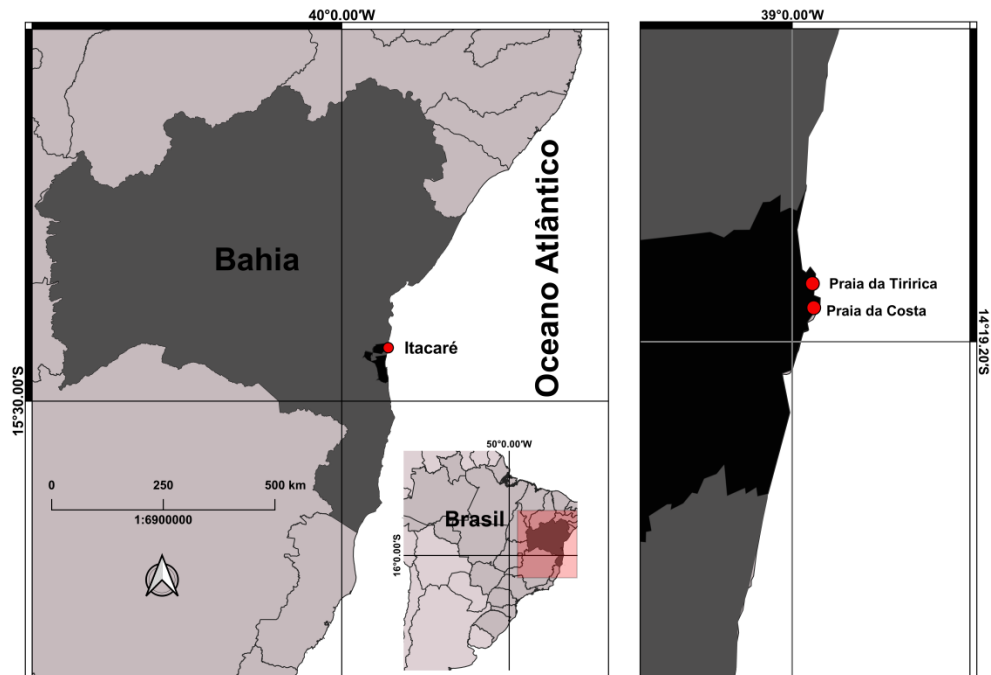


Figura 1. Área de estudo no município de Itacaré – Bahia, Brasil. Praias da Costa e Tiririca.

As coletas foram realizadas em maré baixa de sizígia nos dias 24 e 25 de junho de 2017. Em cada costão foram estabelecidos cinco transectos aleatórios que se estenderam do mediolitoral superior (a partir do surgimento das cracas) até o infralitoral superior (limite superior da faixa dominada por algas). Ao longo de cada transecto foram tomadas fotos digitais sobre um quadrado de 50 x 50 cm. O número de fotos variou em função da extensão de cada costão. O percentual de cobertura de cada tipo de substrato foi estimado a partir das fotos utilizando o programa CPCe 4.1 (Kohler & Gill, 2006), com 50 pontos aleatórios para cada imagem. Uma zona foi definida como a faixa horizontal de um costão em que mais de 60% da área das fotos era ocupado por um determinado substrato (ex.: zona de *Chthamalus* - faixa horizontal na qual os quadrantes estavam mais de 60% cobertos pelo cirripédio (*Chthamalus* sp.)). Em cada quadrado foi raspada com o auxílio de espátula uma

área de 10 x 10 cm (a posição do quadrado foi definida aleatoriamente por sorteio) para a estimativa da densidade *Echinolittorina lineolata*.

Para comparar a abundância de *E. lineolata* entre tipos de substrato e costões foi empregada análise de variância (ANOVA) de duas vias (fatores: tipo de substrato e costão). Anteriores a ANOVA foi testada a normalidade dos dados (Teste de Kolmogorov-Smirnov) e a homocedasticidade das variâncias (Teste de Levene). Quando necessário os dados foram transformados pelo log (x+1). Os testes foram realizados no programa Statistica 12 considerado o nível de significância de 5%.

Resultados

Nos dois costões foram identificados quatro tipos de substrato, rocha descoberta, *Chthamalus*, *Brachidontes* e Algas. Na Costa ocorreram quatro zonas: rocha descoberta, *Chthamalus* (dominada por cirripédios do gênero *Chthamalus*), *Brachidontes/Chthamalus* (mistura do bivalve *Brachidontes exustus* e *Chthamalus*) e *Chthamalus*/algas (mistura de *Chthamalus* e algas de diferentes espécies) (Figura 2a). Na Tiririca ocorreram as zonas: rocha descoberta, *Chthamalus*, *Brachidontes* e *Chthamalus*/algas (Figura 2b).

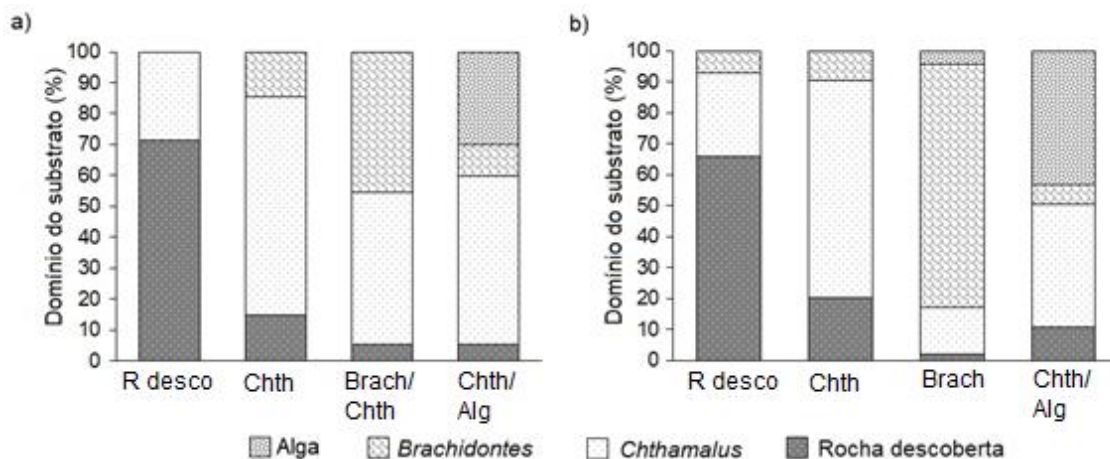


Figura 2. Percentual dos tipos de substrato dominantes no mediolitoral dos costões rochosos das praias da Costa (a) e Tiririca (b) em Itacaré-Bahia, Brasil. **R desco** – Rocha descoberta; **Chth** – *Chthamalus* sp.; **Brach** – *Brachidontes* sp.; **Alg** – Algas.

A distribuição de *E. lineolata* foi distinta entre costões. A abundância de *Echinolittorina* variou significativamente entre substratos em ambos costões, mas não entre costões. Na Costa as maiores abundâncias ocorreram nas zonas dominadas por *Chthamalus* (509) e *Brachidontes* (com bastante *Chthamalus*) (331),

(Figura 3a). Na Tiririca as maiores abundâncias ocorreram em *Brachidontes* (1.313) e rocha descoberta (610) (Figura 3b).

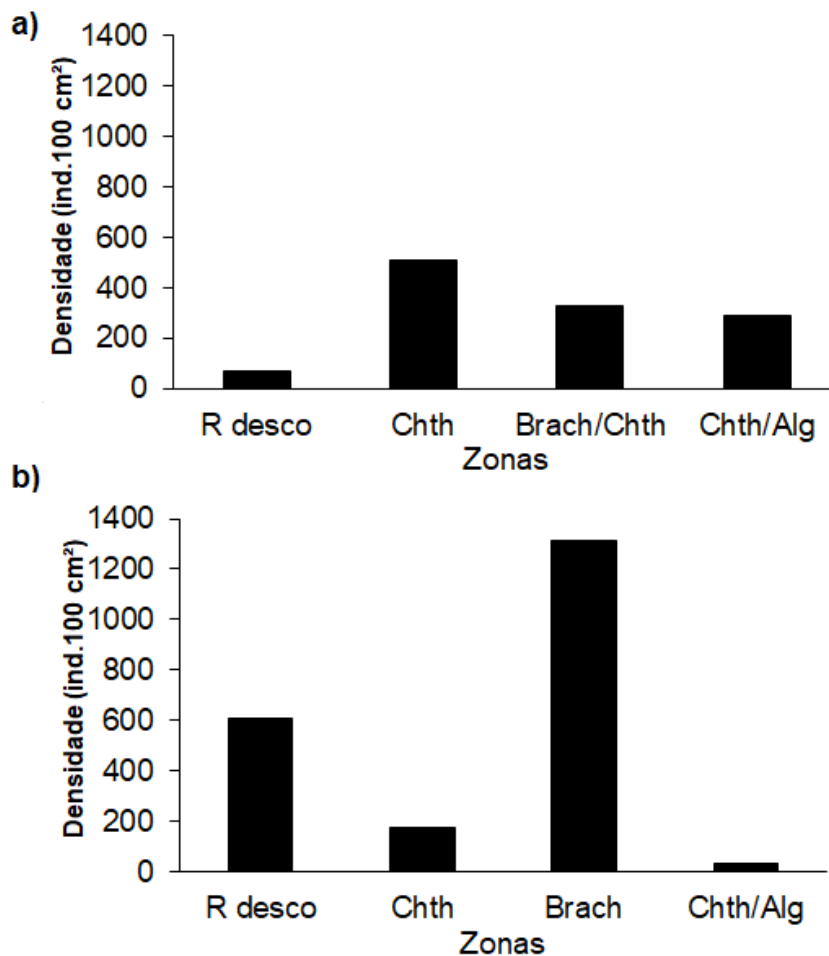


Figura 3. Densidade total de *E. lineolata* por zona nos costões da praia da Costa e da Tiririca, Itacaré-Bahia, Brasil. **R desco** – Rocha descoberta; **Chth** – *Chthamalus* sp.; **Brach** – *Brachidontes* sp.; **Alg** – Algas.

Tabela 1. Resumo dos resultados das ANOVAs para a densidade de *Echinolittorina lineolata* no mediolitoral dos costões rochosos das praias da Costa e da Tiririca, Itacaré-Bahia, Brasil.

Abundância	SS	df	MS	F	p
Intercept	2,17x10 ⁹	1	2,17x10 ⁹	30,71	0,0000003
Substrato	7,73x10 ⁸	3	2,57x10 ⁸	3,63	0,022346
Costão	5,37x10 ⁷	1	5,37x10 ⁷	0,75	0,389892
Substrato X Costão	3,90x10 ⁸	3	1,30x10 ⁸	1,83	0,159090

Discussão

Embora os mesmos tipos de substratos (e zonas) ocorram em ambos costões, a extensão das zonas é bem distinta entre costões. O cirripédio *Chthamalus* esteve presente em todo o mediolitoral em ambos costões. As zonas de *Chthamalus* não eram uniformes, mas intercaladas com zonas de *Brachidontes* e *Chthamalus*/Alga, principalmente na Costa. Na Tiririca, apesar de ter sido observado a presença de *Chthamalus*, as zonas de *Brachidontes* eram mais extensas e uniformes.

O padrão de distribuição de *Chthamalus* em zonas fragmentadas pode estar relacionado com o tipo e heterogeneidade do substrato. Substratos formados por granito são tipicamente rugosos e possuem muitas rachaduras (Lang & Klüppel, 2017). A rugosidade (micro relevo) do substrato gera correntes de microescala que permitem o contato das larvas com o fundo, favorecendo seu assentamento e a formação de super-agregados (Canessa et al., 2019; Leal et al., 2020). Irregularidades no substrato, como poças e rachaduras, podem também ter favorecido a distribuição fragmentada do cirripédio, uma vez que nessas áreas (distribuídas irregularmente), com maior estabilidade térmica e mais umidade, o assentamento é mais intenso e a sobrevivência dos assentados é maior (Skinner & Coutinho, 2005; Dias et al., 2018).

No costão da Tiririca a declividade mais suave pode ter favorecido a formação de zonas densas e extensas de *Brachidontes*, uma vez que a inclinação da costa influencia a distribuição das espécies e a extensão das faixas em costões rochosos (Little & Kitching, 1996). A declividade suave favorece a dissipação da energia das ondas e contribui para maior retenção de umidade no substrato rochoso (Murray et al., 2006). A maior umidade e menor ação direta das ondas beneficiam o estabelecimento dos *Brachidontes*, considerando que a resposta do mexilhão à perturbação física é energeticamente desfavorável, pois eles devem fechar as válvulas e assim cessar a ingestão de energia, especialmente com distúrbios prolongados ou repetidos, que além disso pode dificultar o assentamento no substrato (Burnett & Sarà, 2019).

Na Costa a maior abundância de *Echinolittorina lineolata* estava no substrato dominado por *Chthamalus*, o que corrobora estudos anteriores que observaram a associação desse gastrópoda com substratos biogênicos em costões rochosos tropicais (Cartwright & Williams, 2012; Pandey & Thiruchitrambalam, 2019; Lima et al., 2019). A elevada abundância desses litorínídeos na zona de *Chthamalus* está

relacionada ao micro-*habitat* fornecido pelos cirripédios, que oferece abrigo contra estresse térmico (Cartwright & Williams, 2012), refúgio contra predadores (Gutierrez et al., 2003) e proteção mecânica face a forte ação das ondas (Catesby & Mckillup, 1998). Além disso, a associação desses gastrópodes com *Chthamalus* é influenciada pela disponibilidade de alimento fornecido pela camada de biofilme facilmente encontrada em zona de cracas (Catesby & Mckillup, 1998; Apolinário et al., 1999).

Diferente da Costa, na Tiririca as maiores abundâncias de *E. lineolata* ocorreram na extensa zona de *Brachidontes*. A associação de litorínídeos com mitilídeos é típica de costões expostos (Pandey & Thiruchitrambalam, 2019). Os bancos de mitilídeos fornecem *habitats* heterogêneos que são usados como substrato por muitas espécies de animais bentônicos, uma vez que estes oferecem refúgio contra predadores e proteção eficiente a danos físicos e fisiológicos (Borthagaray & Carranza, 2007; Leite et al., 2011). Estudos têm reportado as zonas dominadas por mexilhões como estruturadoras de comunidades de macro invertebrados, registrando efeitos positivos desse tipo de substrato na riqueza de espécies, abundância e biomassa de organismos (Borthagaray & Carranza, 2007; Marescaux et al., 2016; Linares et al., 2017; Pacheco & Andrade 2020).

Nas zonas inferiores dos costões (zona de *Chthamalus*/Alga), abaixo da faixa de *Brachidontes*, as densidades de *E. lineolata* foram reduzindo, sugerindo que a presença de macroalgas não oferece substrato favorável para a espécie. Nas porções inferiores dos costões, onde o ambiente é mais estável, a distribuição dos organismos é principalmente regida pelas interações biológicas, como competição e predação (Connell, 1972). O hábito sedentário das *Echinolittorina* faz com que estejam mais susceptíveis a predação por peixes e invertebrados muito comuns nas zonas mais próximas da água (Orrichio et al., 2016). Em costões tropicais as respostas da biota a interação biológicas nos níveis inferiores são intensificadas, uma vez que como as variações sazonais são menores, comparadas a ambientes temperados, (Menge & Lubchenco, 1981; Brandl & Bellwood, 2016; Hean et al., 2017), predação e herbivoria são contínuas ao longo do ano (Lubchenco et al., 1984; Flores et al., 2015).

Na zona de rocha descoberta da Tiririca foi registrada maior quantidade de *E. lineolata*, quando comparada com a mesma zona da Costa. Embora tenha sido uma zona com maior percentual de rocha descoberta, esses resultados possivelmente

estão relacionados a presença de *Chthamalus* e *Brachidontes* observada nessa zona da Tiririca. Isso reafirma a hipótese de que a *E. lineolata* está respondendo a presença de substrato biogênico, devido as possíveis vantagens oferecidas aos gastrópodes nos micro-*habitat* criado por esses organismos sésseis (Rickards & Boulding, 2015; Yan et al., 2020).

Em costões rochosos litorínídeos como *E. lineolata* podem ainda migrar para agregações biogênicas, como resposta comportamental ao estresse térmico (exposição à radiação solar), principalmente em ambientes tropicais (Cartwright & Williams, 2012). É comum observar a migração durante a maré baixa (período de exposição) de litorínídeos para bancos de cirripédios, ou de mitilídeos, onde a umidade é maior e o sombreamento faz com que a temperatura seja mais amena (Rickards & Boulding, 2015). Portanto, a coexistência de engenheiros de ecossistemas em um mesmo costão apresenta um efeito positivo na sobrevivência dos organismos (Pacheco & Andrade 2020). Considerando que quando um dos engenheiros for perturbado ou reduzido pode haver um efeito compensatório com o estabelecimento de outros (Rius et al., 2017). O padrão de distribuição de *E. lineolata* nos costões rochosos do sul da Bahia (Brasil) está diretamente relacionado ao tipo de substrato e extensão das zonas de substrato biogênico (principalmente cracas e mitilídeos). Entretanto, estudos com maior duração, que incluam manipulações experimentais e desenvolvidos em diferentes regiões geográficas, são necessários para melhor elucidar os padrões de distribuição desses litorínídeos em costões rochosos.

Referências

- Apolinário, M., Coutinho, R., & Baeta-Neves, M. H. (1999). Periwinkle (Gastropoda: Littorinidae) habitat selection and its impact upon microalgal populations. *Revista Brasileira de Biologia* 59, 211-218.
- Borthagaray, A. I., & Carranza, A. (2007). Mussels as ecosystem engineers: their contribution to species richness in a rocky littoral community. *Acta Oecologica* 31, 243-250.
- Brandl, S. J., & Bellwood, D. R. (2016). Microtopographic refuges shape consumer-producer dynamics by mediating consumer functional diversity. *Oecologia* 182, 203-217.

- Burnett, N. P., & Sarà, G. (2019). Functional responses of intertidal bivalves to repeated sub-lethal, physical disturbances. *Marine Environmental Research*, 147, 32-36.
- Canessa, M., Bavestrello, G., Bo, M., Betti, F., Gaggero, L., & Cattaneo-Vietti, R. (2019). The influence of the rock mineralogy on population density of *Chthamalus* (Crustacea: Cirripedia) in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea). *The European Zoological Journal* 86, 389-401.
- Cartwright, S. R., & Williams, G. A. (2012). Seasonal variation in utilization of biogenic microhabitats by littorinid snails on tropical rocky shores. *Marine Biology* 159, 2323-2332.
- Catesby, S. M., & McKillup, S. C. (1998). The importance of crevices to the intertidal snail *Littoraria articulata* (Philippi) in a tropical mangrove forest. *Hydrobiologia* 367, 131-138.
- Connell, J. H. (1972). Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3, 169-192.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302-1310.
- Coutinho, R. & Zalmon, I. R. (2009). O Bentos de costões rochosos, pp. 281-298, In: Pereira, R. C.; Soares-Gomes, A. (Eds.). *Biologia Marinha*, Rio de Janeiro: Interciência.
- Dias, G. M., Christofolletti, R. A., Kitazawa, K., & Jenkins, S. R. (2018). Environmental heterogeneity at small spatial scales affects population and community dynamics on intertidal rocky shores of a threatened bay system. *Ocean & coastal management* 164, 52-59.
- Dominguez, J. M. L. (2009). The coastal zone of Brazil, pp. 17-51, In: Dillenburg, S. R.; Hesp, P. A. (Eds.). *Geology and geomorphology of holocene coastal barriers of Brazil*, Berlin: Springer.
- Flores, A. A., Christofolletti, R. A., Peres, A. L. F., Ciotti, A. M., & Navarrete, S. A. (2015). Interactive effects of grazing and environmental stress on macroalgal biomass in subtropical rocky shores: Modulation of bottom-up inputs by wave action. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 463, 39-48.
- Garrity, S. D. (1984). Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. *Ecology*, 65, 559-574.
- Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220-227.
- Gutierrez, J. L., Jones, C. G., Strayer, D. L. & Iribarne, O. (2003). Molluscs as ecosystems engineers: the role of the shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101, 79–90.

- Hean, J. W., Craig, A. J., & Richoux, N. B. (2017). Seasonal population dynamics and energy consumption by waterbirds in a small temperate estuary. *Ostrich*, 88, 45-51.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373–386.
- Kohler, K. E., & Gill, S. M. (2006). Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers & geosciences* 32, 1259-1269.
- Lang, A., & Klüppel, M. (2017). Influences of temperature and load on the dry friction behaviour of tire tread compounds in contact with rough granite. *Wear* 380, 15-25.
- Leal, I., Flores, A. A., Archambault, P., Collin, R., & Tremblay, R. (2020). Response of tropical and subtropical chthamalid barnacles to increasing substrate temperatures. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 524, 151281.
- Leite, F. P. P., Migotto, A. E., Duarte, L. F. L., Tiago, C. G. (2011). Zonação em costões rochosos. In: Biodiversidade e ecossistemas bentônicos marinhos do Litoral Norte de São Paulo – Sudeste do Brasil. (orgs. Amaral, A. C. Z. & Nallin, S. A. H.). Campinas, SP: Unicamp/IB.
- Lewis, J. R. (1964). The ecology of rocky shores. English Universities Press, London.
- Little, C.; Kitching, J.A. (1996). The biology of rocky shores. Oxford University Press, Oxford.
- Lubchenco, J., Menge, B. A., Garrity, S. D., Lubchenco, P. J., Ashkenas, L. R., Gaines, S. D., Emlet, R., Lucas, J., & Strauss, S. (1984). Structure, persistence, and role of consumers in a tropical rocky intertidal community (Taboguilla Island, Bay of Panama). *Journal of experimental marine biology and ecology* 78, 23-73.
- Lima, S. F. B., Lima, B. V., Abreu, E. C., Oliveira, G. S. P., Lucena, R. A., Mendonça, L. M. D. C., Prata, J. & Souza, J. W. S. (2019). First inventory of benthic mollusks associated with the reef ecosystems of Morro de São Paulo on Tinharé Island in northeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 19, e20190745.
- Linares, M. S., Callisto, M., & Marques, J. C. (2017). Invasive bivalves increase benthic communities complexity in neotropical reservoirs. *Ecological Indicators* 75, 279-285.
- Marescaux, J., Latli, A., Lorquet, J., Virgo, J., Van Doninck, K., & Beisel, J. N. (2016). Benthic macro-invertebrate fauna associated with *Dreissena* mussels in the Meuse river: from incapacitating relationships to facilitation. *Aquatic ecology* 50, 15-28.

- Menge, B. A., & Lubchenco, J. (1981). Community organization in temperate and tropical rocky intertidal habitats: prey refuges in relation to consumer pressure gradients. *Ecological Monographs* 51, 429-450.
- Murray, S. N., Ambrose, R., & Dethier, M. N. (2006). Monitoring rocky shores. University of California Press, Los Angeles.
- Nascimento, L., Bittencourt, A. C. S. P., & Dominguez, J. (2007). Deriva litorânea ao longo da Costa do Cacau, Bahia: repercussões na geomorfologia costeira. *Pesquisas em Geociências* 34, 45-56.
- Oricchio, F. T., Flores, A. A., & Dias, G. M. (2016). The importance of predation and predator size on the development and structure of a subtropical fouling community. *Hydrobiologia*, 776, 209-219.
- Pacheco, A. S., & Andrade, D. G. (2020). Decline of a non-native ecosystem engineer and its replacement with a native on rocky shores: effects on the diversity and structure of benthic communities. *Marine Biodiversity* 50, 2.
- Pandey, V., & Thiruchitrambalam, G. (2019). Spatial and temporal variability in the vertical distribution of gastropods on the rocky shores along the east coast of South Andaman Island, India. *Marine Biodiversity* 49, 633-645.
- Rickards, K. J., & Boulding, E. G. (2015). Effects of temperature and humidity on activity and microhabitat selection by *Littorina subrotundata*. *Marine Ecology Progress Series* 537, 163-173.
- Rius, M., Teske, P. R., Manríquez, P. H., Suárez-Jiménez, R., Mcquaid, C. D., & Castilla, J. C. (2017). Ecological Dominance Along Rocky Shores, with a Focus on Intertidal Ascidians, pp. 55-85, In: Oceanography and Marine Biology, CRC Press.
- Sapucaia, N. S., Argollo, R. M. D., & Barbosa, J. S. F. (2005). Teores de potássio, urânio, tório e taxa de produção de calor radiogênico no embasamento adjacente às bacias sedimentares de Camamu e Almada, Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Geofísica* 23, 453-475.
- Skinner, L. F., & Coutinho, R. (2005). Effect of microhabitat distribution and substrate roughness on barnacle *Tetraclita stalactifera* (Lamarck, 1818) settlement. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 48, 109-113.
- Stephenson, T. A., & Stephenson, A. (1949). The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *The Journal of Ecology*, 289-305.
- Underwood, A. J., Chapman, M. G., & Connell, S. D. (2000). Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250, 97-115.

Yan, J., Sui, H., Huang, H., Wang, X., Qiu, D., & Cui, B. (2020). An integrative perspective to understand the impact of co-occurring ecosystem engineers on macroinvertebrates. *Marine Pollution Bulletin*, 152, 110921.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho trouxe informações sobre a estrutura e a dinâmica da comunidade macrobentônica em costões rochosos tropicais, preenchendo uma lacuna de conhecimento sobre esse sistema natural na costa sul da Bahia. Os dados desta tese são interessantes para o acompanhamento da dinâmica e manutenção dos costões rochosos na região, onde será instalado um complexo portuário (entre os costões estudados), cujo o objetivo principal é a exportação de minério de ferro. Desta maneira, essas contribuições são fundamentais para futuras comparações sobre o efeito do empreendimento na costa.

Os resultados destacaram a importância da escala no reconhecimento de padrões na ecologia dos costões tropicais, desde o processo de colonização à distribuição dos organismos. Assim, a descrição de zonação vertical, deve ser considerado as mudanças em pequena escala nas variáveis físicas do habitat. De fato, é interessante verificar que costões rochosos com mesmo grau de exposição, a heterogeneidade local nas características do habitat pode influenciar a distribuição da comunidade bentônica.

O estabelecimento da macrofauna nos costões rochosos exibiu uma influência temporal, em função de agentes facilitadores ou inibidores, especialmente no mediolitoral médio para as espécies sésseis. Além disso, os efeitos da complexidade do habitat em pequena escala espacial (escala local) foram preponderantes para a colonização e para o domínio de determinados organismos nas comunidades. Isso ficou mais evidente no mediolitoral inferior, dominado por espécies vageis, as quais tem a capacidade de migrar lateralmente para habitat mais adequado.

Após o processo de colonização o padrão sucessional da comunidade bentônica revelou que esses costões apresentam características de um sistema degradado e, provavelmente, demandam um período superior a 180 dias para recuperação. Visto que, (1) a comunidade foi composta por poucas espécies dominantes e elevado estabelecimento de alga (*Ulva lactuca*), a qual está relacionada ao enriquecimento orgânico de origem antrópica, (2) a crescente abundância de organismo invasor e o reduzido reestabelecimento do competidor

local, (3) e a constante elevação dos valores médios de riqueza até os 180 dias após distúrbio.

Considerando que a ocorrência da maioria das espécies foi registrada em todos costões é provável que esteja ocorrendo conectividade funcional entre esses sistemas, e a distância e a presença dos estuários entre os costões podem não está sendo uma barreira natural para fluxo desses organismos.

REFERENCIAS

- AGOSTINI, V. O.; OZORIO, C. P. Colonization record of *Isognomon bicolor* (Mollusca: Bivalvia) on pipeline monobuoys in the Brazilian south coast. **Marine biodiversity records**, v. 9, n. 84, p. 1-4, 2016.
- AGUILERA, M. A.; NAVARRETE, S. A. Effects of *Chiton granosus* (Frembly, 1827) and other molluscan grazers on algal succession in wave exposed mid-intertidal rocky shores of central Chile. **Journal of experimental marine biology and ecology**, v. 349, n. 1, p. 84-98, 2007.
- ALMEIDA, A. O.; COELHO, P. A.; SANTOS, J. T. A.; FERRAZ, N. R. Crustáceos decápodos estuarinos de Ilhéus, Bahia, Brasil. **Biota neotropica**, v. 6, n. 2, p. 1-24, 2006.
- ALMEIDA, L. R.; GUIMARÃES, M. A.; LUZ, B. R. A.; PORTO NETO, F. F. Interação entre processos de colonização e sucessão ecológica de comunidades bioincrustantes na Praia da Piedade. **Tropical oceanography**, v. 36, n.1-2, p. 40-46, 2008.
- ANDERSON, M. J.; WILLIS, T. J. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. **Ecology**, v. 84, n. 2, p. 511-525, 2003.
- ANDERSON, M. J. PERMANOVA: a FORTRAN computer program to calculate a distance-based multivariate analysis for a linear model. **Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand**, 2005.
- ANDERSON, M. J. Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). **Wiley Statsref: statististcs reference online**, p. 1-15, 2017.
- ANDERSON, M.J.; GORLEY, R.; CLARKE, K.P. PERMANOVA+for PRIMER: guide to software and statistical methods. **PRIMER-E, Plymouth, UK**, 2008.
- ANDRADE, M.; SOARES, A.; FIGUEIRA, E.; FREITAS, R. Biochemical changes in mussels submitted to different time periods of air exposure. **Environmental science and pollution research**, v. 25, n. 9, p. 8903-8913, 2018.
- ANDREW, N. L., MAPSTONE, B. D. Sampling and the description of spatial pattern in marine ecology. **Oceanography and marine biology**, v. 25, p. 39-90, 1987.
- ANTONIADOU C.; VOULTSIADOU E.; CHINTIROGLOU C. Benthic colonization and succession on temperate sublittoral rocky cliffs. **Journal experimental marine biology and ecology**, v. 382, n. 2, p. 145-153, 2010.
- ANTUNES, J.; LEÃO, P.; VASCONCELOS, V. Marine biofilms: diversity of communities and of chemical cues. **Environmental microbiology reports**, v. 11, n. 3, p. 287-305, 2019.

APOLINÁRIO, M.; COUTINHO, R.; BAETA-NEVES, M. H. Periwinkle (Gastropoda: Littorinidae) habitat selection and its impact upon microalgal populations. **Revista brasileira de biologia**, v. 59, n. 2, p. 211-218, 1999.

ARAÚJO, R.; BÁRBARA, I.; SOUSA-PINTO, I.; QUINTINO, V. Spatial variability of intertidal rocky shore assemblages in the northwest coast of Portugal. **Estuarine, coastal and shelf science**, v. 64, n. 4, p. 658-670, 2005.

ARCHAMBAULT, P.; BOURGET, E. Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. **Marine ecology progress series**, v. 136, p. 111-121, 1996.

BAHIA, GOVERNO DO ESTADO. Superintendência de Recursos Hídricos – Universidade Estadual de Santa Cruz. **Caracterização Climatológica: Programa de Recuperação das Bacias dos Rios Cachoeira e Almada**, v. 1, 2001.

BARAGI, L. V.; ANIL, A. C. Influence of elevated temperature, pCO₂, and nutrients on larva-biofilm interaction: Elucidation with acorn barnacle, *Balanus amphitrite* Darwin (Cirripedia: Thoracica). **Estuarine, coastal and shelf science**, v. 185, p. 107-119, 2017.

BARBIERO, D. C.; MACEDO, I. M.; MASI, B. P.; ZALMON, I. R. A removal disturbance effect on the ecological succession of a benthic intertidal community—south-eastern Brazil. **Marine biodiversity records**, v. 4, p. 1-8, 2011.

BARING, R. J.; LESTER, R. E.; FAIRWEATHER, P. G. (2019). Short-term accumulation of fauna colonising natural versus artificial seagrass floating near to shore. **Marine biology**, v. 166, n. 5, p. 57, 2019.

BASCOMPTE, J.; POSSINGHAM, H.; ROUGHGARDEN, J. Patchy populations in stochastic environments: critical number of patches for persistence. **The American Naturalist**, v. 159, n. 2, p. 128-137, 2002.

BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. Artmed Editora, Porto Alegre, 2009.

BELL, C.; MCQUAID, C. D.; PORRI, F. Barnacle settlement on rocky shores: Substratum preference and epibiosis on mussels. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 473, p. 195-201, 2015.

BENEDETTI-CECCHI, L. Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. **Marine Ecology Progress Series**, v. 215, p. 79-92, 2001.

BENEDETTI-CECCHI, L.; BULLERI, F.; CINELLI, F. The interplay of physical and biological factors in maintaining mid-shore and low-shore assemblages on rocky coasts in the north-west Mediterranean. **Oecologia**, v. 123, n. 3, p. 406-417, 2000.

BENEDETTI-CECCHI, L.; MAGGI, E.; BERTOCCI, I.; VASELLI, S.; MICHELI, F.; OSIO, G. C.; CINELLI, F. Variation in rocky shore assemblages in the northwestern Mediterranean: contrasts between islands and the mainland. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 293, n. 2, p. 193-215, 2003.

BENSON, K. R. The Study of Vertical Zonation on Rocky Intertidal Shores—A Historical Perspective 1, 2. **Integrative and Comparative Biology**, v. 42, n. 4, p. 776-779, 2002.

BERLOW, E. L. From canalization to contingency: historical effects in a successional rocky intertidal community. **Ecological Monographs**, v. 67, n. 4, p. 435–460, 1997.

BERTNESS, M. D.; TRUSSELL, G. C.; EWANCHUK, P. J.; SILLIMAN, B. R. Do alternate stable community states exist in the Gulf of Maine rocky intertidal zone?. **Ecology**, v. 83, n. 12, p. 3434-3448, 2002.

BOAVENTURA, D.; RÉ, P.; CANCELA DA FONSECA, L.; HAWKINS, S. J. (2002). Intertidal rocky shore communities of the continental Portuguese coast: analysis of distribution patterns. **Marine Ecology**, v. 23, n. 1, p. 69-90, 2002.

BOLLER, M.L.; CARRINGTON, E. Interspecific comparison of hydrodynamic performance and structural properties among intertidal macroalgae. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 210, n. 11, p. 1874-1884, 2007.

BORTHAGARAY, A. I.; CARRANZA, A. Mussels as ecosystem engineers: their contribution to species richness in a rocky littoral community. **Acta Oecologica**, v. 31, n. 3, p. 243-250, 2007.

BRANDL, S. J.; BELLWOOD, D. R. Microtopographic refuges shape consumer-producer dynamics by mediating consumer functional diversity. **Oecologia**, v. 182, n. 1, p. 203-217, 2016.

BRATTSTRÖM, H. Rocky-shore zonation in the Santa Marta area, Colombia. **Sarsia** 65, n. 3-4, p. 163-226, 1980.

BREVES-RAMOS, A., JUNQUEIRA, A. O. R., LAVRADO, H. P., SILVA S. H. G.; FERREIRA-SILVA, M. A. G. Population structure of the invasive bivalve *Isognomon bicolor* on rocky shores of Rio de Janeiro State (Brazil). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 90, n. 3, p. 453, 2010.

BREVES-RAMOS, A.; LAVRADO, H. P.; JUNQUEIRA, A. D. O. R.; SILVA, S. H. G. D. Succession in rocky intertidal benthic communities in areas with different pollution levels at Guanabara Bay (RJ-Brazil). **Brazilian archives of biology and technology**, v. 48, n. 6, p. 951-965, 2005.

BROWN, C. J. Epifaunal colonization of the Loch Linnhe artificial reef: Influence of substratum on epifaunal assemblage structure. **Biofouling**, v. 21, n. 2, p. 73-85, 2005.

BUENO, M.; DENA-SILVA, S. A.; FLORES, A. A. V.; LEITE, F. P. P. Effects of wave exposure on the abundance and composition of amphipod and tanaidacean assemblages inhabiting intertidal coralline algae. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 96, n. 3, p. 761-767, 2016.

BULLERI, F.; BENEDETTI-CECCHI, L. Mechanisms of recovery and resilience of diferente components of mosaics of habitats on shallow rocky reefs. **Oecologia**, v. 149, n. 3, p. 482-492, 2006.

BUREL, T.; SCHAAL, G.; GRALL, J.; LE DUFF, M.; CHAPALAIN, G.; SCHMITT, B.; GEMIN, M.; BOUCHER, O.; GALL, E. A. Small-scale effects of hydrodynamics on the structure of intertidal macroalgal communities: A novel approach. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 226, p. 106290, 2019.

BURNETT, N. P.; SARÀ, G. Functional responses of intertidal bivalves to repeated sub-lethal, physical disturbances. **Marine Environmental Research**, v. 147, p. 32-36, 2019.

CANESSA, M.; BAVESTRELLO, G.; BO, M.; BETTI, F.; GAGGERO, L.; CATTANEO-VIETTI, R. The influence of the rock mineralogy on population density of *Chthamalus* (Crustacea: Cirripedia) in the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea). **The European Zoological Journal**, v. 86, n. 1, p. 389-401, 2019.

CARTWRIGHT, S. R.; WILLIAMS, G. A. Seasonal variation in utilization of biogenic microhabitats by littorinid snails on tropical rocky shores. **Marine Biology**, v. 159, n. 10, p. 2323-2332, 2012.

CATESBY, S. M.; MCKILLUP, S. C. The importance of crevices to the intertidal snail *Littoraria articulata* (Philippi) in a tropical mangrove forest. **Hydrobiologia**, v. 367, n. 1-3, p. 131-138, 1998.

CAVALCANTE, L. L.; BARROSO, C. X.; CARNEIRO, P. B. M.; MATTHEWS-CASCON, H. Spatiotemporal dynamics of the molluscan community associated with seagrass on the western equatorial Atlantic. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 99, n. 6, p. 1285–1294, 2019.

CHAPMAN, M. G. Early colonization of shallow subtidal boulders in two habitats. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 275, n. 2, p. 95-116, 2002.

CHAPMAN, M. G. Patterns of spatial and temporal variation of macrofauna under boulders in a sheltered boulder field. **Austral Ecology**, v. 27, n. 2, p. 211-228, 2002.

CHAPPUIS, E.; TERRADAS, M.; CEFALÌ, M. E.; MARIANI, S.; BALLESTEROS, E. Vertical zonation is the main distribution pattern of littoral assemblages on rocky shores at a regional scale. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 147, p. 113-122, 2014.

CHIBA, S.; NODA, T. Factors maintaining topography-related mosaic of barnacle and mussel on a rocky shore. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 80, n. 4, p. 617-622, 2000.

CIFUENTES, M.; KRUEGER, I.; DUMONT, C. P.; LENZ, M.; THIEL, M. Does primary colonization or community structure determine the succession of fouling communities?. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 395, n. 1-2, p. 10-20, 2010.

CLARKE, K. R.; GORLEY, R. N. Getting started with PRIMER v7. **PRIMER-E: Plymouth, Plymouth Marine Laboratory**, p. 20, 2015.

COLEMAN, M. A. Small-scale spatial variability in intertidal and subtidal turfing algal assemblages and the temporal generality of these patterns. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 267, n. 1, p. 53-74, 2002.

CONNELL, J. H. Community interactions on marine rocky intertidal shores. **Annual review of ecology and systematics**, v. 3, n. 1, p. 169-192, 1972.

CONNELL, J. H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. **Science**, v. 199, n. 4335, p. 1302-1310, 1978.

CONNELL, J. H.; SLATYER, R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **The American Naturalist**, v. 111, n. 982, p. 1119-1144, 1977.

CONNELL, J. H. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. **Ecology**, p. 710-723, 1961.

CONNOR, E. F.; MCCOY, E. D. The statistics and biology of the species-area relationship. **The American Naturalist**, v. 113, n. 6, p. 791-833, 1979.

COUTINHO, R.; ZALMON, I. R. O Bentos de costões rochosos, in: **Biologia Marinha**, Rio de Janeiro: Interciência, 2009. p. 281-298.

COUTINHO, R. Avaliação crítica das causas da zonação dos organismos bentônicos em costões rochosos. **Oecologia brasiliensis**, v. 1, n. 1, p. 259-271, 1995.

COUTINHO, R. Programa Nacional da Biodiversidade: PRONABIO - projeto de conservação e utilização sustentável da diversidade biológica brasileira: Probio. **Guia para o licenciamento ambiental, Atividades de Sísmica Marítima na Costa Brasileira, Atividades de Perfuração de Óleo e Gás**, Arraial do Cabo, 102 p., 2004.

COUTINHO, R.; SZÉCHY, M. T. M.; LÓPEZ, M. S.; CHRISTOFOLETTI, R. A.; BERCHEZ, F.; YAGINUMA, L. E.; ROCHA, R. M.; SIVIERO, F. N.; GHILARDI-LOPES, N. P.; FERREIRA, C. E. L.; GONÇALVES, J. E. A.; MASI, B. P.; CORREIA, M. D.; SOVIERZOSKI, H. H.; SKINNER, L. F.; ZALMON, I. R. Monitoramento de longo prazo de costões rochosos, p. 180-193, in: Turra, A.; Denadai, M.R. **Protocolos para o Monitoramento de Habitats Bentônicos Costeiros - Rede de Monitoramento de Habitats Bentônicos Costeiros - ReBentos (Org.). São Paulo: Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo**, 2015.

COUTINHO, R.; YAGINUMA, L. E.; SIVIERO, F.; DOS SANTOS, J. C. Q.; LÓPEZ, M. S.; CHRISTOFOLETTI, R. A.; BERCHEZ, F.; GHILARDI-LOPES, N. P.; FERREIRA, C. E. L.; GONÇALVES, J. E. A.; MASI, B. P.; CORREIA, M. D.; SOVIERZOSKI, H. H.; SKINNER, L. A.; ZALMON, I. R. Studies on benthic communities of rocky shores on the Brazilian coast and climate change monitoring: status of knowledge and challenges. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 64, n. SPE2, p. 27-36, 2016.

COWEN, R. K.; SPONAUGLE, S. Larval dispersal and marine population connectivity. **Annual Review of Marine Science**, v. 1, p. 443–466, 2009.

CRISP, D. J. The behaviour of barnacle cyprids in relation to water movement over a surface. **Journal of Experimental Biology**, v. 32, n. 3, p. 569-590, 1955.

CROWE, T. P.; UNDERWOOD, A. J. Differences in dispersal of an intertidal gastropod in two habitats: the need for and design of repeated experimental transplantation. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 237, n. 1, p. 31-60, 1999.

CRUZ-MOTTA, J. J.; MILOSLAVICH, P.; PALOMO, G.; IKEN, K.; KONAR, B.; POHLE, G.; TROTT, T.; BENEDETTI-CECCHI, L.; HERRERA, C.; HERNANDEZ, A.; SARDI, A.; BUENO, A.; CASTILLO, J.; KLEIN, E.; GUERRA-CASTRO, E.; GOBIN, J.; GOMEZ, D. I.; RIOSMENA-RODRIGUEZ, R.; MEAD, A.; BIGATTI, G.; KNOWLTON, A.; SHIRAYAMA, Y. Patterns of spatial variation of assemblages associated with intertidal rocky shores: a global perspective. **PloS one**, v. 5, n. 12, p. e14354, 2010.

CURELOVICH, J.; LOVRICH, G. A.; CALCAGNO, J. A. The role of the predator *Trophon geversianus* in an intertidal population of *Mytilus chilensis* in a rocky shore of the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. **Marine Biology Research**, v. 12, n. 10, p. 1053-1063, 2016.

DEAN, R. L.; CONNELL, J. H. Marine invertebrates in an algal succession. I. Variations in abundance and diversity with succession. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 109, n. 3, p. 195-215, 1987.

DENNY, M. W. Ocean waves, nearshore ecology, and natural selection. **Aquatic Ecology**, v. 40, n. 4, p. 439-461, 2006.

DETHIER, M. N.; MCDONALD, K.; STRATHMANN, R. R. Colonization and connectivity of habitat patches for coastal marine species distant from source populations. **Conservation Biology**, v. 17, n. 4, p. 1024-1035, 2003.

DIAS, G. M.; CHRISTOFOLETTI, R. A.; KITAZAWA, K.; JENKINS, S. R. Environmental heterogeneity at small spatial scales affects population and community dynamics on intertidal rocky shores of a threatened bay system. **Ocean & coastal management**, v. 164, p. 52-59, 2018.

DOBRETISOV, S. V.; QIAN, P. Y. Facilitation and inhibition of larval attachment of the bryozoan *Bugula neritina* in association with mono-species and multi-species biofilms. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 333, n. 2, p. 263–274, 2006.

DOERR, V. A.; BARRETT, T.; DOERR, E. D. Connectivity, dispersal behaviour and conservation under climate change: a response to Hodgson et al. **Journal of Applied Ecology**, v. 48, n. 1, p. 143-147, 2011.

DOMANESCHI, O.; MARTINS, C. M. *Isognomon bicolor* (CB Adams) (Bivalvia, Isognomonidae): primeiro registro para o Brasil, redescritção da espécie e considerações sobre a ocorrência e distribuição de *Isognomon* na costa brasileira. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 19, n. 2, p. 611-627, 2002.

DOMINGUEZ, J. M. L. The coastal zone of Brazil, in: **Geology and geomorphology of holocene coastal barriers of Brazil**. Springer, Berlin, Heidelberg, 2009. p. 17-51.

ECKMAN, J. E. Closing the larval loop: linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 200, n. 1-2, p. 207-237, 1996.

ECKMAN, J. E. Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment 1. **Limnology and Oceanography**, v. 28, n. 2, p. 241-257, 1983.

EDGAR, G. J.; ROBERTSON, A. I. The influence of seagrass structure on the distribution and abundance of mobile epifauna: pattern and process in a Western Australian *Amphibolis* bed. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 160, n. 1, p. 13-31, 1992.

ELLIOTT, M.; BURDON, D.; HEMINGWAY, K. L. Marine ecosystem structure, functioning, health and management and potential approaches to marine ecosystem recovery: a synthesis of current understanding. **Unpublished Report: YBB092-F-2006 for the Countryside Council of Wales by the Institute of Estuarine and Coastal Studies, University of Hull: Hull, UK**, p. 102, 2006.

EYSTER, L. S.; PECHENIK, J. A. Attachment of *Mytilus edulis* L. larvae on algal and byssal filaments is enhanced by water agitation. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 114, n. 2-3, p. 99-110, 1988.

FARIA FILHO, A. F.; ARAUJO, Q. R. **Zoneamento do meio físico do município de Ilhéus, Bahia, Brasil, utilizando a técnica de geoprocessamento**. Centro de Pesquisas do Cacau, 2003.

FLORES, A. A.; CHRISTOFOLETTI, R. A.; PERES, A. L. F.; CIOTTI, A. M.; NAVARRETE, S. A. Interactive effects of grazing and environmental stress on macroalgal biomass in subtropical rocky shores: Modulation of bottom-up inputs by wave action. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 463, p. 39-48, 2015.

FOSTER, M. S. Organization of macroalgal assemblages in the Northeast Pacific: the assumption of homogeneity and the illusion of generality. **Hydrobiologia**, v. 192, n. 1, p. 21-33, 1990.

FRASCHETTI, S.; GIANGRANDE, A.; TERLIZZI, A.; BOERO, F. Pre-and post-settlement events in benthic community dynamics. **Oceanologica Acta**, v. 25, n. 6, p. 285-295, 2002.

FRASCHETTI, S.; TERLIZZI, A.; BENEDETTI-CECCHI, L. Patterns of distribution of marine assemblages from rocky shores: evidence of relevant scales of variation. **Marine Ecology Progress Series**, v. 296, p. 13-29, 2005.

GAGNON, K.; GRÄFNINGS, M.; BOSTRÖM, C. Trophic role of the mesopredatory three-spined stickleback in habitats of varying complexity. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 510, p. 46-53, 2019.

GALLEGO-TÉVAR, B.; GREWELL, B. J.; FIGUEROA, E.; CASTILLO, J. M. The role of exotic and native hybrids during ecological succession in salt marshes. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 523, p. 151282, 2020.

GARRITY, S. D. Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. **Ecology**, v. 65, n. 2, p. 559-574, 1984.

GASTON, K. J. Global patterns in biodiversity. **Nature**, v. 405, n. 6783, p. 220-227, 2000.

GUSEV, A. P. Inhibition of restorative succession by invasive plant species: Examples from Southeastern Belarus. **Russian Journal of Ecology**, v. 48, n. 4, p. 321-325, 2017.

GUSMAO, J. B.; SANDRINI-NETO, L.; LANA, P. Distance from rocky shores affects infaunal recolonization in a subtropical tidal flat. **Hydrobiologia**, v. 835, n. 1, p. 193-204, 2019.

GUTIERREZ, J. L.; JONES, C. G.; STRAYER, D. L.; IRIBARNE, O. Molluscs as ecosystems engineers: the role of the shell production in aquatic habitats. **Oikos**, v. 101, n. 1, p. 79-90, 2003.

HANSKI, I.; SIMBERLOFF, D. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation, in: **Metapopulation Biology**. Academic Press, 1997. p. 5-26.

HARGER, J. R. Competitive coexistence: maintenance of interacting associations of the sea mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. **Veliger**, v. 14, p. 387-410, 1972.

HARTNOLL, R. G.; WRIGHT, J. R. Foraging movements and homing in the limpet *Patella vulgata* L. **Animal Behaviour**, v. 25, p. 806-810, 1977.

HEAN, J. W.; CRAIG, A. JFK; RICHOUX, N. B. Seasonal population dynamics and energy consumption by waterbirds in a small temperate estuary. **Ostrich**, v. 88, n. 1, p. 45-51, 2017.

HENRIQUES, M. B.; CASARINI, L. M. Avaliação do crescimento do mexilhão *Perna perna* e da espécie invasora *Isognomon bicolor* em banco natural da ilha das Palmas, baía de Santos, estado de São Paulo, Brasil. **Boletim do Instituto de Pesca**, v. 35, n. 4, p. 577-586, 2018.

HERBERT, R. J. H.; COLLINS K.; MALLINSON J.; HALL, A. E.; PEGG, J.; ROSS, K.; CLARKE, L.; CLEMENTS, T. Epibenthic and mobile species colonisation of a

geotextile artificial surf reef on the south coast of England. **Plos one**, v. 12, n. 9, p. e0184100, 2017.

VAN DEN HOEK, C. The possible significance of long-range dispersal for the biogeography of seaweeds. **Helgoländer Meeresuntersuchungen**, v. 41, n. 3, p. 261-272, 1987.

HUTCHINSON, G. E. The concept of pattern in ecology. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, v. 105, p. 1-12, 1953.

HUTCHINSON, N.; WILLIAMS, G. A. Disturbance and subsequent recovery of mid-shore assemblages on seasonal, tropical, rocky shores. **Marine Ecology Progress Series**, v. 249, p. 25-38, 2003.

IBANEZ-ERQUIAGA, B.; PACHECO, A. S.; RIVADENEIRA, M. M.; TEJADA, C. L. Biogeographical zonation of rocky intertidal communities along the coast of Peru (3.5–13.5 S Southeast Pacific). **PloS one**, v. 13, n. 11, p. e0208244, 2018.

INGÓLFSSON, A. Dynamics of macrofaunal communities of floating seaweed clumps off western Iceland: a study of patches on the surface of the sea. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 231, n. 1, p. 119-137, 1998.

JACOBucci, G. B.; LEITE, F. P. P. Distribuição vertical e flutuação sazonal da macrofauna vágil associada a *Sargassum cymosum* C. Agardh, na praia do Lázaro, Ubatuba, São Paulo, Brasil. **Revista brasileira de Zoologia**, v. 19, p. 87-100, 2002.

JACOBucci, G. B.; TANAKA, M. O.; LEITE, F. P. P. Temporal variation of amphipod assemblages associated with *Sargassum filipendula* (Phaeophyta) and its epiphytes in a subtropical shore. **Aquatic Ecology**, v. 43, n. 4, p. 1031-1040, 2009.

JOHNSON, M. P. Rocky intertidal invertebrates: the potential for metapopulations within and among shores, in: **Marine Metapopulations**. Academic Press, 2006. p. 247-270.

JOHNSON, M. P., ALLCOCK, A. L., PYE, S. E., CHAMBERS, S. J., FITTON, D. M. The effects of dispersal mode on the spatial distribution patterns of intertidal molluscs. **Journal of Animal Ecology**, v. 70, n. 4, p. 641-649, 2001.

JONES, C. G.; LAWTON, J. H.; SHACHAK, M. Organisms as ecosystem engineers, in: **Ecosystem Management**. Springer, New York, NY, 1994. p. 130-147.

JUDGE, M. L.; CRAIG, S. F. Positive flow dependence in the initial colonization of a fouling community: results from in situ water current manipulations. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 210, n. 2, p. 209-222, 1997.

KARTHIKEYAN, S.; BALASUBRAMANIAN, R.; IYER, C. S. P. Evaluation of the marine algae *Ulva fasciata* and *Sargassum* sp. for the biosorption of Cu (II) from aqueous solutions. **Bioresource Technology**, v. 98, n. 2, p. 452-455, 2007.

KELAHHER, B. P. Influence of physical characteristics of coralline turf on associated macrofaunal assemblages. **Marine Ecology Progress Series**, v. 232, p. 141-148, 2002.

KELAHHER, B. P. Changes in habitat complexity negatively affect diverse gastropod assemblages in coralline algal turf. **Oecologia**, v. 135, n. 3, p. 431-441, 2003.

KJELLMAN, F. R. **Ueber die Algenvegetation des Murmanschen Meeres an der Westküste von Nowaja Semlja und Wajgatsch**. Akademische Buchdruckerei Ed. Berling, 1877.

KJELLMAN, F. R. **Über Algenregionen und Algenformationen im östlichen Skager Rack: nebst einigen Bemerkungen über das Verhältniss der Bohuslän'schen Meeresalgenvegetation zu der norwegischen: mit einer Karte**. PA Norstedt & Söner, 1878.

KNOX, G. A. **The ecology of seashores**. CRC press, 2000.

KOHLER, K. E.; GILL, S. M. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. **Computers & geosciences**, v. 32, n. 9, p. 1259-1269, 2006.

KOSTYLEV, V.; ERLANDSSON, J.; JOHANNESSON, K. Microdistribution of the polymorphic snail *Littorina saxatilis* (Olivi) in a patchy rocky shore habitat. **Ophelia**, v. 47, n. 1, p. 1-12, 1997.

KOSTYLEV, V. E.; ERLANDSSON, J.; MAK, Y. M.; WILLIAMS G. A. The relative importance of habitat complexity and surface area in assessing biodiversity: fractal application on rocky shores. **Ecological complexity**, v. 2, n. 3, p. 272-286, 2005.

KREGTING, L.; BLIGHT, A. J.; ELSÄBER, B.; SAVIDGE, G. The influence of water motion on the growth rate of the kelp *Laminaria digitata*. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 478, p. 86-95, 2016.

LA PEYRE, J. F.; CASAS, S. M.; SUPAN, J. E. Effects of controlled air exposure on the survival, growth, condition, pathogen loads and refrigerated shelf life of eastern oysters. **Aquaculture Research**, v. 49, n. 1, p. 19-29, 2018.

LAM, C.; HARDER, T.; QIAN, P. Y. Induction of larval settlement in the polychaete *Hydroides elegans* by extracellular polymers of benthic diatoms. **Marine Ecology Progress Series**, v. 286, p. 145-154, 2005.

LANE, D. J. W.; BEAUMONT, A. R.; HUNTER, J. R. Byssus drifting and the drifting threads of the young post-larval mussel *Mytilus edulis*. **Marine Biology**, v. 84, n. 3, p. 301-308, 1985.

LANG, A.; KLÜPPEL, M. Influences of temperature and load on the dry friction behaviour of tire tread compounds in contact with rough granite. **Wear**, v. 380, p. 15-25, 2017.

LAU, S. C. K.; THIYAGARAJAN, V.; CHEUNG, S. C. K.; QIAN, P. Y. Roles of bacterial community composition in biofilms as a mediator for larval settlement of three marine invertebrates. **Aquatic microbial ecology**, v. 38, n. 1, p. 41-51, 2005.

LEAL, I.; BOUCHARD, E.; FLORES, A. A.; TREMBLAY, R. Trophic cues as possible triggers of mussel larval settlement in southeastern Brazil. **Aquatic Living Resources**, v. 31, p. 26, 2018.

LEAL, I.; FLORES, A. A.; ARCHAMBAULT, P.; COLLIN, R.; TREMBLAY, R. Response of tropical and subtropical chthamalid barnacles to increasing substrate temperatures. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 524, p. 151281, 2020.

LEE, K. M.; KRASSOI, F. R.; BISHOP, M. J. Effects of tidal elevation and substrate type on settlement and postsettlement mortality of the sydney rock oyster, *Saccostrea glomerata*, in a mangrove forest and on a rocky shore. **Journal of Shellfish Research**, v. 31, n. 4, p. 1043-1050, 2012.

LEITE, F. P. P.; TURRA, A. Temporal variation in *Sargassum* biomass, *Hypnea epiphytism* and associated fauna. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 46, n. 4, p. 665-671, 2003.

LEITE, F. P. P.; MIGOTTO, A. E.; DUARTE, L. F. L.; TIAGO, C. G. (2011). Zonação em costões rochosos, in: **Biodiversidade e ecossistemas bentônicos marinhos do Litoral Norte de São Paulo – Sudeste do Brasil**. (orgs. Amaral, A. C. Z. & Nallin, S. A. H.). Campinas, SP: Unicamp/IB, 2011. p. 301-311.

LEITE, F. P. P.; TAMBOURGI, M. R. S.; CUNHA, C. M. Gastropods associated with the green seaweed *Caulerpa racemosa*, on two beaches of the Northern coast of the State of São Paulo, Brazil. **Strombus**, v. 16, n. 1-2, p. 1, 2009.

LEVIN, L. A. Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. **Integrative and comparative biology**, v. 46, n. 3, p. 282-297, 2006.

LEVIN, S. A. The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. **Ecology**, v. 73, n. 6, p. 1943-1967, 1992.

LEWIS, John Robert. **The ecology of rocky shores**. English Universities Press, 1964.

LI, B.; JU, F. Thermal stability of granite for high temperature thermal energy storage in concentrating solar power plants. **Applied Thermal Engineering**, v. 138, p. 409-416, 2018.

LIMA, S. F. B.; LIMA, B. V.; ABREU, E. C.; OLIVEIRA, G. S. P.; LUCENA, R. A.; MENDONÇA, L. M. C.; PRATA, J.; SOUZA, J. W. S. First inventory of benthic mollusks associated with the reef ecosystems of Morro de São Paulo on Tinharé Island in northeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 19, n. 4, 2019.

LINARES, M. S.; CALLISTO, M.; MARQUES, J. C. Invasive bivalves increase benthic communities complexity in neotropical reservoirs. **Ecological Indicators**, v. 75, p. 279-285, 2017.

LIPCIUS, R. N.; EGGLESTON, D. B.; SCHREIBER, S. J.; SEITZ, R. D.; SHEN, J.; SISSON, M.; STOCKHAUSEN, W. T.; WANG, H. V. Importance of metapopulation

connectivity to restocking and restoration of marine species. **Reviews in Fisheries Science**, v. 16, n. 1-3, p. 101-110, 2008.

LITTLE, C.; KITCHING, J. A. **The biology of rocky shores**. Oxford University Press, USA, 1996.

LIVELY, C. M.; RAIMONDI, P. T. Desiccation, predation, and mussel-barnacle interactions in the northern Gulf of California. **Oecologia**, v. 74, n. 2, p. 304-309, 1987.

LOKE, L. H.; LIAO, L. M.; BOUMA, T. J.; TODD, P. A. Succession of seawall algal communities on artificial substrates. **Raffles Bulletin of Zoology**, n. 32, p. 1-10, 2016.

LONGO, P. A. D. S.; FERNANDES, M. C.; LEITE, F. P. P.; PASSOS, F. D. Gastropoda (Mollusca) associated to Sargassum sp. beds in São Sebastião Channel-São Paulo, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 14, n. 4, 2014.

Longo, P. A. D. S.; Mansur, K. F. R.; Leite, F. P. P.; Passos, F. D. The highly diverse gastropod assemblages associated with *Sargassum* spp. (Phaeophyceae: Fucales) habitats. **Marine Biological Association of the United Kingdom. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 99, n. 6, p. 1295-1307, 2019.

LUBCHENCO, J.; MENGE, B. A.; GARRITY, S. D.; LUBCHENCO, P. J.; ASHKENAS, L. R.; GAINES, S. D.; EMLET, R.; LUCAS, J.; STRAUSS, S. Structure, persistence, and role of consumers in a tropical rocky intertidal community (Taboguilla Island, Bay of Panama). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 78, n. 1-2, p. 23-73, 1984.

MACARTHUR, R. H.; MACARTHUR, J. W. On bird species diversity. **Ecology**, v. 42, n. 3, p. 594-598, 1961.

MARESCAUX, J.; LATLI, A.; LORQUET, J.; VIRGO, J.; VAN DONINCK, K.; BEISEL, J. N. Benthic macro-invertebrate fauna associated with *Dreissena* mussels in the Meuse river: from incapacitating relationships to facilitation. **Aquatic ecology**, v. 50, n. 1, p. 15-28, 2016.

MARIANI, S.; PINEDO, S.; TERRADAS, M.; CEFALÌ, M. E.; CHAPPUIS, E.; BALLESTEROS, E. Habitat structure and zonation patterns of northwestern Mediterranean shoreline strands. **Scientia Marina**, v. 81, n. 2, p. 269-282, 2017.

MASI, B.P.; ZALMON, I. R. Zonação de comunidade bêntica do entremarés em molhes sob diferente hidrodinamismo na costa norte do estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 25, n. 4, p. 662-673, 2008.

MASI, B. P.; MACEDO, I. M.; ZALMON, I. R. Benthic community zonation in a breakwater on the north coast of the state of Rio de Janeiro, Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 52, n. 3, p. 637-646, 2009.

MCGRATH, D.; KING, P. A.; GOSLING, E. M. Evidence for the direct settlement of *Mytilus edulis* larvae on adult mussel beds. **Marine ecology progress series. Oldendorf**, v. 47, n. 1, p. 103-106, 1988.

MENGE, B. A.; LUBCHENCO, J. Community organization in temperate and tropical rocky intertidal habitats: prey refuges in relation to consumer pressure gradients. **Ecological Monographs**, v. 51, n. 4, p. 429-450, 1981.

MENGE, B. A.; LUBCHENCO, J.; ASHKENAS, L. R. Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical rocky intertidal community. **Oecologia**, v. 65, n. 3, p. 394-405, 1985.

MENGE, B. A.; FARRELL, T. M.; OISON, A. M.; VAN TAMELEN, P.; TURNER, T. Algal recruitment and the maintenance of a plant mosaic in the low intertidal region on the Oregon coast. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 170, n. 1, p. 91-116, 1993.

MENGE, B. A.; LUBCHENCO, J.; BRACKEN, M. E. S.; CHAN, F.; FOLEY, M. M.; FREIDENBURG, T. L.; GAINES, S. D.; HUDSON, G.; KRENZ, C.; LESLIE, H.; MENGE, D. N. L.; RUSSELL, R.; WEBSTER, M. S. Coastal oceanography sets the pace of rocky intertidal community dynamics. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 100, n. 21, p. 12229-12234, 2003.

MUMBY, P. J.; DYTHAM, C. Metapopulation dynamics of hard corals, in: **Marine Metapopulations**. Academic Press, 2006. p. 157-203.

MURRAY, S. N.; AMBROSE, R.; DETHIER, M. N. **Monitoring rocky shores**. University of California Press, 2006.

NASCIMENTO, L.; BITTENCOURT, A. C. S. P.; DOMINGUEZ, J. Deriva litorânea ao longo da Costa do Cacau, Bahia: repercussões na geomorfologia costeira. **Pesquisas em Geociências**, v. 34, n. 2, p. 45-56, 2007.

NASROLAHI, A.; STEPHANIE, B. S.; KATHARINA, J. J.; MARTIN, W. A protective coat of microorganisms on macroalgae: inhibitory effects of bacterial biofilms and epibiotic microbial assemblages on barnacle attachment. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 81, n. 3, p. 583-595, 2012.

NAVARRETE, S. A.; CASTILLA, J. C. Barnacle walls as mediators of intertidal mussel recruitment: effects of patch size on the utilization of space. **Marine Ecology Progress Series. Oldendorf**, v. 68, n. 1, p. 113-119, 1990.

NAVARRETE, S. A.; BROITMAN, B. R.; MENGE, B. A. Interhemispheric comparison of recruitment to intertidal communities: pattern persistence and scales of variation. **Ecology**, v. 89, n. 5, p. 1308-1322, 2008.

NAVARRETE, S. A.; LARGIER, J. L.; VERA, G.; TAPIA, F. J.; PARRAGUÉ, M.; RAMOS, E.; SHINEN, J. L.; STUARDO, C. A.; WIETERS, E. A. Tumbling under the surf: wave-modulated settlement of intertidal mussels and the continuous settlement-relocation model. **Marine Ecology Progress Series**, v. 520, p. 101-121, 2015.

NEORI, A.; COHEN, I.; GORDIN, H. *Ulva lactuca* biofilters for marine fishpond effluents. II. Growth rate, yield and C: N ratio. **Botanica Marina**, v. 34, n. 6, p. 483-490, 1991.

NERY, P. P. C. F.; LEITÃO, S. N.; FERNANDES, M. L. B.; SILVA, A. K. P.; CHAVES, A. C. Recrutamento e sucessão ecológica da macrofauna incrustante em substratos no Porto do Recife-PE, Brasil. **Revista Brasileira de Engenharia de Pesca**, v. 3, n. 1, p. 51-61, 2008.

ODUM, E. P. The strategy of ecosystem development. **Science**, v. 164, p. 262-270, 1969.

OLIVIER F.; TREMBLAY R.; BOURGET E.; RITTSCHOF D. Barnacle settlement: field experiments on the influence of larval supply, tidal level, biofilm quality and age on *Balanus amphitrite* cyprids. **Marine Ecology Progress Series**, v. 199, p. 185-204, 2000.

OMPI, M. Settlement behaviour and size of mussel larvae from the family Mytilidae (*Brachidontes erosus* (Lamarck, 1819), *Brachidontes rostratus* (Dunker, 1857), *Trichomya hirsutus* (Lamarck, 1819), and *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819). **Journal of Coastal Development**, v. 13, n. 3, p. 215-227, 2010.

ORICCHIO, F. T.; FLORES, A. AV; DIAS, G. M. The importance of predation and predator size on the development and structure of a subtropical fouling community. **Hydrobiologia**, v. 776, n. 1, p. 209-219, 2016.

PACHECO, A. S.; ANDRADE, D. G. Decline of a non-native ecosystem engineer and its replacement with a native on rocky shores: effects on the diversity and structure of benthic communities. **Marine Biodiversity**, v. 50, n. 1, p. 2, 2020.

PAINE, R. T.; LEVIN, S. A. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. **Ecological monographs**, v. 51, n. 2, p. 145-178, 1981.

PANDEY, V.; THIRUCHITRAMBALAM, G. Spatial and temporal variability in the vertical distribution of gastropods on the rocky shores along the east coast of South Andaman Island, India. **Marine Biodiversity**, v. 49, n. 2, p. 633-645, 2019.

PINEDA J.; PORRI, F.; STARCZAK, V.; BLYTHE, J. Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and population connectivity. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 392, n. 1-2, p. 9-21, 2010.

PINEDA, J.; REYNS, N. B.; STARCZAK, V. R. Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. **Population ecology**, v. 51, n. 1, p. 17-32, 2009.

PITTMAN, S. J.; MCALPINE, C. A.; PITTMAN, K. M. Linking fish and prawns to their environment: a hierarchical landscape approach. **Marine Ecology Progress Series**, v. 283, p. 233-254, 2004.

PRACH, K.; WALKER, L. R. Four opportunities for studies of ecological succession. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, n. 3, p. 119-123, 2011.

QIAN, P. Y.; LAU, S. C. K.; DAHMS, H. U.; DOBRETISOV, S.; HARDER, T. Marine biofilms as mediators of colonization by marine macroorganisms: implications for antifouling and aquaculture. **Marine Biotechnology**, v. 9, n. 4, p. 399-410, 2007.

RAIMONDI, P. T. Rock type affects settlement, recruitment, and zonation of the barnacle *Chthamalus anisopoma* Pilsbury. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 123, n. 3, p. 253-267, 1988.

RAO, D.; WEBB, J. S.; HOLMSTRÖM, C.; CASE, R.; LOW, A.; STEINBERG, P.; KJELLEBERG, S. Low densities of epiphytic bacteria from the marine alga *Ulva australis* inhibit settlement of fouling organisms. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 73, n. 24, p. 7844-7852, 2007.

RICKARDS, K. JC; BOULDING, E. G. Effects of temperature and humidity on activity and microhabitat selection by *Littorina subrotundata*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 537, p. 163-173, 2015.

RICKLEFS, R. E. **A economia da natureza**, sixth ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 2010.

RIUS, M.; TESKE, P. R.; MANRÍQUEZ, P. H.; SUÁREZ-JIMÉNEZ, R.; MCQUAID, C. D.; CASTILLA, J. C. Ecological dominance along rocky shores, with a Focus on intertidal ascidians, In: **Oceanography and Marine Biology**, CRC Press, 2017, p. 55-85.

RUBAL, M.; VEIGA, P.; CACABELOS, E.; MOREIRA, J.; SOUSA-PINTO, I. Increasing sea surface temperature and range shifts of intertidal gastropods along the Iberian Peninsula. **Journal of Sea Research**, v. 77, p. 1-10, 2013.

RUEDA, J. L.; URRÁ, J.; SALAS, C. Diel and seasonal variation of a molluscan taxocoenosis associated with a *Zostera marina* bed in southern Spain (Alboran Sea). **Helgoland Marine Research**, v. 62, n. 3, p. 227, 2008.

SANTOS, E. C.; CRAVEIRO, N.; ROSA-FILHO, J. S. O papel do substrato na distribuição espacial de *Echinolittorina lineolata* (ORBIGNY, 1840) em costões rochosos do sul da Bahia (Brasil). **Enciclopédia Biosfera**, v. 17, n. 32, p. 391-401, 2020.

SAPUCAIA, N. S.; ARGOLLO, R. M. D.; BARBOSA, J. S. F. Teores de potássio, urânio, tório e taxa de produção de calor radiogênico no embasamento adjacente às bacias sedimentares de Camamu e Almada, Bahia, Brasil. **Revista Brasileira de Geofísica**, v. 23, n. 4, p. 453-475, 2005.

SCHIEL, D. R. The structure and replenishment of rocky shore intertidal communities and biogeographic comparisons. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 300, n. 1-2, p. 309-342, 2004.

SCHONBECK, M.; NORTON, T. A. Factors controlling the upper limits of fucoid algae on the shore. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 31, n. 3, p. 303-313, 1978.

SCHONBECK, M. W.; NORTON, T. A. An investigation of drought avoidance in intertidal fucoid algae. **Botanica Marina**, v. 22, n. 3, p. 133-144, 1979.

SEBASTIÁN, C. R.; STEFFANI, C. N.; BRANCH, G. M. Homing and movement patterns of a South African limpet *Scutellastra argenvillei* in an area invaded by an alien mussel *Mytilus galloprovincialis*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 243, p. 111-122, 2002.

SEED, R. Ecology, in: **Marine mussels: their ecology and physiology**. IBP 10, Cambridge University. Press, p. 13-65, 1976.

SHEA, K.; CHESSON, P. Community ecology theory as a framework for biological invasions. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 17, n. 4, p. 170-176, 2002.

SIBAJA-CORDERO, J. A. Vertical zonation in the rocky intertidal at Cocos Island (Isla del Coco), Costa Rica: A comparison with other tropical locations. **Revista de Biología Tropical**, v. 56, n. 2, p. 171-187, 2008.

SIBAJA-CORDERO, J. A.; CORTÉS, J. Vertical zonation of rocky intertidal organisms in a seasonal upwelling area (Eastern Tropical Pacific). **Revista de biologia tropical**, v. 56, n. 4, p. 91-104, 2008.

SILVA, A. C. F.; HAWKINS, S. J.; BOAVENTURA, D. M.; THOMPSON, R. C. Predation by small mobile aquatic predators regulates populations of the intertidal limpet *Patella vulgata* (L.). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 367, n. 2, p. 259-265, 2008.

SKINNER, L. F.; COUTINHO, R. Effect of microhabitat distribution and substrate roughness on barnacle *Tetraclita stalactifera* (Lamarck, 1818) settlement. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 48, n. 1, p. 109-113, 2005.

SKINNER, L. F.; COUTINHO, R. Preliminary results on settlement of the barnacles *Tetraclita stalactifera* and *Chthamalus bisinuatus* on a Brazilian tropical rocky shore under upwelling conditions. **Invertebrate reproduction & development**, v. 41, n. 1-3, p. 151-156, 2002.

SOUSA, W. P. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. **Ecological Monographs**, v. 49, n. 3, p. 227-254, 1979.

SOUTH, P. M. An experimental assessment of measures of mussel settlement: Effects of temporal, procedural and spatial variations. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 482, p. 64-74, 2016.

SOUZA, S. M. A. R. Estrutura espacial e sucessão ecológica da comunidade bêntica nos costões rochosos do Morro de Pernambuco (Ilhéus-BA). **Dissertação de Mestrado**. Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil, p. 60, 2014.

SPEIGHT, M. R.; HENDERSON, P. A. **Marine ecology: concepts and applications**. John Wiley & Sons, 2013.

STEPHENS, E. G.; BERTNESS, M. D. Mussel facilitation of barnacle survival in a sheltered bay habitat. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 145, n. 1, p. 33-48, 1991.

STEPHENSON, T. A.; STEPHENSON, A. The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. **The Journal of Ecology**, p. 289-305, 1949.

STICKLE, W. B.; CARRINGTON, E.; HAYFORD, H. Seasonal changes in the thermal regime and gastropod tolerance to temperature and desiccation stress in the rocky intertidal zone. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 488, p. 83-91, 2017.

STRAYER, D. L.; FINDLAY, S. E.; MILLER, D.; MALCOM, H. M.; FISCHER, D. T.; COOTE, T. Biodiversity in Hudson River shore zones: influence of shoreline type and physical structure. **Aquatic Sciences**, v. 74, n. 3, p. 597-610, 2012.

SUCHANEK, T. H. The ecology of *Mytilus edulis* L. in exposed rocky intertidal communities. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 31, n. 1, p. 105-120, 1978.

SUCHANEK, T. H. The role of disturbance in the evolution of life history strategies in the intertidal mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. **Oecologia**, v. 50, n. 2, p. 143-152, 1981.

SZÉCHY, M. T. M.; PAULA, É. J. Padrões estruturais quantitativos de bancos de *Sargassum* (Phaeophyta, Fucales) do litoral dos estados do Rio de Janeiro e São Paulo, Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 23, n. 2, p. 121-132, 2000.

TANAKA, M. O. Recolonization of experimental gaps by the mussels *Brachidontes darwinianus* and *B. solisianus* in a subtropical rocky shore. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 48, n. 1, p. 115-119, 2005..

TANAKA, M. O.; MAGALHÃES, C. A. Edge effects and succession dynamics in *Brachidontes* mussel beds. **Marine Ecology Progress Series**, v. 237, p. 151-158, 2002.

THIEL, M.; FRASER, C. The role of floating plants in dispersal of biota across habitats and ecosystems. In: **Marine macrophytes as foundation species**, p. 76-94, 2016.

THORSON, G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. **Biological reviews**, v. 25, n. 1, p. 1-45, 1950.

TITTENSOR, D. P.; MORA, C.; JETZ, W.; LOTZE, H. K.; RICARD, D.; BERGHE, E. V.; WORM, B. Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. **Nature**, v. 466, n. 7310, p. 1098-1101, 2010.

TORRES, M. L. M.; REGO, N. C.; GEUZ, F.; LEVY, M. C.; MOREAU, M. Programa de recuperação das bacias dos rios Cachoeira e Almada-Diagnóstico

Regional. **Núcleo de bacias hidrográficas da UESC, Superintendência de Recursos Hídricos do Estado da Bahia**, 2001.

UMANZOR, S.; LADAH, L.; ZERTUCHE-GONZÁLEZ, J. A. The influence of species, density, and diversity of macroalgal aggregations on microphytobenthic settlement. **Journal of phycology**, v. 53, n. 5, p. 1060-1071, 2017.

UMANZOR, S.; LADAH, L.; CALDERON-AGUILERA, L. E.; ZERTUCHE-GONZÁLEZ, J. A. Testing the relative importance of intertidal seaweeds as ecosystem engineers across tidal heights. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 511, p. 100-107, 2019.

UNDERWOOD, A. J. Structure of a rocky intertidal community in New South Wales: patterns of vertical distribution and seasonal changes. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 51, n. 1, p. 57-85, 1981.

UNDERWOOD, A. J.; CHAPMAN, M. G. Early development of subtidal macrofaunal assemblages: relationships to period and timing of colonization. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 330, n. 1, p. 221-233, 2006.

UNDERWOOD, A. J.; CHAPMAN, M. G.; CONNELL, S. D. Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 250, n. 1-2, p. 97-115, 2000.

UNDERWOOD, A. J.; CHAPMAN, M. G. Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. **Oecologia**, v. 107, n. 2, p. 212-224, 1996.

VALDIVIA, N.; SEGOVIA-RIVERA, V.; FICA, E.; BONTA, C. C.; AGUILERA, M. A.; BROITMAN, B. R. Context-dependent functional dispersion across similar ranges of trait space covered by intertidal rocky shore communities. **Ecology and evolution**, v. 7, n. 6, p. 1882-1891, 2017.

VALLARINO, E. A.; ELIAS, R. The dynamics of an introduced: *Balanus glandula* population in the southwestern Atlantic rocky shores. The consequences on the intertidal community. **Marine Ecology**, v. 18, n. 4, p. 319-335, 1997.

VASCONCELOS, R. P.; EGGLESTON, D. B.; LE PAPE, O.; TULP, I. Patterns and processes of habitat-specific demographic variability in exploited marine species. **ICES Journal of Marine Science**, v. 71, n. 3, p. 638-647, 2014.

VERRILL, A. E.; SMITH, S. I. Report on the invertebrate animals of Vineyard Sound and adjacent waters, with an account of the physical features of the region. **Report on the Conditions of the Sea Fisheries of the South Coast of New England in 1871 and 1872**, v. 1, p. 295-778, 1873.

VILLANUEVA, V. D.; FONT, J.; SCHWARTZ, T.; ROMANÍ, A. M. Biofilm formation at warming temperature: acceleration of microbial colonization and microbial interactive effects. **Biofouling**, v. 27, n. 1, p. 59-71, 2011.

VOGEL, S. *Life in Moving Fluids*. Princeton University Press, Princeton, 1994.

WHITE, P. S.; JENTSCH, A. Disturbance, succession, and community assembly in terrestrial plant communities. In: **Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice**, p. 342-366, 2004.

WILLIAMS, G. A.; DAVIES, M. S.; NAGARKAR, S. Primary succession on a seasonal tropical rocky shore: the relative roles of spatial heterogeneity and herbivory. **Marine Ecology Progress Series**, v. 203, p. 81-94, 2000.

WILSON, S. K.; FULTON, C. J.; DEPCZYNSKI, M.; HOLMES, T. H.; NOBLE, M. M.; RADFORD, B.; TINKLER, P. Seasonal changes in habitat structure underpin shifts in macroalgae-associated tropical fish communities. **Marine biology**, v. 161, n. 11, p. 2597-2607, 2014.

WORCESTER, S. E. Adult rafting versus larval swimming: dispersal and recruitment of a botryllid ascidian on eelgrass. **Marine Biology**, v. 121, n. 2, p. 309-317, 1994.

WRIGHT, J. T.; BYERS, J. E.; DEVORE, J. L.; SOTKA, E. E. Engineering or food? mechanisms of facilitation by a habitat-forming invasive seaweed. **Ecology**, v. 95, n. 10, p. 2699-2706, 2014.

YAN, J.; SUI, H.; HUANG, H.; WANG, X.; QIU, D.; CUI, B. An integrative perspective to understand the impact of co-occurring ecosystem engineers on macroinvertebrates. **Marine Pollution Bulletin**, v. 152, p. 110921, 2020.

ZAMPROGNO, G. C.; FERNANDES, F. C.; FERNANDES, L. L. Temporal and spatial variation of rocky shores intertidal benthic communities in Southeast Brazil. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 102, n. 4, p. 375-383, 2012.

ZAMPROGNO, G. C.; FERNANDES, L. L.; FERNANDES, F. C. Spatial variability in the population of *Isognomon bicolor* (CB Adams, 1845) (Mollusca, Bivalvia) on rocky shores in Espírito Santo, Brazil. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 58, n. 1, p. 23-29, 2010.