

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS**



**INSTITUTO DE BIOLOGIA**

**Giuliano Buzá Jacobucci**

**INTERAÇÕES *Sargassum*-EPÍFITAS-ANFÍPODES HERBÍVOROS NA REGIÃO DE  
UBATUBA, LITORAL NORTE DO ESTADO DE SÃO PAULO**

Este exemplar corresponde à redação final  
da tese defendida pelo(a) candidato (a)  
Giuliano Buzá Jacobucci  
Fosca Pedini Pereira Leite  
e aprovada pela Comissão Julgadora.

**Tese apresentada ao Instituto de Biologia da  
Universidade Estadual de Campinas para  
obtenção do Título de Doutor em Ecologia**

**Orientadora: Profa. Dra. Fosca Pedini Pereira Leite**

**Campinas - 2005**

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

**J150i**

**Jacobucci, Giuliano Buzá**

Interações *Sargassum*-epífitas-anfípodes herbívoros na região de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo / Giuliano Buzá Jacobucci. -- Campinas, SP: [s.n.], 2005.

Orientadora: Fosca Pedini Pereira Leite

Tese (Doutorado) – Universidade Estadual de Campinas.  
Instituto de Biologia.

1. Interações biológicas. 2. Ecologia costeira. 3. Fauna marinha.  
4. Fital. 5. Anfípode. 6. Herbívoro. 7. Epífita.

I. Fosca Pedini Pereira Leite. II. Universidade Estadual de Campinas.  
Instituto de Biologia. III. Título.

**Data da Defesa: 25 / 02 / 2005**

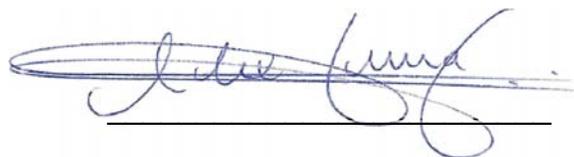
**Banca Examinadora**

**Prof. Dra. Fosca Pedini Pereira Leite (orientadora)**



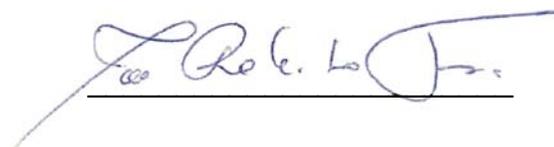
---

**Prof. Dr. Alexander Turra**



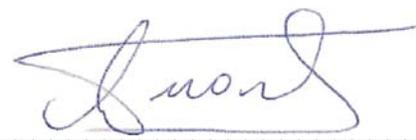
---

**Prof. Dr. José Roberto Trigo**



---

**Prof. Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte**



---

**Prof. Dr. Marcel Okamoto Tanaka**



---

**Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas**

---

**Prof. Dr. Márcia Regina Denadai**

---

**Dedico este trabalho à mulher alegre,  
forte e batalhadora, minha esposa e  
paixão, Daniela.**

## AGRADECIMENTOS

---

Agradeço aos meus pais Humberto e Leude pela dedicação e amor durante todo meu percurso como estudante e filho e grande apoio nos momentos mais difíceis.

Ao meu avô pelo apoio e grande incentivo a minha carreira. Grande saudade.

À minha irmã Gianca pela amizade e grande colaboração.

À minha orientadora Fosca pela convivência agradável, apoio e orientação ao longo desses dez anos de vida acadêmica.

Ao Alex pela grande amizade e pelas incontáveis conversas e sugestões durante a realização de minha iniciação científica, de meu mestrado e agora de meu doutorado.

Ao Arthur pela grande amizade e apoio incondicional durante a realização de meu trabalho.

À Renata e à Karina pelo auxílio na coleta, triagem e identificação do material biológico.

Aos meus estagiários do Curso de Ciências Biológicas da UNIFEQB pelo auxílio na coleta, triagem e identificação do material biológico.

A todos os colegas, professores e funcionários do Departamento de Zoologia do Instituto de Biologia pela convivência e colaboração na realização deste trabalho.

A todos os docentes do Curso de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biologia da UNICAMP pela grande contribuição a minha formação profissional.

À reitoria e diretoria da UNIFEOB e à coordenação do curso de Ciências Biológicas, por possibilitar a utilização das instalações e equipamentos para a triagem e identificação de parte do material biológico.

À direção e aos funcionários do Centro de Biologia Marinha (CEBImar), por possibilitar a utilização das instalações e equipamentos para a realização dos experimentos.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo pela concessão de bolsa durante a fase inicial deste trabalho.

Ao Fundo de Apoio ao Ensino e à Pesquisa pela concessão de auxílio para realização de parte das coletas deste trabalho.

Ao Prof. Msc. Arthur Zigiatti. GÜth e aos membros da banca e pré-banca, Prof. Dr. Alexander Turra, Prof. Dr. José Roberto Trigo, Prof. Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte, Prof. Dr. Marcel Okamoto Tanaka e Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas pelas sugestões e críticas que contribuíram para o aperfeiçoamento deste trabalho.

## SUMÁRIO

---

Resumo .....	ix
Abstract .....	.xi
Introdução Geral.....	1
<b>Capítulo 1. Flutuações temporais em um banco de <i>Sargassum filipendula</i> (Phaeophyta, Fucales): interações entre alga substrato, epífitas e anfípodes. .</b>	<b>9</b>
Introdução.....	.9
Material e métodos.....	.12
Resultados.....	16
Discussão .....	.33
<b>Capítulo 2. O papel de algas epífitas e de diferentes espécies de <i>Sargassum</i> na distribuição e alimentação de anfípodes herbívoros .....</b>	<b>40</b>
Introdução .....	40
Material e métodos.....	.43
Resultados.....	48
Discussão .....	.54
<b>Capítulo 3. O efeito da variação temporal e do tamanho de anfípodes herbívoros na estimativa de consumo de <i>Sargassum filipendula</i> (Phaeophyta, Fucales) e sua epífita dominante, <i>Hypnea musciformis</i> .....</b>	<b>.59</b>
Introdução.....	.59
Material e métodos.....	62
Resultados .....	.65
Discussão.....	69
<b>Capítulo 4. Influência de anfípodes das famílias Ampithoidae e Hyalidae sobre o crescimento de <i>Sargassum filipendula</i> (Phaeophyta, Fucales) e da epífita <i>Hypnea musciformis</i> (Rodophyta, Gigartinales).....</b>	<b>74</b>
Introdução.....	.74
Material e métodos.....	77

Resultados e Discussão. ....	81
<b>Considerações Finais</b> .....	<b>85</b>
<b>Referências bibliográficas.</b> .....	<b>87</b>
<b>Apêndices</b> .....	<b>113</b>

## RESUMO

---

Investigou-se neste estudo aspectos da interação macrófita-epífitas-anfípodes herbívoros em bancos de *Sargassum* spp. do litoral norte do Estado de São Paulo. Foi avaliada a relação da variação temporal de *Sargassum filipendula* e das algas epífitas com parâmetros ambientais locais como temperatura, sedimento, hidrodinamismo e nutrientes. A densidade dos anfípodes associados a *S. filipendula* foi registrada ao longo de doze meses visando-se relacioná-la às variações das algas. Um experimento com câmaras de exclusão foi utilizado para avaliar a influência de anfípodes ampitoídeos e hialídeos sobre *S. filipendula* e a epífita *Hypnea musciformis*. Os dados obtidos sugerem que a temperatura possa ser um fator restritivo ao crescimento de *S. filipendula* e que a variação da concentração de nitrito afetaria o desenvolvimento das epífitas. A correlação negativa entre as biomassas de *S. filipendula* e das epífitas indica que estas possam ter um efeito deletério sobre a alga que lhes serve de substrato. A densidade dos anfípodes é bastante variável ao longo do ano e deve estar relacionada às características particulares de história de vida de cada espécie. Os experimentos indicaram remoção significativa de *H. musciformis* pelos ampitoídeos. A influência do epifitismo na ocorrência das quatro espécies herbívoras *Hyale nigra*, *Ampithoe ramondi*, *Cymadusa filosa* e *Sunampithoe pelagica* foi avaliada comparando-se três praias e frondes distintas em cada uma das praias. Quantificou-se o consumo de *Sargassum* spp., *H. musciformis*, *Dictyopteris delicatula* e *Dictyota cervicornis* pelos anfípodes através de experimentos em laboratório. Notou-se uma relação direta entre a densidade dos anfípodes e a carga de epífitas das frondes de *Sargassum* spp. resultante, ao menos parcialmente, da utilização dessas algas como recurso alimentar. Diferenças de representatividade dos anfípodes entre praias não são devidas exclusivamente ao epifitismo e devem estar relacionadas a outros fatores como hidrodinamismo e poluição. Para se estimar o impacto em campo dos anfípodes sobre o desenvolvimento de *Sargassum* e suas

epífitas caracterizou-se a estrutura populacional das espécies e quantificou-se o consumo de indivíduos de diferentes tamanhos. Os resultados obtidos indicam que os impactos de herbivoria causados por esses anfípodas ao longo do ano variam em função da espécie e do tamanho dos organismos.

## ABSTRACT

---

This study examined macrophyte-epiphyte-herbivore amphipod interactions on *Sargassum* beds on northern shores of São Paulo state. The relationships among temporal fluctuations of *Sargassum filipendula* and its epiphytes with local environmental factors such as temperature, sedimentation and hydrodynamics were evaluated. Amphipod density was registered along twelve months and possible relations to algal fluctuations were analysed. An exclusion chamber assay was performed to assess amphipod and hyalid amphipod grazing on *S. filipendula* and on its epiphyte *Hypnea musciformis*. The data obtained suggest that temperature can limit *S. filipendula* growth and that nitrite concentration on water affects epiphyte development. The negative correlations between *S. filipendula* and epiphyte biomass indicate possible detrimental effects on the host alga. Amphipod density variability is probably related to life history differences among species. The exclusion chamber experiment demonstrates significant grazing by amphipods on *H. musciformis*. The epiphyte influence on the occurrence of herbivore amphipod *Hyale nigra*, *Ampithoe ramondi*, *Cymadusa filosa* e *Sunampithoe pelagica* was evaluated comparing three rocky shores and algal fronds from each *Sargassum* bed. Amphipod grazing on *Sargassum* spp., *H. musciformis*, *Dictyopteris delicatula* and *Dictyota cervicornis* was measured by laboratory feeding assays. The direct relationship observed between amphipod density and epiphyte load is probably related to the algal food value. Amphipod density differences among shores are not only due to epiphytism. Other factors such as hydrodynamics and pollution could be involved. Field estimates of amphipod grazing on *S. filipendula* and its epiphytes were obtained describing the amphipod population structure and the grazing rates different size individuals. Results suggest that grazing impact over the year is a function of amphipod species and size.

## INTRODUÇÃO GERAL

---

A fauna associada ao fital promove um caminho trófico importante entre a produção primária das macrófitas bentônicas e níveis mais elevados de consumidores marinhos (Edgar & Moore 1986). Tem sido amplamente demonstrado que ambientes marinhos com macrófitas suportam grandes densidades e diversidades faunais (Schneider & Mann 1991) e que isso se deve, em grande parte, às interações entre macrófitas (algas ou gramíneas), algas epífitas e herbívoros, operando em várias escalas espaciais e temporais (Jernakoff *et al.* 1996, Duffy & Hay 2000). Em bancos de gramíneas, a ausência de herbívoros favorece o crescimento de algas efêmeras e filamentosas em detrimento das gramíneas, de desenvolvimento mais lento. No entanto, quando os herbívoros estão presentes, sua preferência alimentar pelas algas favorece o estabelecimento das gramíneas (Lubchenco 1978, 1983). Por outro lado, foi demonstrado que em algumas comunidades de algas presentes em recifes de coral, a eliminação de grandes herbívoros resulta em dominância das macroalgas, já que estas se mostram competitivamente superiores em relação às algas filamentosas (Sousa 1979, Carpenter 1986). Existem, contudo, exceções particularmente em relação aos estágios iniciais de sucessão (Brawley & Adey 1981) onde, na ausência de herbívoros, espécies normalmente epifíticas podem dominar o substrato, excluindo macroalgas e animais sésseis.

O estabelecimento de epífitas gera uma série de efeitos deletérios sobre as macrófitas que lhes servem de substrato (Orth 1992). Acredita-se que o impacto mais negativo das epífitas sobre as macrófitas resulte do sombreamento gerado pelo seu

crescimento (Cambridge *et al.* 1986, Borum 1987). A atenuação da incidência luminosa limita a profundidade de ocorrência e pode afetar a taxa fotossintética das macrófitas (Mazzella & Alberte 1986, Masini *et al.* 1990). As epífitas também podem favorecer a perda de porções ou mesmo o arrasto de toda a planta sob condições hidrodinâmicas mais intensas (van Montfrans *et al.* 1984, Borowitzka & Lethbridge 1989), podem impedir o desenvolvimento de tecido reprodutivo limitando, desse modo, o potencial de colonização (D'Antonio 1985), além de dificultar a incorporação de nutrientes pelas macrófitas (Sand-Jensen 1977).

A atuação de herbívoros pastadores, ou “grazers”, em bancos de macrófitas é fundamental na dinâmica desses ecossistemas na medida em que promove a ciclagem de nutrientes (Robertson & Mann 1980, Klumpp *et al.* 1992), afeta a produtividade da comunidade (Orth 1992, Balducci *et al.* 2001) e altera a composição das epífitas (van Montfrans *et al.* 1982; Jacobs *et al.* 1983). Esses organismos podem ser agrupados em função de sua classificação taxonômica como, por exemplo, peixes, moluscos e crustáceos (Klumpp & Nichols 1983, Pollard 1984, Nielsen & Lethbridge 1989), estratégia alimentar, isto é, em raspadores, sugadores, cavadores (Steneck & Watling 1982), tamanho do alimento ingerido, em macrófagos e micrófagos (Zimmerman *et al.* 1979) ou de seu próprio tamanho, em microherbívoros, mesoherbívoros e macroherbívoros. Os “mesograzers” são herbívoros pastadores menores que 2,5 cm e maiores que um copépode mediano, incluindo pequenos decápodes, anfípodes, isópodes, pequenos moluscos, poliquetas e larvas de dípteros (Brawley 1992).

As gramas marinhas, em geral, são pouco exploradas diretamente por herbívoros, sendo a maioria do carbono fixado por essas angiospermas transferido

para níveis tróficos superiores através de cadeias de decomposição (Fenchel 1977). As algas, por sua vez, sejam epífitas ou epilíticas, macro ou microalgas, são amplamente consumidas por herbívoros e os fatores que influenciam a seleção dessas algas são complexos, envolvendo não apenas a morfologia do aparelho alimentar, como também aspectos da palatabilidade, disponibilidade, conteúdo energético, facilidade de digestão e eficiência na absorção dessas algas (Jernakoff *et al.* 1996). A preferência alimentar dos mesoherbívoros não está necessariamente relacionada ao valor calórico ou conteúdo de nitrogênio das algas (Nicotri 1980), simplesmente porque muitas espécies não teriam como digerir essas algas devido à deterrência mecânica ou química. Compostos secundários podem ou não inibir o consumo de diferentes espécies de algas, dependendo de sua natureza química e concentração (Fleury 1991, Duffy & Hay 1994, Pereira *et al.* 1994, Hay 1996, Donato 1997). Além disso, essas substâncias têm efeitos distintos em diferentes espécies de herbívoros (Hay *et al.* 1987, Hay & Fenical 1988, Hay *et al.* 1990, Cronin & Hay 1996).

A dieta de macroherbívoros como peixes (Klumpp & Nichols 1983, Hay 1985, Horn 1989), ouriços (Morrison 1988, Larkum & West 1990, Mazzella *et al.* 1992), caranguejos (Sousa 1979, Klumpp *et al.* 1989) e muitos moluscos (Dayton 1971, Kikuchi & Pérès 1977, Hawkins & Hartnoll 1983, Peduzzi 1987) e seu papel na estruturação de comunidades de macrófitas está bem documentada. No entanto, não existem muitos estudos abordando as preferências alimentares e o impacto de pequenos pastadores (ou “mesograzers”) sobre suas macrófitas hospedeiras e a maioria dos trabalhos existentes foram realizados em ambientes temperados (Brawley & Adey 1981, Duffy 1990, Duffy & Hay 1991, Poore 1994, Viejo 1999, Duffy

& Hay 2000). Apesar de moluscos, poliquetos e isópodes serem abundantes, a fauna fital é geralmente dominada por anfípodes (Mukai 1971, Edgar 1983a, Norton & Benson 1983, Gunnill 1985, Jacobucci & Leite 2002). Esses crustáceos podem atingir densidades muito elevadas tanto quando associados a gramas marinhas quanto a macroalgas (Nelson 1980).

Os anfípodes apresentam uma dieta bastante variada, se alimentando de macroalgas, microalgas do perifíton, partículas em suspensão na coluna d'água e detritos (Zimmerman *et al.* 1979, Caine 1977). Muitas espécies podem modificar seu método de alimentação para utilizar diferentes recursos que se tornam disponíveis (Howard 1982, Klumpp *et al.* 1989). Vários estudos indicam que os anfípodes podem reduzir a cobertura de macro e microepífitas sobre gramíneas e macroalgas (Howard 1982, Robertson & Mann 1982, D'Antonio 1985, Brawley & Fei 1987, Duffy 1990), estimulando, em alguns casos o crescimento da macrófita pela redução da competição imposta pelas epífitas (Caine 1980, Brawley & Adey 1981, Howard 1982, D'Antonio 1985, Brawley & Fei 1987). No entanto, em algumas circunstâncias, anfípodes podem se alimentar de macrófitas (Duffy 1990, Duffy & Hay 1991, 2000), promovendo impactos importantes especialmente em algas tanto em populações naturais (Tegner & Dayton 1987) quanto em cultivos (Smit *et al.* 2003).

Registros conflitantes da dieta de muitas espécies de anfípodes podem ser resultado de variações na abundância dos itens alimentares preferidos, condições sazonais particulares, idade dos organismos ou ainda, diferenças metodológicas na investigação dos hábitos alimentares (Kitting 1984). Análises de trato digestório podem fornecer evidências acerca da dieta desses organismos, embora possam apresentar dificuldades, pois alguns itens podem ser mais rapidamente assimilados

do que outros, impedindo sua correta identificação e/ou quantificação (Jernakoff *et al.* 1996). Observação de comportamento alimentar (Caine 1977, Takeda, 1981, Howard 1982) e experimentos de escolha de alimento (Zimmerman *et al.* 1979, Nicotri 1980, Denton & Chapman 1991, Duffy & Hay 1991) são ferramentas importantes para avaliar o impacto potencial das espécies em condições naturais, mas devem ser elaborados e analisados com cautela, pois os itens oferecidos muitas vezes não refletem a real disponibilidade no ambiente. Diferenças na variedade e qualidade dos itens oferecidos podem afetar as conclusões obtidas nos experimentos, como no caso de Shacklock & Doyle (1983) que observaram o isópode *Idotea baltica* consumir de forma diferenciada macrófitas com diferentes graus de epifitismo.

Dado que macrófitas e epífitas podem representar importante recurso alimentar para anfípodes herbívoros, variações sazonais na densidade desses crustáceos, resultantes de recrutamento podem estar relacionadas a diferenças na composição e abundância das algas no ambiente, ao longo do ano (Nelson 1979b, Martin-Smith 1993). No entanto, isto se aplica desde que a disponibilidade das algas seja um fator limitante para o crescimento populacional dos anfípodes. Esta hipótese é amparada por estudos realizados por Edgar (1990) em bancos das gramas marinhas *Amphibolis antarctica* e *A. griffithii* na Austrália e de macroalgas do gênero *Sargassum* no Japão (Edgar & Aoki 1993), segundo os quais variações sazonais na abundância da epifauna, incluindo os anfípodes, foram parcialmente atribuídas à limitação de recursos alimentares. Em cilindros de exclusão colocados em campo, com disponibilidade de alimento por indivíduo cinco vezes maior que a normal, o número de indivíduos aumentou significativamente.

No Brasil, pouco se sabe a respeito de fatores de variabilidade de comunidades fitais em diferentes escalas de espaço e tempo, menos ainda em relação às interações tróficas e impacto de mesoherbívoros nesses sistemas. Os estudos se restringem, basicamente, a descrições da macrofauna associada e relações com características ambientais na região de mediolitoral (Montouchet 1979, Tararam & Wakabara 1981, Masunari 1983, Wakabara *et al.*, 1983, Dutra 1988, Dubiaski-Silva & Masunari 1995, Santos e Correia 1995). Apenas Eston & Bussab (1990) estudaram aspectos de macroherbivoria no infralitoral utilizando uma abordagem experimental.

O fato dos ecossistemas costeiros estarem sofrendo uma rápida degradação devido a alterações antrópicas (Teixeira *et al.* 1987, Underwood & Peterson 1988, Kingsford *et al.* 1991), com grandes modificações nas comunidades em relação à composição e abundância, incluindo extinções locais de espécies (Adessi 1994, Lima 1996, Leite *et al.* 2000), é preocupante. A sensibilidade à variação das condições ambientais favorece a utilização dos organismos das comunidades fitais, particularmente dos anfípodes, como bioindicadores no monitoramento e avaliação de impactos ambientais (Edgar & Moore 1986, Smith & Simpson 1992, Clarke & Ward 1994). No entanto, isso só é possível em regiões onde investigações taxonômicas e de história natural vêm sendo conduzidas extensivamente (Thomas 1993). Isto significa que estudos envolvendo dinâmica populacional, fatores de regulação e interações tróficas em componentes de comunidades fitais são fundamentais para a compreensão desses sistemas, para a avaliação adequada do impacto de distúrbios naturais e antrópicos e para a elaboração de planos de manejo consistentes.

Bancos de *Sargassum* são particularmente conspícuos na região de medio e infralitoral consolidado do sudeste do Brasil podendo representar mais de 80% da cobertura e biomassa de algas em determinadas áreas do litoral dos Estados de São Paulo e Rio de Janeiro (Paula & Oliveira 1980, Széchy & Paula 2000). A elevada representatividade de anfípodes associados a essa alga, tanto em riqueza quanto em abundância (Tararam & Wakabara 1981, Wakabara *et al.* 1983) e a ocorrência de espécies pertencentes a famílias ou gêneros com representantes herbívoros (Caine 1977, Zimmerman *et al.* 1979, Duffy 1990), indicam que esses organismos podem, através do consumo de *Sargassum* e/ou das algas epífitas, exercer papel importante na estruturação dessas comunidades.

Sendo assim, procurou-se neste estudo investigar aspectos da interação macrófita-epífitas-anfípodes herbívoros em bancos de *Sargassum* spp., do litoral norte do Estado de São Paulo. Os resultados obtidos são apresentados em quatro capítulos.

No capítulo 1 teve-se por objetivo descrever as variações temporais de uma população de *Sargassum filipendula*, das algas epífitas e dos anfípodes associados e também de parâmetros ambientais locais visando-se avaliar as relações entre esses elementos.

O capítulo 2 foi elaborado visando-se descrever a ocorrência dos anfípodes em praias com diferentes características e a relação entre o epifitismo e a densidade dessas espécies de anfípodes. Também foram realizados ensaios de consumo de *Sargassum* e das macroalgas epífitas mais freqüentes pelos anfípodes herbívoros, para quantificar a utilização desses recursos alimentares.

No capítulo 3 foi obtida a estrutura populacional de anfípodes herbívoros e foi quantificado o consumo de *Sargassum filipendula* e *Hypnea musciformis* por organismos de diferentes classes de tamanho. Com os dados obtidos foi estimada a variação temporal de consumo das algas avaliadas.

No capítulo 4 foi realizado um experimento para determinar de que forma anfípodes das famílias Ampithoidae e Hyalidae influenciam o crescimento de *S. filipendula* e da epífita mais freqüente, *Hypnea musciformis*.

## **CAPÍTULO 1. Flutuações temporais em um banco de *Sargassum filipendula* (Phaeophyta, Fucales): interações entre alga substrato, epífitas e anfípodas**

---

### **INTRODUÇÃO**

Flutuações temporais na produtividade de macrófitas marinhas são determinadas pela interação de uma grande variedade de fatores bióticos e abióticos (Littler *et al.* 1979; Masunari 1987, Jernakoff *et al.* 1996).

Diferenças de intensidade luminosa, relacionadas a alterações na incidência solar ao longo do ano e à atenuação resultante de partículas em suspensão na coluna d'água, podem influenciar significativamente as taxas fotossintéticas das macrófitas e, em consequência, modificar sua sobrevivência e crescimento (Moore *et al.* 1997, Moore & Wetzel, 2000). A concentração de nutrientes na água, particularmente de compostos fosfatados e nitrogenados, também pode representar um importante fator regulador em comunidades de macrófitas (Neckles *et al.* 1994). O aumento na disponibilidade de nutrientes, de modo geral, favorece o desenvolvimento de algas (Orth & van Montfrans 1984). Algumas espécies de algas podem colonizar vastas áreas, em locais onde há grande aporte de nutrientes, resultando em modificações importantes na composição e diversidade das comunidades de macrófitas estabelecidas (Morand & Briand 1996).

Muitas destas algas são epífitas e seu crescimento gera uma série de efeitos deletérios sobre as macrófitas que lhes servem de substrato (Orth 1992). Acredita-se que o impacto mais negativo das epífitas seja decorrente do sombreamento gerado sobre as macrófitas-substrato (Cambridge *et al.* 1986, Borum 1987). As epífitas

também podem favorecer a perda de porções ou mesmo o arrasto de toda a macrófita-substrato sob condições hidrodinâmicas mais intensas (Borowitzka & Lethbridge 1989), impedir o desenvolvimento de tecido reprodutivo limitando, desse modo, o potencial de colonização (D'Antonio 1985), além de dificultar a incorporação de nutrientes pelas macrófitas (Sand-Jensen 1977).

O estabelecimento de algas epífitas, por sua vez, é um fator de aumento de complexidade estrutural das macrófitas sobre as quais se desenvolvem (Bell *et al.* 1984, Hall & Bell 1988), que pode favorecer a ocorrência de organismos da epifauna vágil associada (Hicks 1986, Johnson & Scheibling 1987, Martin-Smith 1993). Estes habitats mais complexos representam maior disponibilidade de micro-ambientes para colonização, de abrigos contra predadores e de alimento (Salemaa, 1987). O aumento de recurso alimentar resultante pode ser direto (maior riqueza e abundância de algas disponíveis para organismos herbívoros) ou indireto (retenção de detritos, microalgas e bactérias do perifíton) (Heck & Wetstone 1977, Leber, 1985, Hacker & Steneck 1990, Russo 1990, Martin-Smith 1993, James & Heck 1994).

Dentre os organismos da epifauna vágil associados a macrófitas, os anfípodes destacam-se pela sua representatividade em termos de abundância e riqueza de espécies (Mukai 1971, Edgar 1983b, Norton & Benson 1983, Gunnill 1985, Jacobucci & Leite 2002). Os anfípodes apresentam uma dieta bastante variada, alimentando-se de macroalgas, perifíton, partículas em suspensão na coluna d'água, detritos e outros organismos (Zimmerman *et al.* 1979, Caine 1977, Barnard & Karaman 1991).

Nos estados de São Paulo e Rio de Janeiro, bancos de algas marinhas são bastante freqüentes, principalmente em áreas rasas do infralitoral. Nestes bancos predominam espécies da alga parda do gênero *Sargassum* (Paula & Oliveira 1980,

Széchy & Paula 2000). No Brasil, há estudos descrevendo a variação temporal de *Sargassum* (Paula & Oliveira 1980) e de sua fauna associada (Pires-Vanin 1977, Leite 1981, Tararam & Wakabara 1981, Lima 1996) e alguns desses trabalhos buscam associar as flutuações das populações desses organismos a parâmetros ambientais (Curvelo 1998, Lima 2002). Geralmente, leva-se em conta o efeito da temperatura e da salinidade, desconsiderando-se outros fatores que poderiam ser relevantes para as algas, como a concentração de nutrientes na água. Apenas recentemente, a presença de algas epífitas foi avaliada de forma mais criteriosa, sendo considerada um fator importante para explicar os padrões de ocorrência da macrofauna associada a espécies de *Sargassum* (Jacobucci 2000, Tanaka 2000, Lima 2002, GÜth 2004, Leite & Turra 2003).

Com o objetivo de ampliar o conhecimento das interações entre *Sargassum*, algas epífitas e anfípodes procurou-se responder as seguintes questões: 1) Como é a flutuação temporal das populações de *Sargassum filipendula*, das algas epífitas e dos anfípodes associados ao longo do ano? 2) A variação temporal dessas populações está relacionada a parâmetros ambientais locais? 3) A variação temporal dos anfípodes está associada à das algas? 4) Essa associação é dependente do hábito alimentar e do modo de vida dos anfípodes?

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Área de estudo**

As coletas foram realizadas na região de infralitoral da praia da Fortaleza (23°32' S, 45° 10' W) localizada na enseada da Fortaleza, município de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo. Este local é formado por uma feição rochosa estreita que avança na direção sudoeste-nordeste, apresentando dois lados com diferentes graus de exposição ao batimento das ondas. O costão onde foram realizadas as coletas (Apêndice 1A) apresenta cerca de 2,5 m de profundidade, podendo ser considerado moderadamente protegido da ação das ondas, segundo critério utilizado por Széchy & Paula (2000). A alga parda *Sargassum filipendula* é dominante embora *Galaxaura stupocaulon* (Rhodophyta), *Padina gymnospora* (Phaeophyta) e *Caulerpa racemosa* (Clorophyta) ocorram expressivamente (observação pessoal). As algas pardas *Dictyopteris delicatula*, *Dictyota cervicornis* e a rodofícea *Hypnea musciformis* também são bastante representativas, principalmente como epífitas (Paula & Oliveira 1980, Széchy & Paula 1997).

### **Procedimentos de coleta e tratamento das amostras**

Foram realizadas coletas mensais de parâmetros ambientais locais, *Sargassum filipendula*, suas epífitas e a macrofauna associada entre junho de 2000 e maio de 2001.

Os parâmetros ambientais avaliados foram escolhidos em função de seus efeitos potenciais, diretos ou indiretos, no crescimento e senescência das algas estudadas. Por questões logísticas, a determinação dos parâmetros foi feita de forma pontual, somente durante os períodos de coleta.

A temperatura superficial da água (0,5 m) foi registrada com termômetro de mercúrio em três dias consecutivos, utilizando-se para efeito de análise o valor médio obtido. Estimativas de agitação da água na área de estudo foram obtidas através da medição do desgaste de blocos de gesso durante 24 h. Os blocos foram confeccionados com gesso odontológico de secagem rápida utilizando-se proporções em volume fixas (70% gesso, 30% água), injetando-se o material resultante em formas de plástico ovais com 5 cm de diâmetro (formas para confecção de ovos de chocolate) presas a parafusos. Os blocos foram mantidos em estufa a 70°C durante 24 horas, colocados em seguida em dessecadores por 12 horas e pesados em balança analítica digital. Duas placas de PVC, cada uma com dois blocos de gesso foram fixadas ao costão, nos limites do setor de coleta, e retiradas após o período estipulado. Os blocos foram colocados novamente na estufa e no dessecador, sendo sua massa final posteriormente obtida. Os registros dos horários de fixação e de retirada permitiram obter uma taxa média de desgaste em gramas/hora que forneceu uma estimativa do hidrodinamismo local no período da coleta. A quantidade de sedimento presente na coluna d'água em mg/l foi estimada a partir da coleta e posterior filtração de amostras diárias de 1 litro de água em três pontos do setor de coleta, durante três dias consecutivos. Após as coletas, as amostras foram filtradas à vácuo em filtro Millipore com membrana de 0,22 µm de poro. A diferença entre as massas das membranas, obtidas em balança analítica antes e após a filtração, permitiu obter uma estimativa do sedimento na água durante o período de coleta. Coletas para avaliação da concentração de fósforo total, amônio, nitrito e nitrato na coluna d'água foram realizadas em três pontos da área de estudo no último dia de

cada período de trabalho em campo. A concentração dos compostos foi determinada em laboratório especializado, utilizando-se protocolos de análise padronizados (Greenberg *et al.* 1992).

Para caracterizar as populações de *Sargassum filipendula*, das epítifitas e dos anfípodes associados, foi delimitado um transecto com 50 m de extensão na região infralitoral do costão a ser amostrado. A densidade de *Sargassum* foi estimada através da contagem de todas as frondes presentes em dez quadrados de 0,25 m<sup>2</sup>, aleatoriamente posicionados no transecto de coleta. O número e o tamanho dos quadrados amostrais foram definidos em função da rapidez e facilidade de coleta, do menor desvio padrão em relação a quadrados de outras dimensões e da utilização por vários autores que trabalharam com espécies de *Sargassum* (Paula & Oliveira 1980, Dawes 1987, Paula & Eston 1987, Eston & Bussab 1990, Munda 1990, Koh *et al.* 1993, Largo *et al.* 1994, Széchy & Paula 2000). O peso médio de *Sargassum* e das algas epítifitas e a composição da fauna associada de anfípodes foram avaliados através de amostragem aleatória mensal de 15 frondes de *S. filipendula* no transecto delimitado. As frondes foram envolvidas em sacos de tecido com malha de 200 µm e raspadas do substrato com auxílio de uma espátula. Estes sacos foram colocados em recipientes com água do mar e levados ao laboratório. As coletas foram realizadas utilizando-se equipamento de mergulho livre e autônomo (SCUBA).

Cada fronde foi colocada separadamente em uma bandeja com solução de formaldeído 4 % em água do mar e submetida a quatro lavagens sucessivas para remoção da fauna (Apêndice 2A). A água resultante desse processo foi filtrada em rede com malha de 200µm para retenção da macrofauna que foi fixada em álcool a

70%. Os anfípodes foram separados, identificados e contados sob microscópio estereoscópico.

As epífitas aderidas às frondes de *Sargassum* foram removidas manualmente e, em seguida, colocadas em estufa a 60°C por 48 horas e pesadas. A espécie mais freqüente nas amostras, *Hypnea musciformis*, foi quantificada separadamente. O mesmo procedimento de secagem foi utilizado para se obter o peso seco de *S. filipendula* (Apêndice 2B).

A densidade das espécies de anfípodes associados a cada fronde de *S. filipendula* foi obtida dividindo-se o número total de indivíduos pelo peso seco de *S. filipendula* (g). Para avaliar diferenças mensais na densidade de *S. filipendula* e no peso seco de *S. filipendula* e de suas epífitas, foi utilizada ANOVA unifatorial. Quando houve diferenças significativas, as análises de variância foram seguidas do teste de Tukey para comparações múltiplas.

A existência de correlação entre os parâmetros ambientais e a densidade e peso seco de *S. filipendula* e das epífitas foi avaliada utilizando-se o coeficiente de correlação de Pearson. A mesma análise foi utilizada para se verificar a existência de correlação da densidade das espécies de anfípodes com parâmetros ambientais (temperatura, quantidade de sedimento na água e hidrodinamismo) e da abundância dos anfípodes com a densidade e peso de *S. filipendula* e peso das epífitas.

O índice de diversidade de Shannon-Wiener ( $H'$ ), utilizando logaritmo neperiano, foi calculado para cada fronde, determinando-se uma diversidade média para cada período de amostragem. Da mesma forma foi calculado o índice de dominância de Simpson (D) e a riqueza (Krebs 1989).

Os dados foram avaliados quanto à normalidade e homogeneidade de variâncias e, quando necessário, transformações do tipo  $\sqrt{x}$  e  $\log(1+x)$  foram realizadas (Zar 1999).

## RESULTADOS

### Variação temporal dos parâmetros ambientais

Durante o período de coletas a menor temperatura média superficial da água foi registrada no mês de julho (20,8 °C) e a maior em dezembro (29,3 °C) (Figura 1).

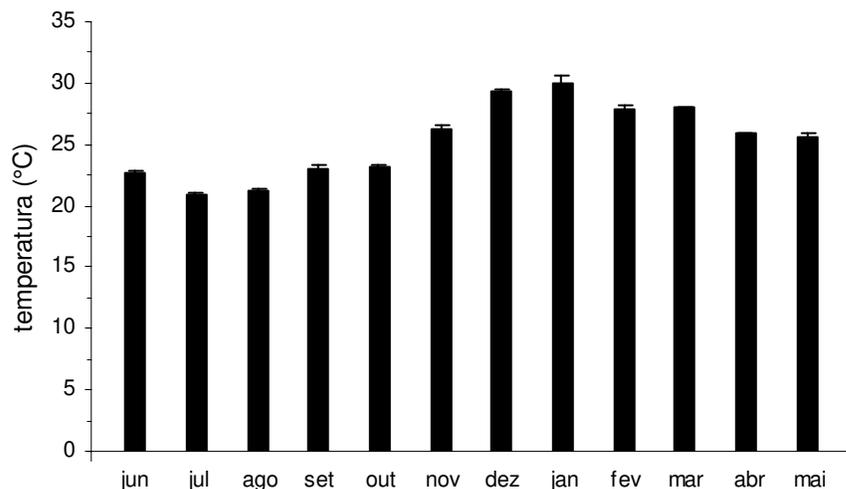


Figura 1 - Temperatura média em °C (+ erro padrão) da água superficial entre junho de 2000 e maio de 2001.

A taxa de desgaste das quatro esferas de gesso posicionadas no costão forneceu uma estimativa da agitação da água nos períodos de coleta (Figura 2). Observa-se uma tendência de aumento do hidrodinamismo no final do inverno e início da primavera, havendo diminuição de turbulência de outubro a dezembro. Novo pico de agitação foi observado em fevereiro.

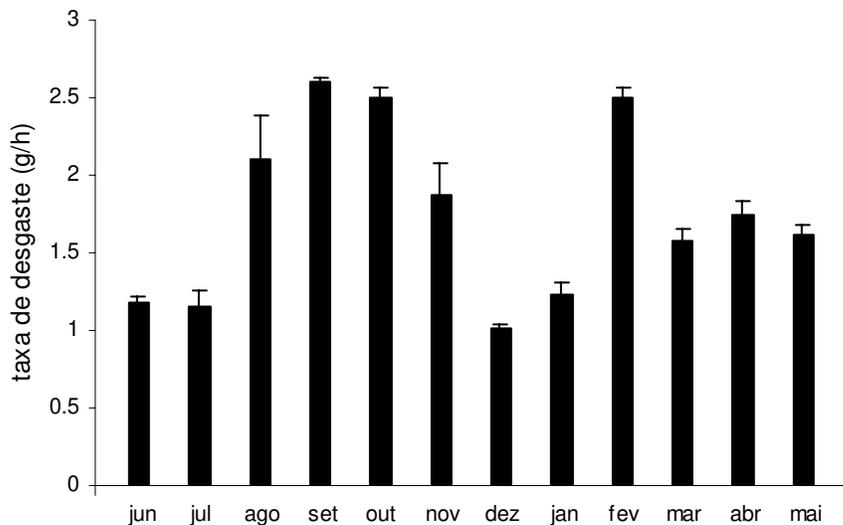


Figura 2 - Taxa de desgaste média em gramas/hora (+ erro padrão) de blocos de gesso posicionados no costão entre junho de 2000 e maio de 2001.

Não foi observada correlação entre a o grau de agitação da água, medido através do desgaste dos blocos de gesso e a quantidade de sedimento em suspensão (Figura 3) ( $r = 0,34$ ,  $p > 0,05$ ).

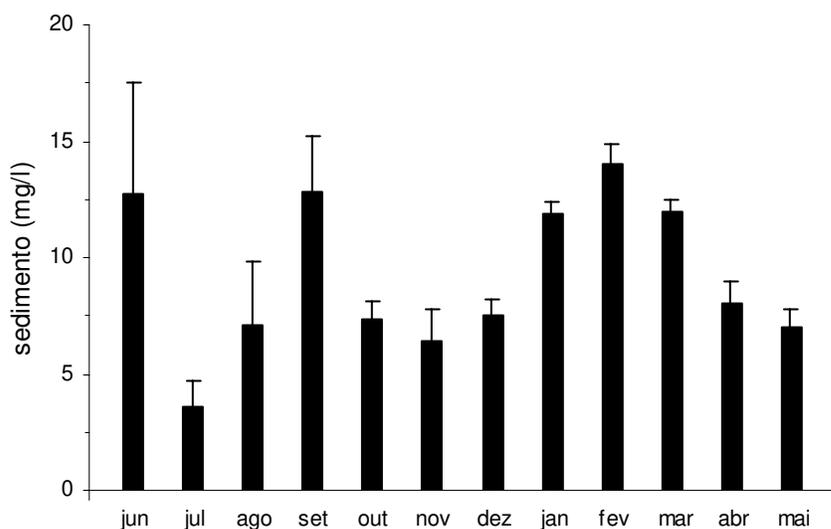


Figura 3 - Quantidade de sedimento em miligramas/litro (+ erro padrão) em amostras de água obtidas entre junho de 2000 e maio de 2001.

Dois picos de concentração de fósforo foram evidenciados. Em relação aos nutrientes nitrogenados, observou-se aumento de concentração, particularmente de amônio e nitrato, no início do outono (Figura 4).

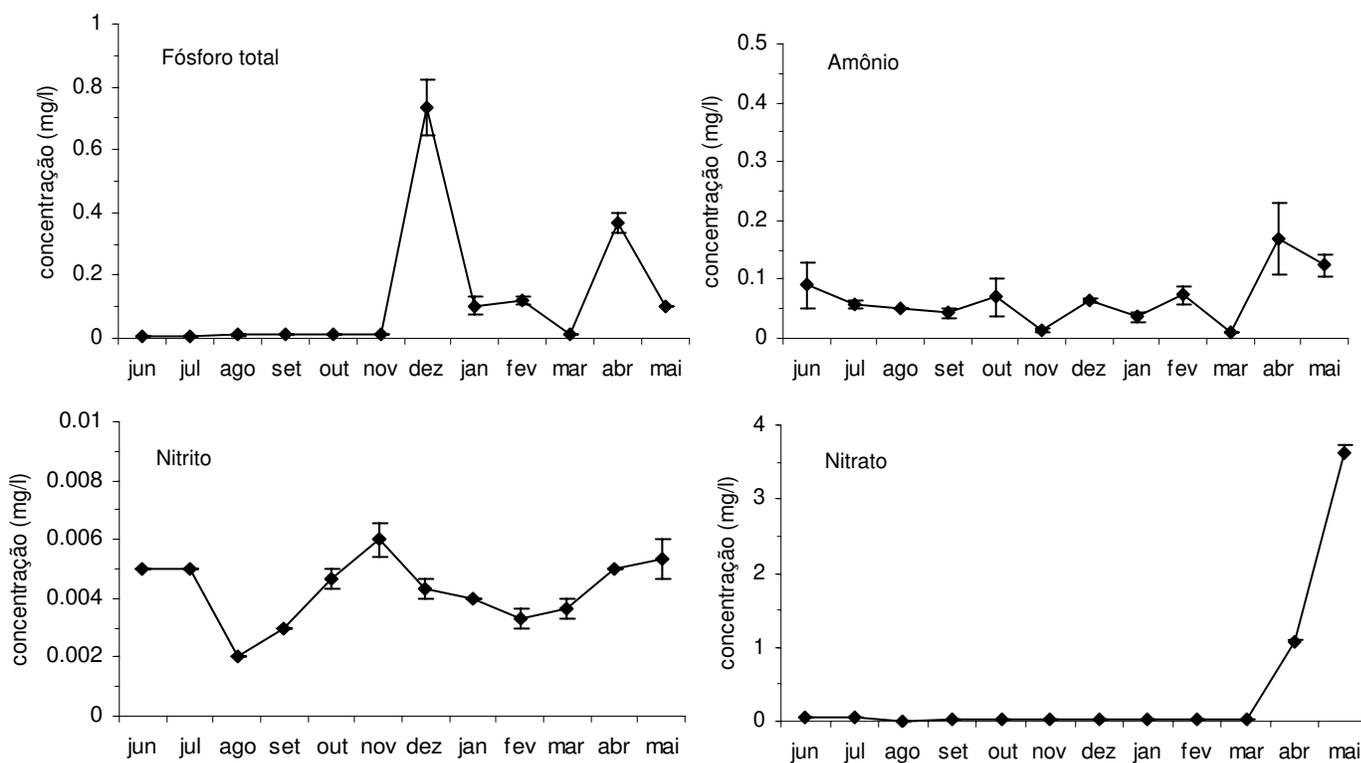


Figura 4 - Concentração média de nutrientes ( $\pm$  erro padrão) em miligramas/litro em amostras de água obtidas entre junho de 2000 e maio de 2001.

### Varição temporal de *S. filipendula* e das algas epífitas e associação com parâmetros ambientais

Medições de densidade das frondes entre junho de 2000 e maio de 2001 indicam uma tendência contínua e significativa de redução na cobertura de *Sargassum* no período ( $F_{11,168} = 7,95$ ;  $p < 0,01$ ) (Figura 5).

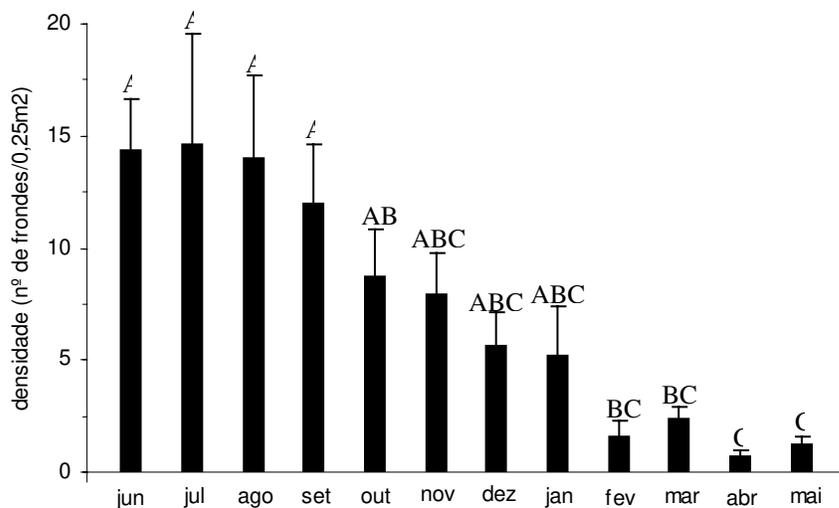


Figura 5 - Densidade média (+ erro padrão) de *S. filipendula* (frondes/0,25 m<sup>2</sup>) entre junho de 2000 e maio de 2001. Barras com a mesma letra indicam ausência de diferença significativa.

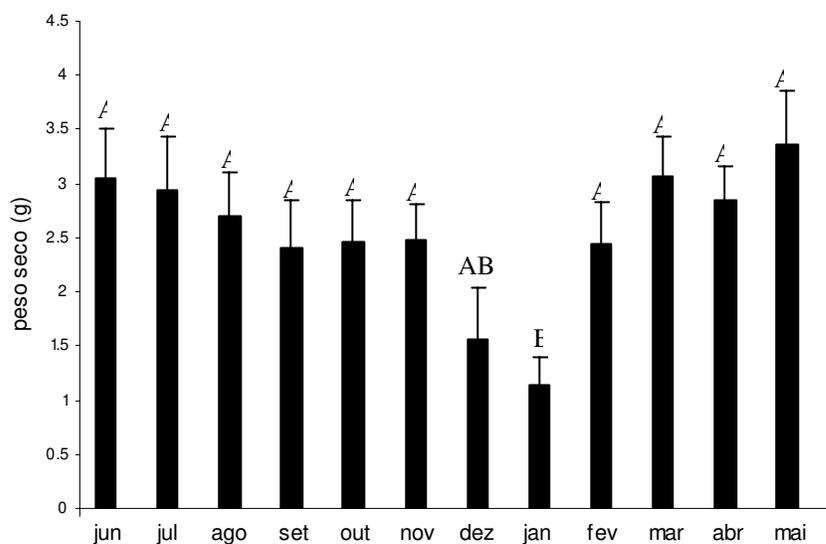


Figura 6 - Peso seco em gramas (+ erro padrão) das frondes de *S. filipendula* entre os meses de junho de 2000 e maio de 2001. Barras com a mesma letra indicam ausência de diferença significativa.

Houve variação do peso das frondes coletadas entre junho de 2000 e maio de 2001 ( $F_{11, 168} = 3,89$ ;  $p < 0,01$ ), notando-se uma redução mais acentuada somente em dezembro e janeiro de 2001 (Figura 6). Observou-se a existência de correlação

negativa significativa entre a temperatura da água e o peso seco de *Sargassum* ( $r = -0,56$ ;  $p < 0,05$ ).

Não houve correlação entre o peso seco de *S. filipendula* e os parâmetros hidrodinamismo ( $r = 0,50$ ), sedimento na água ( $r = -0,18$ ) e concentração de fósforo ( $r = -0,49$ ), amônio ( $r = 0,33$ ), nitrito ( $r = 0,16$ ) e nitrato ( $r = 0,45$ ) ( $p > 0,05$  em todos os casos).

A densidade de *S. filipendula* esteve negativamente correlacionada à temperatura da água ( $r = -0,77$ ;  $p < 0,005$ ). No entanto, a redução de densidade de *S. filipendula* não foi seguida de redução correspondente na biomassa média das frondes ( $r = 0,06$ ;  $p > 0,05$ ).

Em relação às epífitas, também houve variação significativa no peso seco ( $F_{11,168} = 2,36$ ;  $p < 0,01$ ), com o mês de dezembro apresentando o valor médio mais elevado (Figura 7).

O peso seco de epífitas e a concentração de fósforo total apresentaram correlação significativa ( $r = 0,62$ ;  $p < 0,05$ ). O mesmo não ocorreu entre o peso seco de epífitas e os parâmetros temperatura ( $r = 0,29$ ), hidrodinamismo ( $r = -0,50$ ), sedimento na água ( $r = 0,04$ ) e concentração de nitrito ( $r = -0,07$ ), nitrato ( $r = -0,51$ ) e amônio ( $r = -0,40$ ) ( $p > 0,05$  em todos os casos).

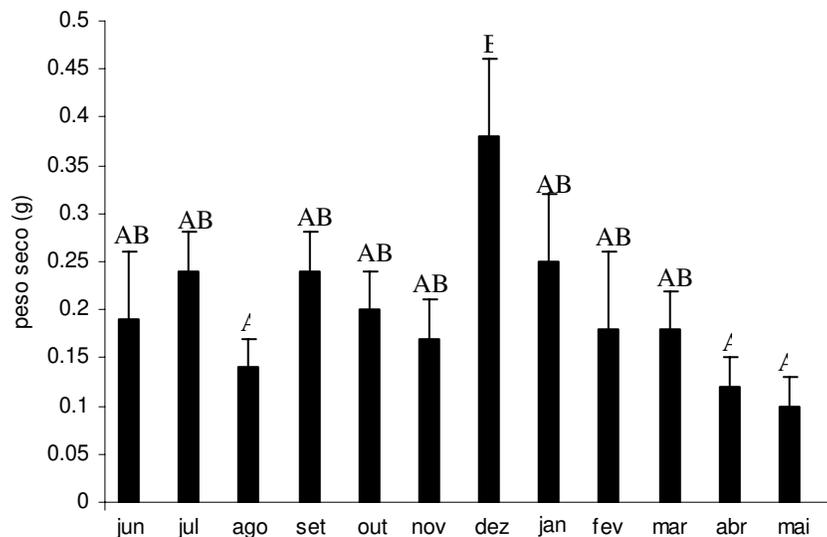


Figura 7 - Peso seco em gramas (+ erro padrão) das epífitas de *S. filipendula* entre os meses de junho de 2000 e maio de 2001. Barras com a mesma letra indicam ausência de diferença significativa.

Os pesos secos de *S. filipendula* e das epífitas apresentaram correlação negativa significativa ( $r = -0,71$ ;  $p < 0,05$ ). O mesmo não ocorreu entre a densidade de *S. filipendula* e o peso de epífitas ( $r = 0,21$ ;  $p > 0,05$ ).

*Hypnea musciformis* foi a epífita mais freqüente sobre *S. filipendula* e esteve presente em todos os meses de amostragem com variação significativa no peso seco ( $F_{11, 168} = 2,75$ ;  $p < 0,01$ ), com o mês de dezembro apresentando o valor médio mais elevado (Figura 8).

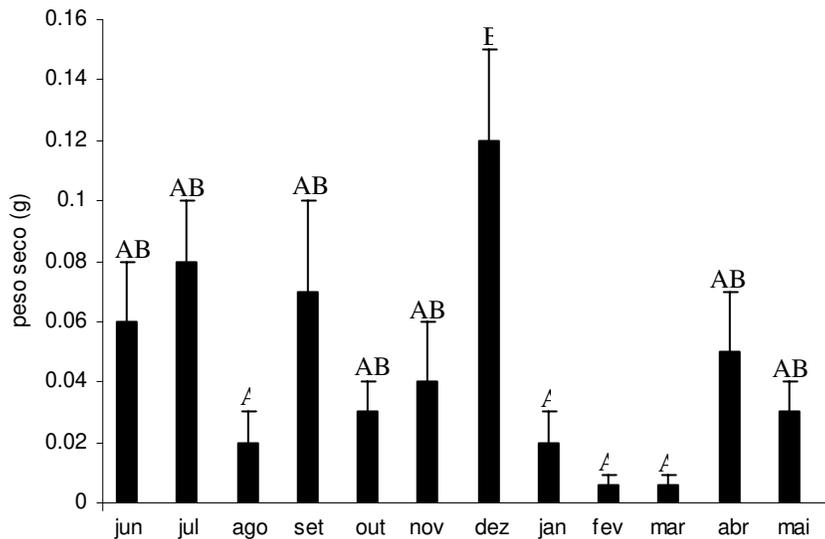


Figura 8 - Peso seco em gramas (+ erro padrão) da epífita *Hypnea musciformis* nos meses de junho de 2000 a maio de 2001. Barras com a mesma letra indicam ausência de diferença significativa.

O peso seco de *H. musciformis* e a concentração de fósforo total apresentaram correlação significativa ( $r = 0,61$ ;  $p < 0,05$ ). O mesmo não ocorreu entre o peso seco de *Hypnea* e os parâmetros temperatura ( $r = - 0,12$ ), hidrodinamismo ( $r = - 0,20$ ), sedimento na água ( $r = - 0,34$ ) e concentração de nitrito ( $r = 0,21$ ), nitrato ( $r = - 0,11$ ) e amônio ( $r = 0,10$ ) ( $p > 0,05$  em todos os casos).

O peso seco de *H. musciformis* não apresentou correlação significativa com o peso e a densidade de *S. filipendula* e ( $r = - 0,22$  e  $r = 0,34$ , respectivamente;  $p > 0,05$  em ambos os casos).

### **Variação temporal dos anfípodes e associação com parâmetros ambientais e algas**

Foi registrado um total de 18 espécies de anfípodes gamarídeos e 6 espécies de caprelídeos (Tabela I).

Tabela I - Composição de anfípodes associados a *S. filipendula* na Praia da Fortaleza, Ubatuba, São Paulo.

<b>Caprellidea</b>
<b>Famílias e Espécies</b>
<b>Caprellidae</b>
<i>Caprella dilatata</i> Krøyer, 1843
<i>Caprella equilibra</i> Say, 1818
<i>Caprella scaura</i> Templeton, 1836
<i>Caprella danilevski</i> Czerniavski, 1868
<i>Falлотritella montoucheti</i> Quitete, 1971
<b>Pariambidae</b>
<i>Paracaprella tenuis</i> Mayer, 1903
<b>Gammaridea</b>
<b>Famílias e Espécies</b>
<b>Amphilochidae</b>
<i>Amphilocus neopolitanus</i> Della Valle, 1893
<b>Ampithoidae</b>
<i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826
<i>Cymadusa filosa</i> Savigny, 1816
<i>Sunamphithoe pelagica</i> (Milne Edwards, 1830)
<b>Bateidae</b>
<i>Batea catharinensis</i> Müller, 1865
<b>Corophiidae</b>
<i>Aora spinicornis</i> Afonso, 1976
<i>Corophium acherusicum</i> Costa, 1851
<i>Gammaropsis palmata</i> (Stebbing & Robertson, 1892)
<b>Hyalidae</b>
<i>Hyale nigra</i> Haswell, 1879
<b>Ischyroceridae</b>
<i>Erichtonius brasiliensis</i> (Dana, 1853)
<i>Jassa slatteryi</i> Conlan, 1990
<b>Leucothoidae</b>
<i>Leucothoe spinicarpa</i> (Abilgaard, 1789)

Tabela I (Continua)

<b>Lysianassidae</b>
<i>Shoemakerella nasuta</i> (Dana, 1853)
<b>Melitidae</b>
<i>Dulichchiella appendiculata</i> (Say, 1818)
<i>Elasmopus pecteniscrus</i> (Bate, 1862)
<i>Maera quadrimana</i> (Dana, 1853)
<b>Podoceridae</b>
<i>Podocerus brasiliensis</i> (Dana, 1853)
<b>Stenothoidae</b>
<i>Stenothoe valida</i> Dana, 1853

A densidade total de anfípodes variou significativamente ao longo do ano ( $F_{11, 168} = 16,94$ ;  $p < 0,001$ ), com grande aumento em março. Neste mês, a densidade triplica em relação ao período imediatamente anterior e a este pico segue-se uma redução abrupta de densidade em abril.

A riqueza de espécies também se modificou de forma significativa ( $F_{11, 168} = 25,21$ ;  $p < 0,001$ ) com valor médio máximo ( $S = 14,47$ ) em outubro e mínimo em abril ( $S = 2,93$ ) (Figura 9).

Varição temporal significativa também foi registrada para a o índice de dominância de Simpson (D) ( $F_{11, 168} = 12,81$ ;  $p < 0,001$ ) e para o índice de diversidade de Shannon-Wiener ( $F_{11, 168} = 16,51$ ;  $p < 0,001$ ). O mês de março apresentou o maior valor médio de dominância ( $D = 0,76$ ) e a menor diversidade ( $H' = 0,54$ ).

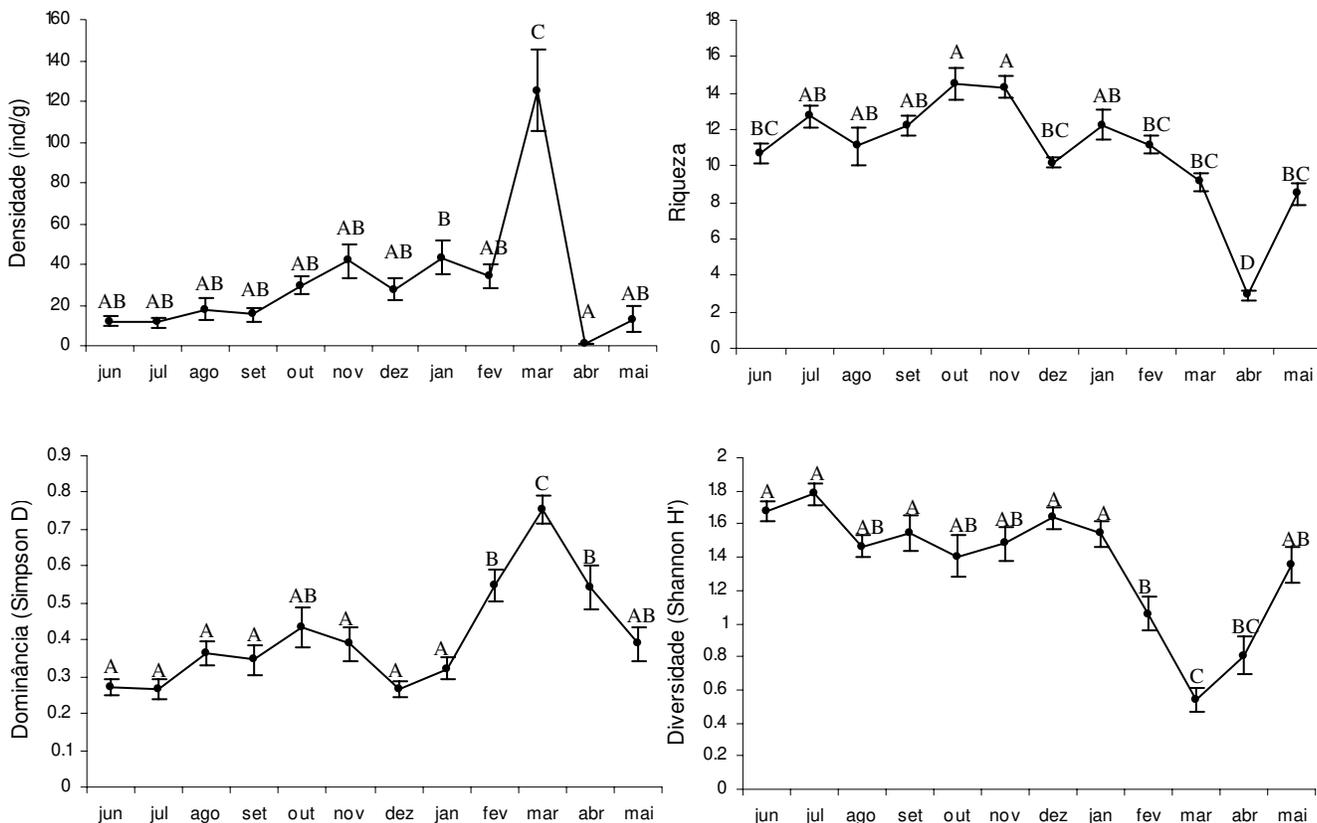


Figura 9 - Valor médio de densidade total (número de indivíduos/grama de peso seco de *S. filipendula*), riqueza, dominância e diversidade de anfípodes nos meses de junho de 2000 a maio de 2001. As barras representam o erro padrão. Mesma letra indica ausência de diferença significativa.

Avaliando-se cada espécie separadamente observou-se que todas apresentam flutuações de densidade ao longo do ano. Algumas espécies como *Stenothoe valida* e *Erichthonius brasiliensis* são muito abundantes, com picos da ordem de centenas de indivíduos em certos meses (Figura 10). A maior parte das espécies apresenta densidades máximas de até algumas dezenas de indivíduos. É o caso de gamarídeos como *Hyale nigra* e de espécies tubícolas como *Ampithoe ramondi*, *Cymadusa filosa*, *Sunampithoe pelagica*, *Corophium acherusicum*, *Jassa slatteryi*, *Aora spinicornis* e *Gammaropsis palmata* (Tanaka & Leite 2003), por

exemplo, e dos caprelídeos *Paracaprella tenuis*, *Caprella scaura* e *Fallotritella montoucheti*. Outras espécies, como *Shoemakerella nasuta*, *Leucothoe spinicarpa*, *Maera quadrimana*, *Caprella dilatata* e *Caprella danilevski*, ocorrem em densidades muito baixas (Figura 10). A maioria das espécies apresenta padrões sazonais de abundância, ou seja, maiores densidades no verão e na primavera e menores no outono e no inverno (*A. ramondi*, *C. filosa*, *C. acherusicum*, *G. palmata*, *J. slatteryi*, *M. quadrimana*, *P. brasiliensis*, *S. valida*, *P. tenuis*, *C. scaura*, *C. dilatata*, *C. danilevski* e *F. montoucheti*) ou o inverso (*H. nigra*, *A. neapolitanus*, *B. catharinensis*, *E. pecteniscrus*).

Avaliando-se os dados de densidade das espécies separadamente, é possível perceber que há uma alternância na ocorrência dos anfípodes, com picos de abundância de muitas espécies ocorrendo em períodos de baixa densidade de outras. Isso resulta em uma densidade média total pouco variável entre junho e fevereiro. No mês de março, as densidades elevadas de *C. acherusicum* e, principalmente, de *E. brasiliensis* modificaram o padrão geral de densidade e também de dominância e diversidade da taxocenose de anfípodes (Figuras 9 e 10).

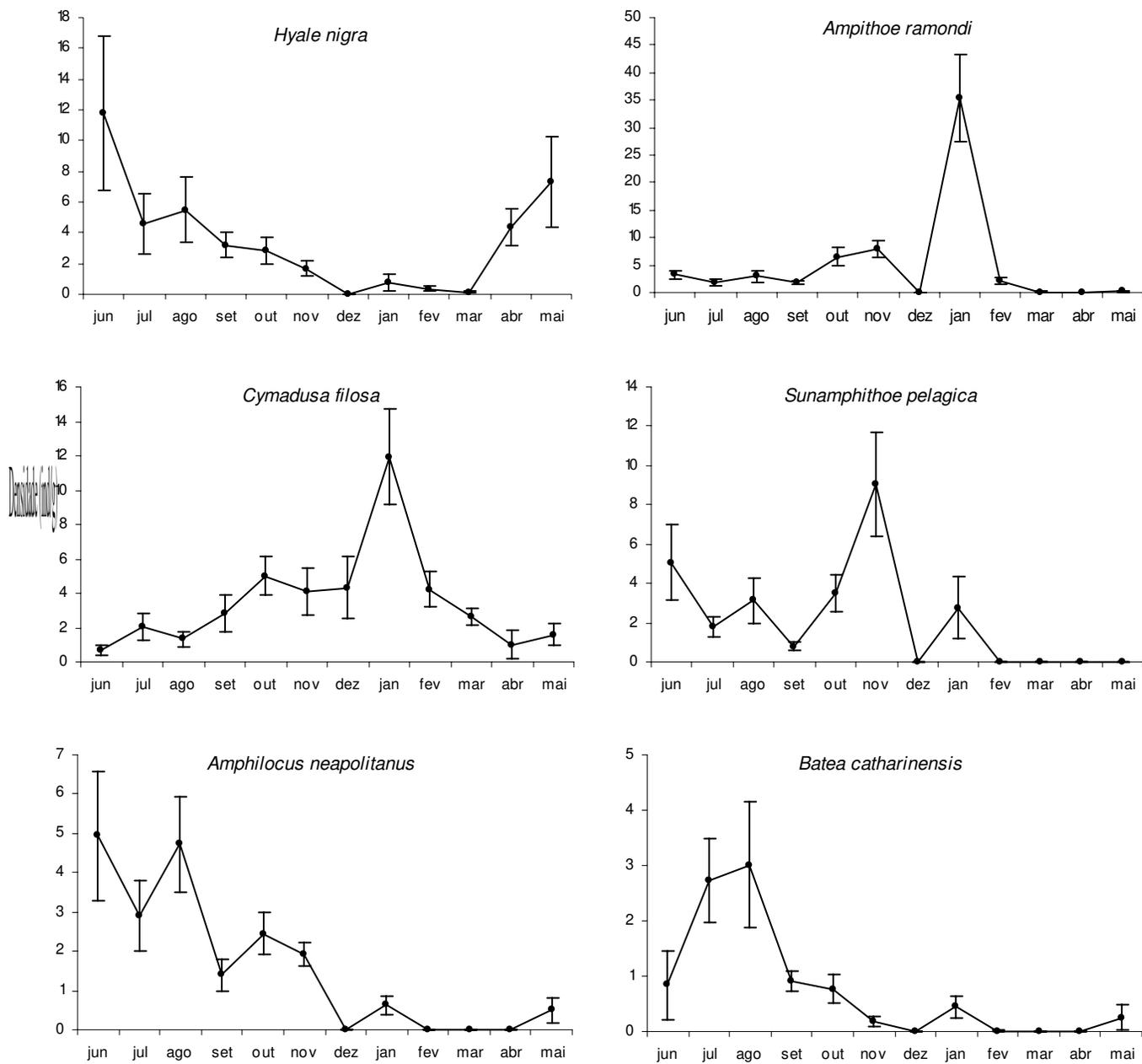


Figura 10 - Densidade média ( $\pm$  erro padrão) (número de indivíduos/grama de peso seco de *S. filipendula*) dos anfípodes nos meses de junho de 2000 a maio de 2001.

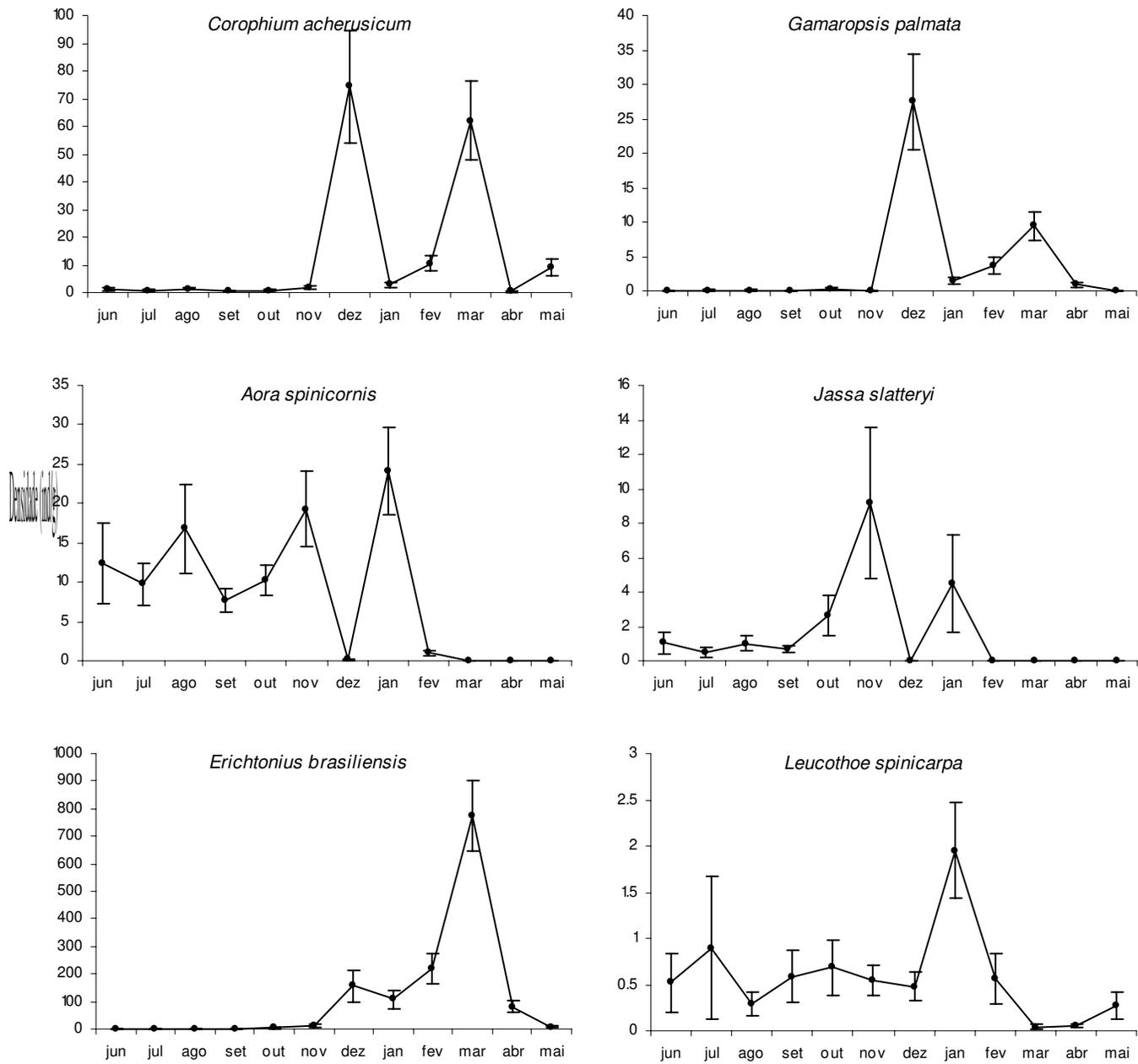


Figura 10 (Continua)

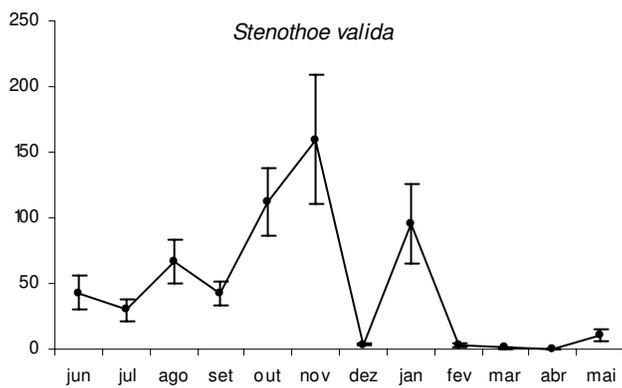
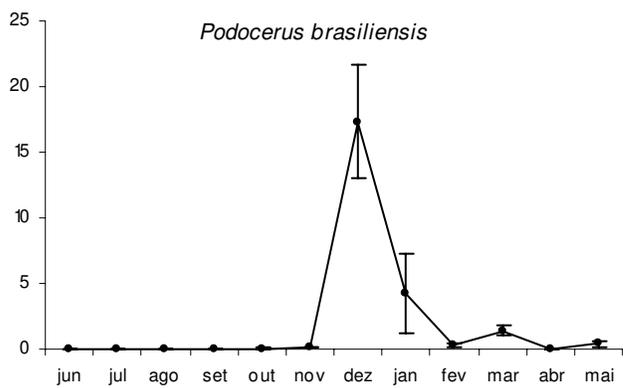
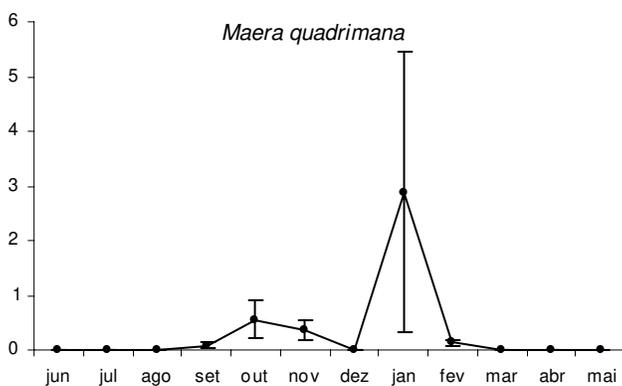
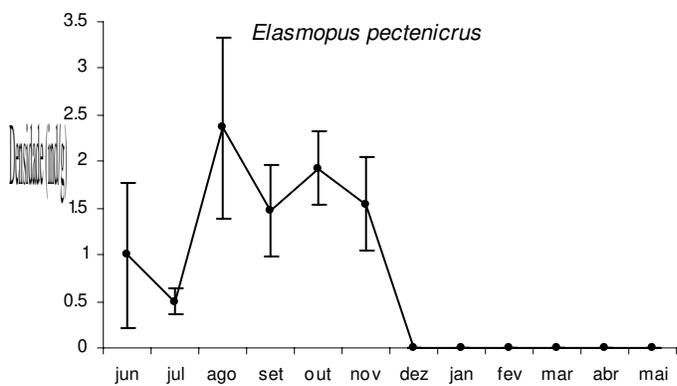
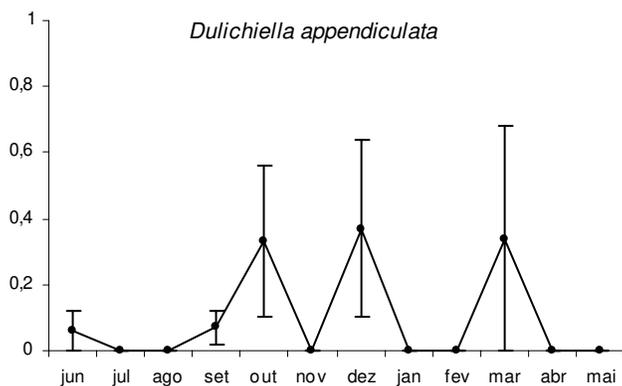
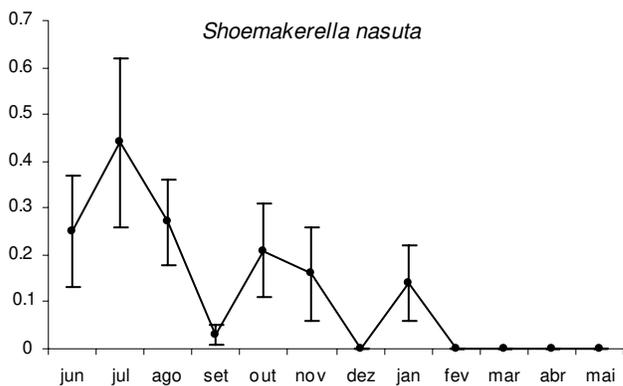


Figura 10 (Continua)

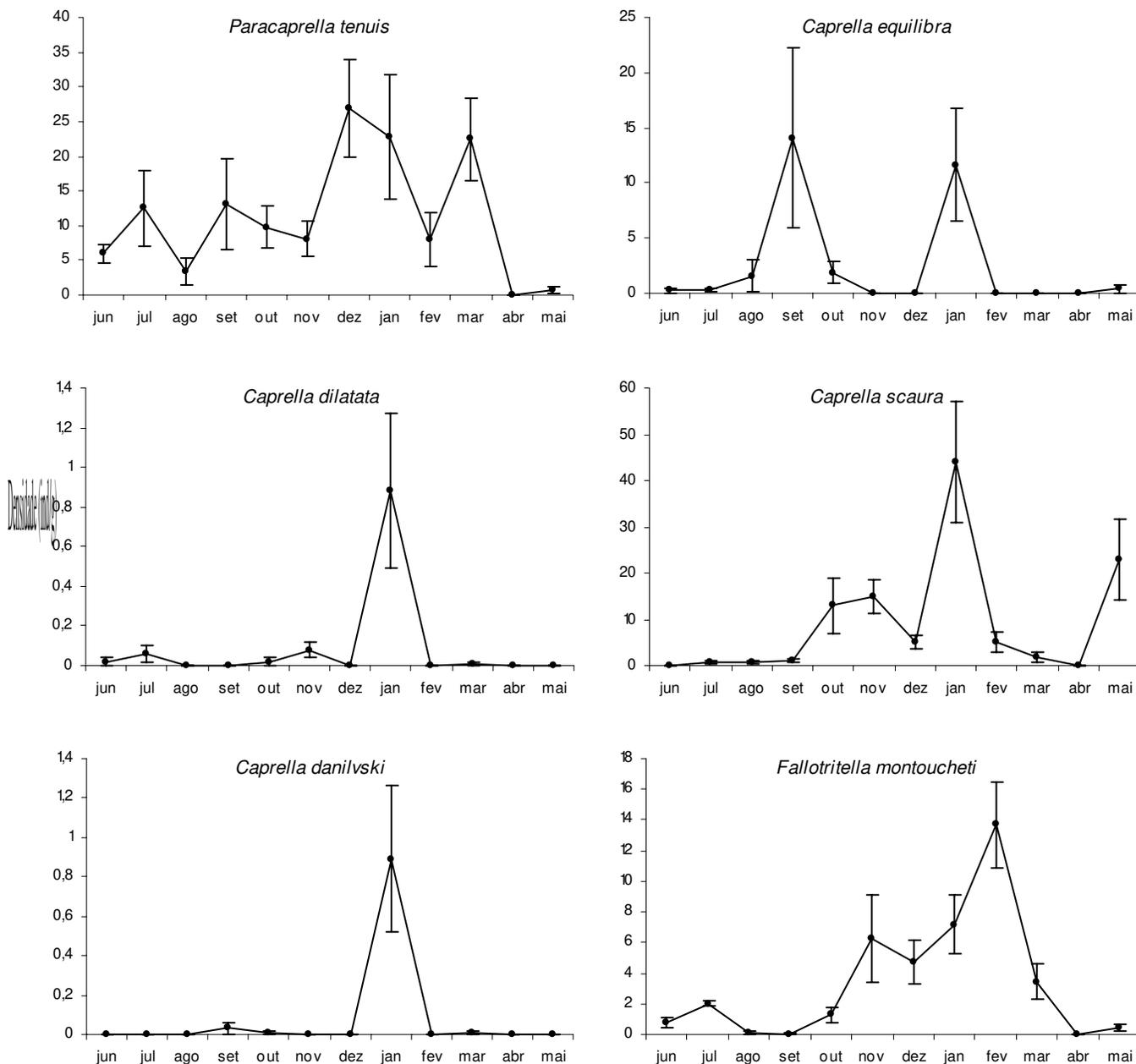


Figura 10 (continua)

Não foram verificadas correlações significativas entre a abundância total média e os parâmetros temperatura superficial da água, quantidade de sedimento e hidrodinamismo. Também houve ausência de associação entre a riqueza de espécies e os parâmetros mencionados. Os parâmetros das algas também não se correlacionaram com a abundância e a riqueza (Tabela II).

A redução na densidade de *S. filipendula* foi acompanhada por aumento de dominância e redução de diversidade. Correlação equivalente foi observada para o peso de *H. musciformis* (Tabela II).

Tabela II - Relação entre abundância total média, riqueza, dominância de Simpson (D) e diversidade de Shannon-Wiener (H') e parâmetros ambientais e das algas (valores representam coeficiente de correlação de Pearson, \*p<0,05, \*\*p<0,01).

	Tp	Sd	Hd	PS	DS	Pe	PH
Abundância	0,36	0,30	0,05	0,12	-0,29	-0,01	-0,41
Riqueza	-0,21	-0,06	-0,16	-0,30	0,55	0,35	-0,01
Dominância	0,33	0,33	0,21	0,32	-0,63*	-0,44	-0,64*
Diversidade	-0,39	-0,32	-0,21	-0,30	0,71**	0,45	0,59*

Parâmetros ambientais: Temperatura (Tp), Sedimento na água (Sd) e Hidrodinamismo (Hd);  
Parâmetros das algas: Peso seco de *Sargassum* (PS), Densidade de *Sargassum* (DS), Peso de epífitas (Pe) e Peso de *Hypnea* (PH).

Não foram observadas associações entre as densidades das espécies de anfípodes e os parâmetros quantidade de sedimento na água e hidrodinamismo. Das 6 espécies cujas densidades se correlacionaram com a temperatura, 5 apresentaram coeficientes negativos. As abundâncias de *A. ramondi*, *C. filosa*, *L. spinicarpa*, *P. brasiliensis*, *C. dilatata* e *C. danilevski* se apresentaram correlacionadas negativamente com o peso seco de *Sargassum*. *Hyale nigra*, *A. neapolitanus*, *B. catharinensis*, *A. spinicornis*, *S. nasuta* e *E. pecteniscrus* tiveram sua abundância correlacionada positivamente à densidade de *S. filipendula*. *Podocerus brasiliensis* foi a única espécie a apresentar correlação significativa com o peso seco de epífitas. Não houve correlação entre a abundância de anfípodes e o peso seco de *H. musciformis*. Não há um padrão evidente em relação ao hábito alimentar e modo de vida das espécies que apresentaram coeficientes de correlação significativos (Tabela III).

Tabela III - Hábitos alimentares predominantes, modos de vida, relação entre densidade de anfípodes e parâmetros ambientais medidos e relação entre abundância de anfípodes e parâmetros das algas (valores representam coeficiente de correlação de Pearson, \* $p < 0,05$ , \*\* $p < 0,01$ ).

Espécies	HA	MV	Tp	Sd	Hd	PS	DS	Pe	PH
<i>H. nigra</i>	H Hm	N	-0,64*	-0,09	0,50	0,44	0,71**	-0,24	0,14
<i>A. ramondi</i>	H Hm P	T	0,39	0,20	-0,18	-0,66*	0,07	0,15	-0,29
<i>C. filosa</i>	H D	T	0,59*	0,23	-0,35	-0,56*	-0,12	0,30	-0,32
<i>S. pelagica</i>	H	T	-0,23	-0,20	0,39	0,02	0,53	-0,14	-0,06
<i>A. neapolitanus</i>	P	N	-0,80*	-0,20	0,15	0,21	0,88**	-0,15	0,01
<i>B. catharinensis</i>	-	N	-0,80*	-0,44	-0,40	0,22	0,81**	-0,03	0,12
<i>C. acherusicum</i>	D F	T	0,56	0,09	-0,33	0,07	-0,36	0,20	-0,12
<i>G. palmata</i>	F	T	0,54	0,00	-0,45	-0,18	-0,36	0,49	0,18
<i>A. spinicornis</i>	D	T	-0,18	-0,08	-0,04	-0,28	0,59*	-0,02	-0,14
<i>J. slatteryi</i>	F Hm	T	0,14	-0,17	0,22	-0,32	0,12	-0,03	-0,16
<i>E. brasiliensis</i>	D F	T	0,49	0,39	-0,06	0,18	-0,32	-0,02	-0,35
<i>L. spinicarpa</i>	P	I	0,21	0,12	-0,31	-0,58*	0,22	0,40	-0,05
<i>S. nasuta</i>	D	C	-0,76**	-0,55	-0,27	0,17	0,81**	0,00	0,12
<i>D. appendiculata</i>	H	N	0,26	0,03	-0,20	0,17	-0,22	0,07	-0,25
<i>E. pecteniscus</i>	D P	N	-0,68*	-0,21	0,06	0,08	0,62*	-0,11	-0,05
<i>M. quadrimana</i>	-	N	0,45	0,22	-0,22	-0,29	-0,01	-0,01	-0,28
<i>P. brasiliensis</i>	D F	N	0,55	-0,07	-0,51	-0,62*	-0,23	0,80**	0,52
<i>S. valida</i>	P	I	-0,13	-0,22	0,13	-0,09	0,40	-0,11	-0,12
<i>P. tenuis</i>	D F P Hm	N	0,54	0,21	-0,48	-0,02	-0,04	0,36	-0,03
<i>C. equilibra</i>	D F P Hm	N	0,05	0,41	-0,14	-0,38	0,29	0,22	0,06
<i>C. dilatata</i>	-	N	0,45	0,20	-0,24	-0,60*	0,02	0,21	-0,18
<i>C. scaura</i>	D F P	N	0,51	0,04	-0,15	-0,40	-0,29	-0,06	-0,33
<i>C. danilevski</i>	Hm	N	0,46	0,27	-0,25	-0,69*	-0,12	0,23	-0,26
<i>F. montoucheti</i>	-	N	0,62*	0,38	-0,14	-0,16	-0,38	0,00	-0,41

Hábito alimentar (HA)(a partir de Caine 1977, Zimmermann *et al.* 1979, Brawley & Adey 1981, Barnard & Karaman 1991, Duffy 1990, Viejo 1999, Duffy & Hay 2000 e observações pessoais): herbívoro macroalgas (H), herbívoro microalgas (Hm), detritívoro (D), filtrador (F), predador (P)

Modos de vida (MV)(a partir de Barnard & Karaman 1991 e Tanaka 2000): tubícola (T), nidícula de vida livre (N), inquilino (I) e cavador (C);

Parâmetros ambientais: Temperatura (Tp), Sedimento na água (Sd) e Hidrodinamismo (Hd);

Parâmetros das algas: Peso seco de *Sargassum* (PS), Densidade de *Sargassum* (DS), Peso de epífitas (Pe) e Peso de *Hypnea* (PH).

## DISCUSSÃO

A variação temporal de *S. filipendula* e das algas epífitas pode estar relacionada à atuação de fatores abióticos locais, no entanto, a diferença nos padrões da alga substrato e de suas epífitas (Figuras 6 e 7) sugere que a intensidade do efeito regulador exercido por esses fatores pode ser bastante distinta.

As variações de peso seco observadas ao longo do ano resultam, ao menos parcialmente, do crescimento efetivo das algas (diferença entre biomassa nova incorporada e aquela perdida devido à senescência) que está diretamente relacionado à taxa fotossintética destes produtores. A temperatura da água pode ter grande influência na fotossíntese das macroalgas. No caso específico de *S. filipendula*, verificou-se em laboratório (Prince 1974) que temperaturas superiores a 30°C podem inibir o crescimento dessa alga. Esse fato pode explicar a correlação inversa entre o peso de *S. filipendula* e a temperatura, particularmente considerando-se a menor circulação da água em dezembro e janeiro (Figura 2). A turbidez da água pode reduzir a sobrevivência e recrutamento de macrófitas via atenuação luminosa (Moore *et al.* 1997). No entanto, não se verificou uma correlação significativa entre a quantidade de sedimento presente na coluna d'água (Figura 3) e a densidade e peso de *S. filipendula* (Figuras 5 e 6).

A variação na concentração de compostos nitrogenados e fosfatados está relacionada ao carreamento de material das áreas litorâneas, ressuspensão de sedimento pela movimentação da água e ciclagem de nutrientes devido a processos de senescência e decomposição das macrófitas (Morand & Briand 1996, Nelson & Waaland 1997). Embora existam trabalhos que relacionem a produtividade de macrófitas à disponibilidade de nutrientes (Neckles *et al.* 1993, Moore & Wetzel

2000), o efeito da concentração de nutrientes sobre o peso seco *S. filipendula* não foi evidente. Este fato já havia sido verificado por Rosemberg *et al.* (1995), cujos experimentos de cultivo em laboratório não detectaram alteração significativa da taxa fotossintética de *Sargassum cymosum* em função de enriquecimento do meio com nitrato e fosfato.

Um padrão distinto pode ser evidenciado para as epífitas. As altas temperaturas do verão provavelmente não são tão restritivas e, embora não houvesse correlação entre a concentração de nitrito, nitrato e amônio e o peso de epífitas, o pico de nitrito em novembro (Figura 4) precede o período de máximo peso de epífitas (Figura 7). Esta relação pode ser explicada ao se levar em conta que, na maioria dos ambientes marinhos, é o nitrogênio que é limitante para o crescimento das algas e não o fósforo (Morand & Briand 1996). No entanto, espécies de algas têm requerimentos distintos de nutrientes e a variação da quantidade desses compostos pode ser responsável por modificações na estrutura de comunidades de macrófitas (Moore & Wetzel 2000). Espécies com crescimento reduzido sob determinados regimes de nutrientes podem ser competitivamente suplantadas por outras algas, que acabam por dominar o ambiente (Ben Charrada 1992). Isso poderia explicar a variação significativa do peso seco de epífitas, dentre as quais *H. musciformis*. Essa espécie, presente em todos os períodos de amostragem (Figura 8), apresentou alteração significativa em seu peso seco ao longo do ano, não sendo evidenciado um padrão sazonal, confirmando os dados obtidos por Faccini & Berchez (2000). Estes autores também não evidenciaram correlação entre a temperatura da água e o peso de *H. musciformis*. A correlação significativa do peso de *H. musciformis* com a concentração de fósforo na água, indica que o crescimento

desta alga pode ser influenciado por esse parâmetro. Não foi verificada associação do peso desta alga com a concentração de amônio, nitrito ou nitrato, resultado semelhante ao obtido por Berchez & Oliveira (1989). Os autores sugerem que existe um limiar de resposta de *H. musciformis* ao nitrato, abaixo do qual não há efeito significativo no crescimento da alga.

O crescimento de epífitas pode gerar efeitos deletérios sobre as gramas marinhas e algas que lhes servem de suporte, pois modificam o micro-ambiente no entorno das macrófitas, aumentando o sombreamento e a possibilidade de fragmentação e interceptando nutrientes da coluna d'água (Orth & van Montfrans 1984, Buschmann & Gomez 1993, Williams & Ruckelshaus 1993). A correlação negativa observada entre os pesos de *S. filipendula* e de epífitas pode estar relacionada a esse fenômeno. Além disso, o efeito conjunto do aumento da carga de epífitas e de temperaturas da água elevadas no início do verão pode ter sido responsável pela grande redução na densidade de *S. filipendula* nos meses subseqüentes (Figura 5). Embora as espécies de *Sargassum* da região apresentem frondes com estruturas reprodutivas durante todo o ano (Paula & Oliveira-Filho 1980, Jacobucci 2000) a presença das epífitas pode ter aumentado a mortalidade de *S. filipendula*. Com isso, embora tenha havido um aumento do peso médio das frondes que sobreviveram, é provável que a quantidade de oocistos produzidos não tenha sido suficiente para garantir a recolonização do local pela espécie. Concomitante a essa redução de densidade de *S. filipendula*, houve aumento da cobertura de outras macrófitas epilíticas, particularmente de *Galaxaura stupocaulon* (observação pessoal).

No entanto, possíveis efeitos negativos de *H. musciformis* sobre *S. filipendula* não foram evidentes, já que não houve correlação significativa entre os pesos dessas algas. Quando a razão entre os pesos de *H. musciformis* e de *S. filipendula* se mantém abaixo de 10%, pela atuação de herbívoros não há efeitos competitivos negativos que afetem o crescimento da alga-substrato (Hay 1986). Ao se avaliar a flutuação temporal dos pesos de *S. filipendula* (Figura 6) e de *H. musciformis* (Figura 8), verifica-se que o peso médio da epífita é sempre inferior a 10% do peso de *Sargassum*. Em dezembro, quando a razão é máxima, chega a 7,8%.

A presença de epífitas nas algas-substrato aumenta a complexidade do ambiente criando locais de fixação e abrigo para a fauna, favorecendo o acúmulo de detritos e aumentando a superfície de colonização disponível para microalgas e bactérias do perifíton (Heck & Wetstone 1977, Leber 1985, Hacker & Steneck 1990, Russo 1990, James & Heck 1994). Esses recursos, além das próprias epífitas podem ser utilizados por organismos da epifauna, incluindo-se aí os anfípodes (Edgar, 1990, Jacobucci *et al.* 2002, Tanaka & Leite 2003). Como resultado espera-se que a abundância, a riqueza e a diversidade de anfípodes e de outros organismos da epifauna esteja relacionada à ocorrência de epífitas (Edgar 1983b, Hall & Bell 1988, Martin-Smith 1993). No presente estudo, não se evidenciou uma relação clara entre a abundância e a riqueza de anfípodes e a quantidade de epífitas. No entanto, houve uma tendência de aumento da diversidade e redução da dominância em meses em que a quantidade de *H. musciformis* sobre *S. filipendula* foi maior. A morfologia filiforme desta epífita, com seu talo preso firmemente às frondes de *Sargassum* tende a aumentar a superfície de fixação disponível, propiciando a estruturação de microambientes que podem favorecer espécies com requerimentos específicos.

A ausência de associação entre a abundância total de anfípodes e o peso de *Sargassum* indica que este parâmetro da alga é insuficiente para explicar a variação temporal desses crustáceos. Para algumas espécies, verificou-se uma correlação negativa, ou seja, a redução do peso médio das frondes favorece o crescimento populacional de algumas espécies (Tabela III). Uma explicação plausível para este fato pressupõe a existência de competição entre as espécies, que é sugerida como importante fator regulador em bancos das gramas marinhas na Austrália e de macroalgas do gênero *Sargassum* no Japão (Edgar 1990, Edgar & Aoki 1993). Em algas de tamanho reduzido, espécies de maiores dimensões e/ou comportamento agressivo como *A. ramondi*, *C. filosa*, *C. dilatata* e *C. danilevski* (Brawley & Adey 1981) poderiam se manter excluindo competitivamente as demais.

A associação positiva entre o índice de diversidade e a densidade de *S. filipendula* e as correlações significativas com a abundância de algumas espécies de anfípodes (Tabelas II e III) indicam que bancos de algas mais densos podem representar condições mais favoráveis para alguns organismos. O acúmulo de sedimento e matéria orgânica pode ser maior em bancos de algas mais densos, onde há restrição na circulação de água, favorecendo detritívoros como *S. nasuta*, *E. pecteniscrus* e *A. spinicornis*. Comensais de organismos sésseis associados a *Sargassum* como *A. neapolitanus* podem ser prejudicados, caso os hidrozoários dos quais se alimentam (Barnard & Karaman 1991) sejam reduzidos em função da modificação na densidade das algas. A redução de densidade de algas pode tornar os anfípodes mais vulneráveis à predação por peixes (Schneider & Mann 1991). Espécies como *H. nigra* seriam particularmente susceptíveis, pois apresentam dimensões relativamente grandes e são bastante móveis, podendo atrair a atenção

de predadores de espreita, como *Hypocampus erectus* e peixes bentívoros, que ocorrem no local (observação pessoal).

Em relação aos parâmetros ambientais, apenas a temperatura apresentou-se correlacionada significativamente com a abundância de algumas espécies. As associações com as densidades de *H. nigra*, *A. neapolitanus*, *B. catharinenis*, *S. nasuta* e *E. pecteniscrus* podem indicar efeitos negativos diretos sobre o ciclo de vida desses organismos ou indiretos, via redução de recursos utilizados por esses anfípodes.

Embora o grau de exposição às ondas possa influenciar as comunidades de organismos associados a algas (Moore 1973, Fenwick 1976, Gibbons 1988, Hull 1999), a ausência de associação entre o hidrodinamismo e a taxocenose de anfípodes estudada pode significar que este parâmetro não apresenta variação ao longo do ano que possa alterar de modo importante as condições locais. Outra possibilidade, é que a atuação desse parâmetro seja mais importante em escalas temporais menores, não detectáveis através de amostragens mensais. A ocorrência de ressacas, por exemplo, poderia atuar como fator de perturbação significativo em intervalos de tempo relativamente curtos.

A importância do sedimento em suspensão também é reconhecida por vários autores como agente estruturador importante em comunidades fitais (Moore 1973). Tanto a quantidade de matéria orgânica presente no sedimento em suspensão, quanto as dimensões das partículas depositadas são determinantes para vários componentes da epifauna, particularmente para espécies com hábito alimentar suspensívoro e detritívoro. Já foi determinado que sedimento fino em grande quantidade, pode reduzir a diversidade e a abundância de alguns grupos

taxonômicos por preencher os espaços entre os ramos das algas e interferir nas estruturas de filtração e no comportamento alimentar dos organismos (Moore 1978). Anfípodes tubícolas que utilizam sedimento na construção de seus domicílios, também teriam sua ocorrência condicionada a este recurso. Como não foram detectadas associações significativas dos anfípodes com a quantidade de sedimento na água, conclui-se que a amostragem desse parâmetro deve ter sido inadequada. A avaliação da quantidade de sedimento retido nas frondes, embora trabalhosa, poderia indicar relação com a abundância de algumas espécies (Dubiaski-Silva 1995).

Concluindo, a flutuação temporal das populações de *Sargassum filipendula*, das algas epífitas está relacionada à variação de alguns parâmetros ambientais locais. *Sargassum filipendula* e suas epífitas apresentam-se negativamente associados, embora não seja possível afirmar a existência de interações competitivas. A densidade, diversidade e riqueza de espécies de anfípodes ao longo do ano parecem estar pouco relacionadas a parâmetros ambientais locais como hidrodinamismo e quantidade de sedimento na água, a menos que as amostragens mensais realizadas tenham sido pouco eficientes para a detecção de correlações. No entanto, para algumas espécies foram registradas associações com parâmetros das algas como peso seco e densidade de *Sargassum* e peso das algas epífitas. A ausência de um padrão mais geral para essas correlações, dependente do hábito alimentar e modo de vida dos anfípodes indica que outras interações, como competição e predação, possam estar envolvidas.

## **CAPÍTULO 2. O papel de algas epífitas e diferentes espécies de *Sargassum* na distribuição e alimentação de anfípodes herbívoros**

---

### **INTRODUÇÃO**

As comunidades fitais são influenciadas por condições ambientais, cuja contribuição relativa pode variar espacial e temporalmente, sendo muitas vezes difícil determinar seus efeitos individuais devido à interação existente entre eles (Edgar 1983a, b, c). Fatores como o movimento da água (Fenwick 1976, Gibbons 1988), a profundidade (Krapp-Schickel 1993, Jacobucci *et al.* 2002), o acúmulo de detritos (Moore 1973, Lima 2002, GÜth 2004) e a poluição (Smith & Simpson 1992, 1993) podem atuar diretamente na distribuição e abundância da fauna associada a macrófitas. No entanto, como esses fatores podem modificar as características morfológicas (Paula 1988) e as taxas de crescimento e mortalidade das macrófitas (Jernakoff *et al.* 1996), os efeitos sobre os animais associados podem ocorrer de forma indireta (Dommasnes 1968).

Existe forte correlação da densidade (Heck & Wetstone 1977, Crowder & Cooper 1982, Coull & Wells 1983, Dean & Connel 1987) e tamanho dos animais (McKenzie & Moore 1981) com as características físicas da alga como biomassa, volume, forma e textura (Smith *et al.* 1996). Estas características, segundo Hicks (1986) determinam a complexidade do habitat para os organismos do fital.

O aumento da complexidade de habitat tem sido visto como intensificador da densidade e diversidade de organismos em sistemas marinhos (Heck & Orth 1980; Stoner & Lewis III 1985), pois provê maior quantidade de espaço disponível para assentamento e colonização (Jacobi & Langevin 1996), aumentando a probabilidade

de mais indivíduos e espécies estarem presentes; fornece habitats adicionais, permitindo a coexistência de mais espécies em uma dada área; aumenta a disponibilidade de refúgios, tornando as presas menos distinguíveis química e visualmente pelos predadores (Leber 1985, Holmlund *et al.* 1990, Russo 1990, Edgar & Robertson 1992, James & Heck 1994); propicia maior quantidade e diversidade de alimento, devido ao aumento na disponibilidade de presas relacionado a menores taxas de predação e interações competitivas, assim como maior retenção de matéria orgânica (Iribarne 1996); e favorece a manutenção de um microambiente mais ameno, particularmente no mediolitoral, onde a ação mecânica das ondas e a dessecação são intensas (Jacobi 1992).

Organismos sésseis como hidrozoários, esponjas e particularmente, algas epífitas, influenciam a abundância e a diversidade da fauna fital (Wieser 1952, Kangas 1978, Gunnill 1982, Edgar 1983c, Jacobucci 2000), pois aumentam a complexidade das macrófitas sobre as quais se desenvolvem (Bell *et al.* 1984, Hall & Bell 1988).

Grande parte da epifauna associada a algas é composta por gastrópodes e crustáceos peracáridos, principalmente anfípodes (Dean & Connell 1987, Taylor & Cole 1994; Jacobucci & Leite 2002). Estes anfípodes apresentam grande variedade de hábitos alimentares, podendo ser suspensívoros, detritívoros, predadores, herbívoros ou ainda, consumir diferentes itens, podendo ser caracterizados como onívoros (Duffy 1990). Anfípodes herbívoros podem consumir indistintamente algas-substrato ou algas epífitas associadas ou apresentar preferência alimentar por algumas espécies (Bell 1991, Duffy & Hay 1994, Viejo 1999, Goeckera & Sara 2003). Deste modo, a presença de determinadas espécies de algas no ambiente pode

influenciar diretamente a distribuição e a abundância de mesoherbívoros (Edgar 1992, Martin-Smith 1993, Jernakoff & Nielsen 1998).

Bancos de *Sargassum* são particularmente conspícuos na região de medio e infralitoral consolidado do sudeste do Brasil podendo ser dominantes em termos de cobertura e biomassa de algas em determinadas áreas do litoral dos Estados de São Paulo e Rio de Janeiro (Paula & Oliveira 1980, Széchy & Paula 2000). Para estes estados são referidas sete espécies de *Sargassum* que ocorrem em bancos monoespecíficos ou com uma espécie dominante (Széchy & Paula 2000). As espécies apresentam tipos morfológicos distintos em relação às dimensões do talo e grau de ramificação (Paula 1988, Széchy & Cordeiro-Marino 1991). Essa variação estrutural pode determinar diferenças na composição e abundância relativa de algas epífitas e da epifauna associada (Jacobucci 2000, Güth 2004). Dentre os organismos da macro-epifauna que podem ter sua ocorrência influenciada pela presença de epífitas nas frondes de *Sargassum*, estão várias espécies de anfípodes (Norton & Benson 1983, Martin-Smith 1993, Viejo 1999, Leite & Turra 2003), algumas das quais utilizam as algas não apenas como refúgio, mas também recurso alimentar. Este é o caso de anfípodes gamarídeos das famílias Ampithoidae e Hyalidae, para os quais há relatos de utilização de epífitas e *Sargassum* (Zimmerman *et al.* 1979, Duffy 1990, Duffy & Hay 1994). Para os bancos de *Sargassum* do litoral de São Paulo são relatadas cinco espécies de Hyalidae e três espécies de Ampithoidae (Tararam & Wakabara 1981, Wakabara *et al.* 1983, Leite *et al.* 2000, Oliveira 2004). Destas, apenas os hialídeos *Hyale media* e *Parhyale hawaiensis* tiveram aspectos de sua dieta investigada no Brasil (Tararam *et al.* 1985, Fleury *et al.* 1994, Pereira & Yoneshigue-Valentin 1999). No entanto, não se conhece o papel de algas epífitas e

diferentes espécies de *Sargassum* na distribuição e alimentação dos ampitoídeos *Ampithoe ramondi*, *Cymadusa filosa*, *Sunampithoe pelagica* e do hialídeo *Hyale nigra* (Apêndice 3).

Desse modo, procurou-se neste trabalho responder as seguintes questões: 1) Bancos de *Sargassum* de diferentes espécies apresentam variação na carga de algas epífitas de suas frondes e na densidade dos anfípodes ampitoídeos e hialídeos presentes? 2) A densidade desses anfípodes em um mesmo banco de *Sargassum* é função da carga de epífitas sobre as frondes? 3) Espécies de *Sargassum* e suas epífitas são igualmente utilizadas como recurso alimentar por esses anfípodes?

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Áreas de estudo**

As coletas foram realizadas na região de infralitoral das praias da Fortaleza (23°32' S, 45° 10' W), Lázaro (23°31' S, 45° 08' W) e Perequê-Mirim (23°31' S, 45° 02' W), localizadas no município de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo, em dezembro de 2003 (Apêndices 1 e 4). Os locais onde foram realizadas as coletas apresentam cerca de 2,5 m de profundidade. As praias da Fortaleza e do Lázaro podem ser consideradas moderadamente protegidas da ação das ondas e a praia do Perequê-Mirim é abrigada, segundo critério utilizado por Széchy & Paula (2000).

A praia do Perequê-Mirim está sujeita a movimentação constante de embarcações pela presença de uma marina no local, sendo a poluição por óleo combustível um fator constante (observação pessoal). Os dados de balneabilidade da região indicam que a praia do Perequê-Mirim apresentou pior condição que a praia do Lázaro no período de coleta (CETESB 2004). Considerado o período entre

1994 e 2003, a praia do Perequê-Mirim foi classificada como regular ou imprópria e a praia do Lázaro como satisfatória ou boa (Apêndice 5). Embora não haja coleta sistemática de amostras para avaliação de balneabilidade na Fortaleza, esta praia deve apresentar, em média, melhor qualidade de água que as demais, visto que a influência antrópica é menos intensa (observação pessoal).

O infralitoral consolidado das praias é dominado por diferentes espécies de *Sargassum*. Na praia da Fortaleza ocorre majoritariamente *Sargassum filipendula*. *Sargassum cymosum* é a espécie predominante na praia do Lázaro, enquanto no Perequê-Mirim domina *S. stenophyllum*. As algas pardas *Dictyopteris delicatula*, *Dictyota cervicornis* e a rodofícea *Hypnea musciformis* foram as epífitas mais abundantes e mais freqüentes nas frondes no período de coleta. Outras algas epífitas foram registradas, mas não foram identificadas, devido à sua ocorrência esporádica e reduzido peso.

### **Procedimentos de coleta e tratamento das amostras**

Em dezembro de 2003, foram coletadas aleatoriamente 15 frondes das espécies de *Sargassum* dominantes em cada praia. Para tanto, foi delimitado um transecto com 50 m de extensão, paralelo à linha d'água, na região de infralitoral dos costões amostrados. As frondes foram envolvidas em sacos de tecido com malha de 200µm e raspadas do substrato com auxílio de uma espátula. Estes sacos foram colocados em recipientes com água do mar e levados ao laboratório. As coletas foram realizadas utilizando-se equipamento de mergulho livre. Cada fronde foi colocada separadamente em uma bandeja com uma solução de formaldeído 4 % em água do mar e submetida a quatro lavagens sucessivas para remoção da fauna. A

água resultante desse processo foi filtrada em rede com malha de 200 $\mu$ m para retenção dos anfípodes que foram fixados em álcool a 70%. Os anfípodes ampitoídeos e hialídeos foram identificados e contados sob microscópio estereoscópico.

As epífitas aderidas às frondes de *Sargassum* foram removidas manualmente, sendo as espécies mais abundantes identificadas. Em seguida, foram colocadas em estufa a 60°C por 48 horas e pesadas. O mesmo procedimento de secagem foi utilizado para se obter o peso seco de *Sargassum* spp.

Para avaliar diferenças na peso de *Sargassum* e de suas epífitas entre locais de amostragem, foi utilizada ANOVA unifatorial. O mesmo foi feito para comparar a densidade (expressa como número de indivíduos/peso seco de *Sargassum*) dos anfípodes. Quando houve diferenças significativas, as análises de variância foram seguidas do teste de Tukey para comparações múltiplas. Os dados foram avaliados quanto à normalidade e homogeneidade de variâncias e, quando necessário, transformações do tipo  $\sqrt{x}$  e  $\log(1+x)$  foram realizadas (Zar 1999).

Análises de regressão linear entre a densidade de anfípodes e o peso seco de epífitas foram efetuadas para se avaliar a influência da carga de epífitas na ocorrência dos anfípodes. O peso seco das epífitas foi dividido pelo peso de *Sargassum* para se evitar possíveis efeitos do tamanho da fronde sobre a densidade dos anfípodes. Para verificar a existência de diferenças significativas nas relações densidade de anfípodes e peso de epífitas entre praias, as regressões foram comparadas utilizando-se Análise de Covariância (ANCOVA).

## Utilização das algas como recurso alimentar

Para investigar se os anfípodes *Ampithoe ramondi*, *Cymadusa filosa*, *Sunampithoe pelagica* e *Hyale nigra* utilizam igualmente as espécies de *Sargassum* e as algas epífitas como recurso alimentar, foram realizados experimentos de consumo dessas algas.

Em cada setor de amostragem foram coletadas 40 frondes de *Sargassum*, que foram imediatamente colocadas em um balde com água do mar. Em seguida, as frondes foram colocadas individualmente em uma bandeja para separação dos anfípodes para o experimento. Investigando os ramos das algas, foram separados os anfípodes ampitoídeos e hialídeos. Estes anfípodes foram utilizados, pois em experimentos prévios consumiram *Sargassum* e suas epífitas (observação pessoal). Sob estereomicroscópio foram identificados anfípodes pertencentes às espécies *Ampithoe ramondi*, *Cymadusa filosa*, *Sunampithoe pelagica* e *Hyale nigra*. Os anfípodes foram mantidos em aquários com água circulante. Foram selecionados 20 indivíduos adultos de cada espécie, de dimensões semelhantes (para minimizar possíveis variações de consumo devidas ao tamanho), provenientes de cada praia. Cada anfípode foi individualmente colocado em um recipiente de cerca de 250 ml com água do mar e pedaços de tamanho semelhante das algas *Sargassum* sp., *Dictyopteris delicatula*, *Dicyiota cervicornis* e *Hypnea musciformis* (Apêndice 6A). Para cada praia foi utilizada a espécie de *Sargassum* dominante. Em 20 recipientes foram colocadas as algas sem os anfípodes para avaliar variações de peso independentes do consumo das algas, durante o período de realização do experimento. Os recipientes foram mantidos à temperatura controlada de 23 °C, sob luz artificial e fotoperíodo de 16/8hs. Para padronizar a medição de peso os

fragmentos de alga foram mantidos em papel absorvente por 2 minutos, antes de efetuar as pesagens. Após 48 horas, os fragmentos de algas foram novamente colocados em papel absorvente e pesados (Apêndice 6B). O consumo estimado de cada alga pelos anfípodes foi calculado subtraindo-se a variação média de peso das algas nas réplicas com anfípodes ( $n = 20$ ) da variação média de peso nas réplicas sem anfípodes ( $n = 20$ ). O erro padrão de cada média foi obtido a partir da variância ponderada das réplicas com e sem anfípodes (Zar 1999).

Por questões logísticas, os experimentos de consumo para cada praia, foram realizados em dias diferentes.

Diferenças na redução de biomassa entre tratamentos e controle foram comparadas para cada espécie de alga utilizando-se teste t para observações independentes.

Devido a não-independência dos tratamentos, diferenças de consumo em uma mesma praia, para cada espécie de anfípode, foram testadas utilizando-se o dado de consumo de apenas uma espécie de alga em cada recipiente. Esses dados foram obtidos através de sorteio dos recipientes que seriam utilizados para cada espécie de alga. Com isso, houve uma redução efetiva do tamanho amostral ( $n = 5$ ), mas foi possível avaliar a preferência de cada espécie de anfípode utilizando-se ANOVA unifatorial e teste de Tukey para comparações múltiplas, em caso de diferença significativa (Peterson & Renaud 1989). Quando necessário, transformações de dados foram realizadas para garantir os pressupostos de utilização dos testes (Zar 1999).

## RESULTADOS

Embora as espécies de *Sargassum* amostradas em cada praia sejam diferentes (Perequê-Mirim: *Sargassum stenophyllum*; Lázaro: *Sargassum cymosum*; Fortaleza: *Sargassum filipendula*) não foi observada diferença significativa no peso seco das frondes. O peso de *H. musciformis* no Lázaro foi significativamente maior em relação às demais praias. Para *D. delicatula* e para outras epífitas, o peso seco na praia da Fortaleza foi significativamente maior. Já *D. cervicornis* não apresentou distinção de peso entre praias (Tabela I).

Tabela I. Média ( $\pm$  erro padrão) e resultados da ANOVA unifatorial e teste de Tukey para o peso seco (g) de *Sargassum* spp. e de suas epífitas nas praias (F: Fortaleza; L: Lázaro; P: Perequê-Mirim). Letras sublinhadas indicam ausência de diferença significativa.

	Lázaro	Fortaleza	Perequê		
<i>Sargassum</i> spp.	7,49 $\pm$ 0,90	8,66 $\pm$ 1,84	6,93 $\pm$ 0,79	$F_{2,42} = 2,41^{ns}$	<u>L</u> <u>F</u> <u>P</u>
<i>Hypnea musciformis</i>	2,10 $\pm$ 0,29	0,31 $\pm$ 0,14	0,64 $\pm$ 0,12	$F_{2,42} = 22,59^{***}$	L <u>F</u> <u>P</u>
<i>Dictyopteris delicatula</i>	0,02 $\pm$ 0,01	0,28 $\pm$ 0,11	0,04 $\pm$ 0,01	$F_{2,42} = 5,28^*$	F <u>L</u> <u>P</u>
<i>Dictyota cervicornis</i>	0,04 $\pm$ 0,04	0,05 $\pm$ 0,04	0,04 $\pm$ 0,02	$F_{2,42} = 0,06^{ns}$	<u>L</u> <u>F</u> <u>P</u>
Outras epífitas	0,01 $\pm$ 0,001	0,18 $\pm$ 0,07	0,03 $\pm$ 0,02	$F_{2,42} = 5,61^*$	F <u>L</u> <u>P</u>

\*  $p < 0,05$ ; \*\*\*  $p < 0,001$

Diferenças de densidade dos anfípodes *Ampithoe ramondi* ( $F_{2,42} = 14,55$ ;  $p < 0,001$ ), *Cymadusa filosa* ( $F_{2,42} = 3,61$ ;  $p < 0,05$ ), *Sunampithoe pelagica* ( $F_{2,42} = 11,91$ ;  $p < 0,001$ ) e *Hyale nigra* ( $F_{2,42} = 17,47$ ;  $p < 0,001$ ) foram observadas entre os locais de amostragem, com valores relativamente menores na praia do Perequê-Mirim (Figura 1).

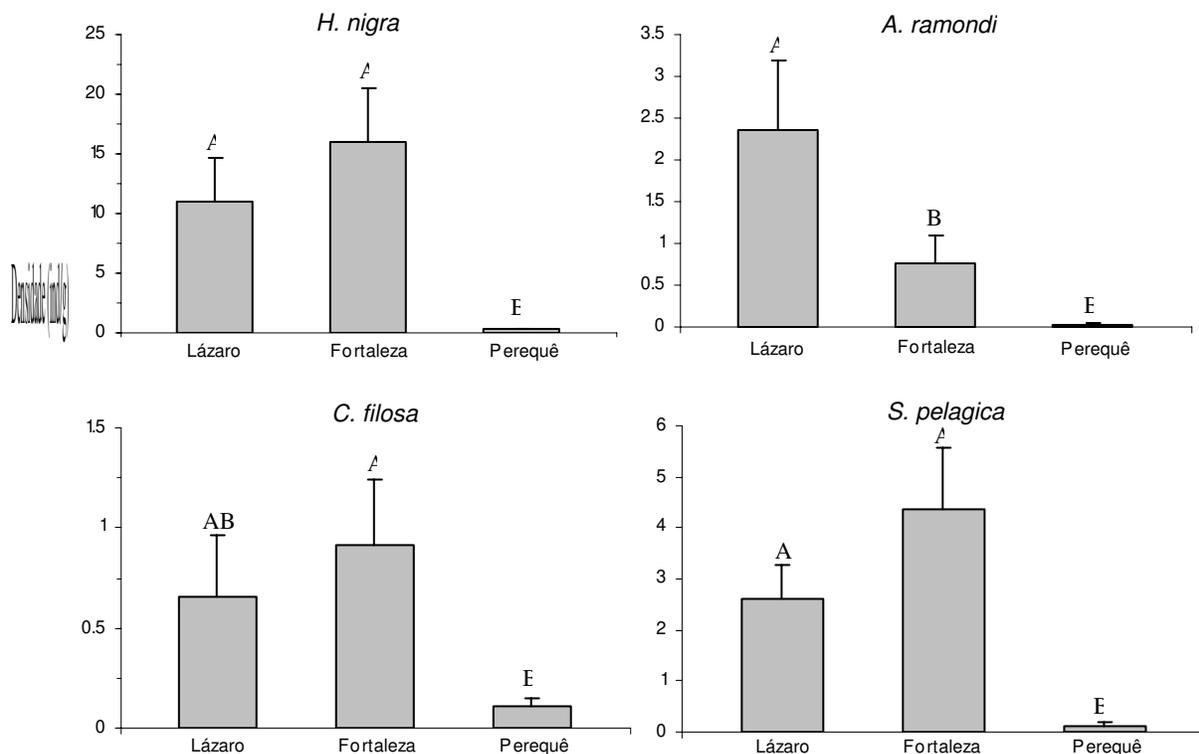


Figura 1 - Densidade média (+erro padrão) dos anfípodes herbívoros associados a *Sargassum* spp. Barras com as mesmas letras indicam ausência de diferença significativa.

As regressões lineares indicaram que a variação da densidade de *A. ramondi* e *H. nigra* se deve, em parte, ao peso das epífitas associadas a *Sargassum* na praia do Lázaro (Figura 2). A mesma dependência foi verificada para todas as espécies de anfípodes na praia da Fortaleza (Figura 3). Na praia do Perequê-Mirim, devido à ausência das espécies de anfípodes testadas em várias frondes, não foram realizadas as regressões.

## Lázaro

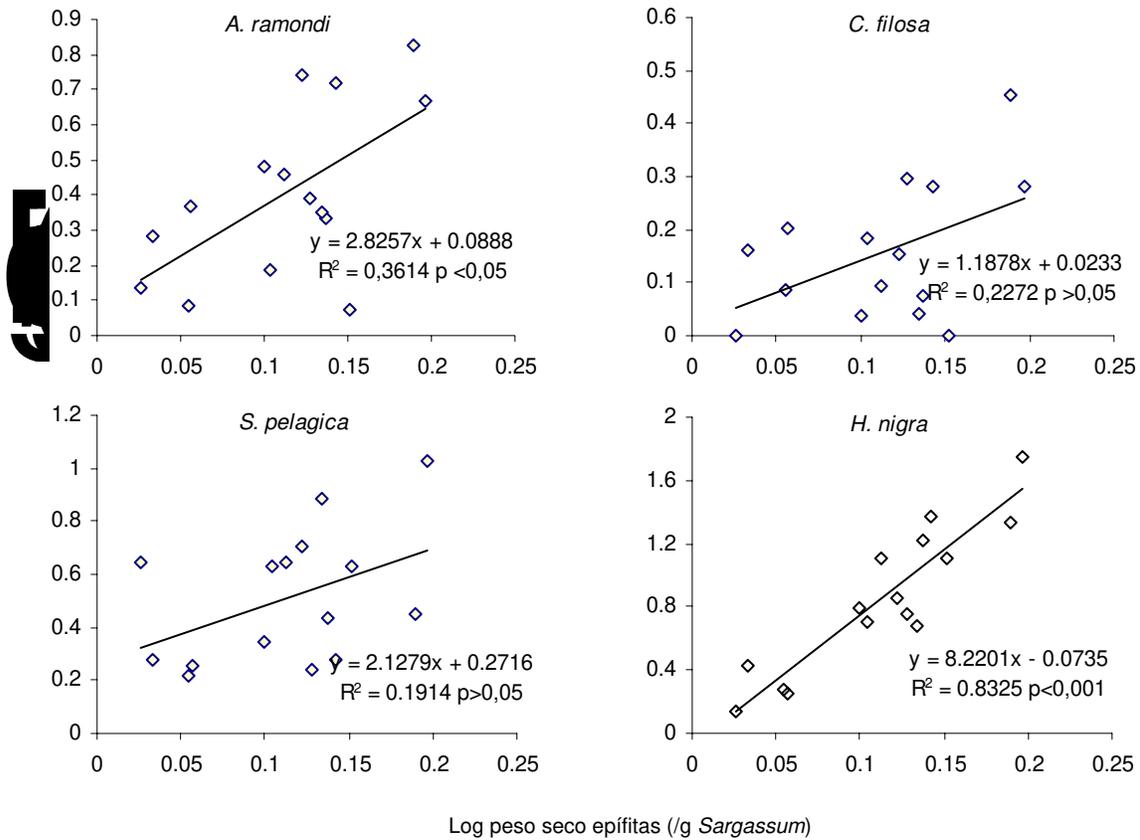


Figura 2 - Regressão linear da relação entre as densidades de anfípodas e o peso seco de epífitas sobre *Sargassum cymosum*, na praia do Lázaro (ambas as variáveis transformadas para  $\log_{10}$ ).

Comparando-se as retas de regressão das praias do Lázaro e da Fortaleza para *A. ramondi* e *H. nigra* verificou-se que a relação entre densidade de anfípodas e peso seco de epífitas depende da praia considerada (ANCOVA para *A. ramondi*: interceptos  $F = 33,69$  ; g.l. = 1;  $p < 0,001$ ; elevação  $F = 11,94$ ; g.l. = 1;  $p < 0,005$ ; ANCOVA para *H. nigra*: interceptos  $F = 12,63$ ; g.l. = 1;  $p < 0,005$ ; elevação  $F = 0,29$ ; g.l. = 1;  $p > 0,05$ ).

## Fortaleza

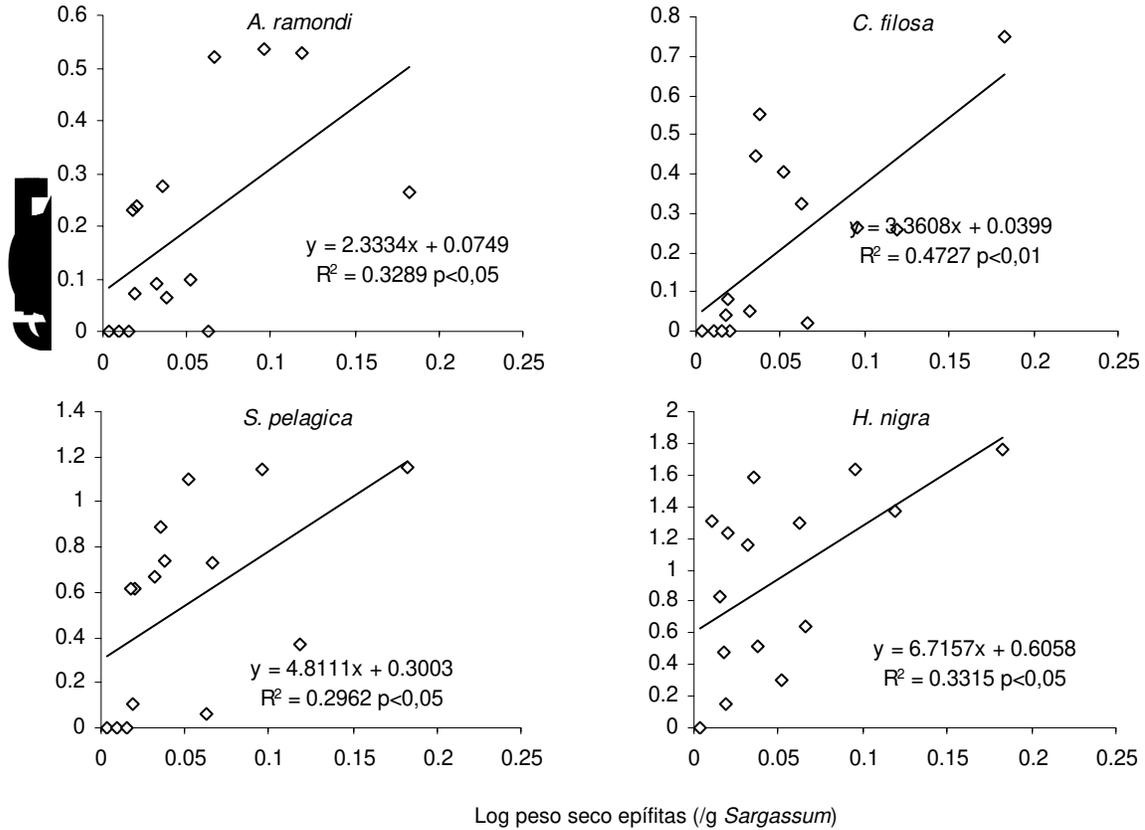


Figura 3 - Regressão linear da relação entre as densidades de anfípodas e o peso seco de epífitas sobre *Sargassum filipendula*, na praia da Fortaleza (ambas as variáveis transformadas para  $\log_{10}$ ).

As quatro espécies testadas consumiram algas, mas apresentaram padrões de consumo diferenciados (Figura 4). Verificou-se diferença significativa de peso entre tratamentos com anfípodas ampitoídeos e sem anfípodas para *Sargassum* spp. e *H. musciformis* ( $p < 0,01$  para todos os casos). Há indícios de utilização de *D. delicatula* e *D. cervicornis* pelas três espécies de ampitoídeos, pois foram observadas marcas de herbivoria nestas algas, embora sem diferenças significativas de peso em relação aos controles sem anfípodas ( $p > 0,05$ ).

Verificou-se diferença significativa de consumo entre espécies de algas na praia do Lázaro por *A. ramondi* ( $F_{3, 16} = 138,17$ ;  $p < 0,001$ ), *C. filosa* ( $F_{3, 16} = 310,35$ ;  $p < 0,001$ ) e *S. pelagica* ( $F_{3, 16} = 130,59$ ;  $p < 0,001$ ). Na praia da Fortaleza também foram encontradas diferenças significativas de consumo para *A. ramondi* ( $F_{3, 16} = 218,79$ ;  $p < 0,001$ ), *C. filosa* ( $F_{3, 16} = 184,18$ ;  $p < 0,001$ ) e *S. ramondi* ( $F_{3, 16} = 115,35$ ;  $p < 0,001$ ). O mesmo padrão foi observado na praia do Perequê-Mirim (*A. ramondi*:  $F_{3, 16} = 275,39$ ;  $p < 0,001$ , *C. filosa*:  $F_{3, 16} = 334,30$ ;  $p < 0,001$  e *S. ramondi*  $F_{3, 16} = 208,14$ ;  $p < 0,001$ ).

*Hyale nigra* consumiu em quantidades significativas *Sargassum* ( $p < 0,01$ ) e as epífitas *Hypnea musciformis*, *Dictyopteris delicatula* e *Dictyota cervicornis* ( $p < 0,01$  para todos os casos). Foram evidenciadas diferenças de consumo entre algas em todas as praias (Lázaro:  $F_{3, 16} = 167,41$ ;  $p < 0,001$ , Fortaleza:  $F_{3, 16} = 215,55$ ;  $p < 0,001$  e Perequê-Mirim:  $F_{3, 16} = 27,88$ ;  $p < 0,001$ ).

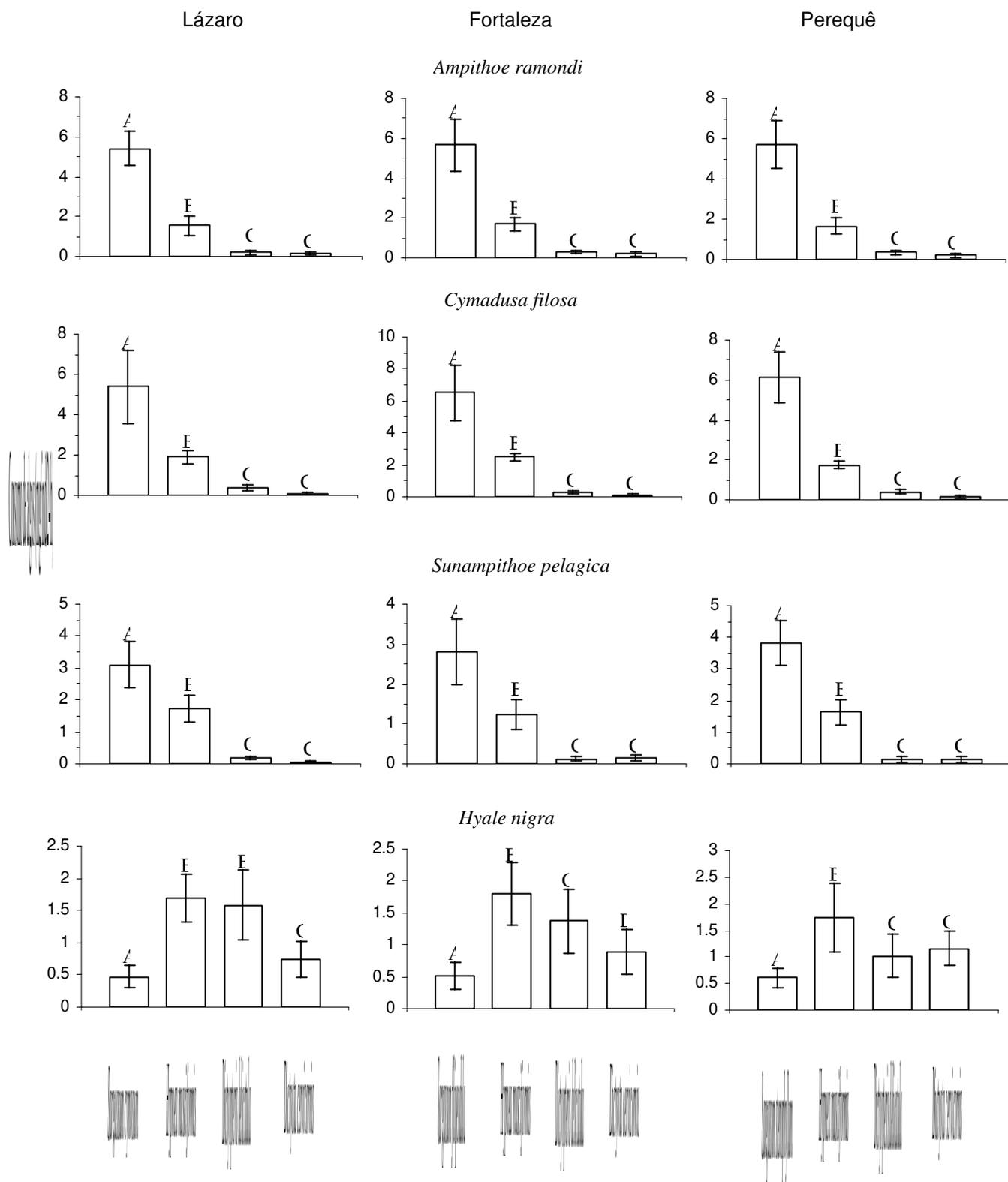


Figura 4 - Consumo de *Sargassum* spp.e suas epífitas pelos anfípodes em experimentos de escolha. Barras com letras iguais indicam ausência de diferença significativa de consumo.

## DISCUSSÃO

A distribuição e a abundância de organismos bentônicos, incluindo as macrófitas marinhas e sua epifauna associada, são dependentes de fatores ambientais que agem em diferentes escalas (Dayton 1971, Edgar 1983a, Tanaka & Leite 2003). No presente estudo, as condições locais das praias amostradas podem ter sido parcialmente responsáveis pelas diferenças observadas no peso das algas epífitas e na densidade dos anfípodes avaliados.

O fato das características hidrodinâmicas das praias serem semelhantes (Széchy & Paula 2000), provavelmente, determinou a ausência de diferença no peso médio das espécies de *Sargassum* (Tabela I). Esses resultados concordam com as observações de Paula (1988), segundo as quais, as características morfológicas das espécies de *Sargassum* do litoral de São Paulo são altamente dependentes das condições hidrodinâmicas locais. Espécies diferentes podem apresentar o mesmo tipo morfológico (porte e ramificação) se as condições de agitação forem equivalentes.

Em relação às algas epífitas, no entanto, pequenas variações hidrodinâmicas e da disponibilidade de nutrientes podem ter resultado em acúmulo de peso diferenciado nas diferentes praias (Tabela I). Um aporte diferenciado de nutrientes, proveniente da ressuspensão do sedimento adjacente aos bancos de algas ou de padrões de circulação da água pode influenciar significativamente as taxas de crescimento de algumas espécies de epífitas. Um aumento nas taxas de crescimento de *Hypnea musciformis* foi detectado em estudos experimentais com enriquecimento de nitrato (Berchez & Oliveira 1989). Não parece existir, entretanto, uma relação simples entre a quantidade de compostos nitrogenados e o crescimento de epífitas,

já que a praia do Perequê-Mirim, consideravelmente mais rica em matéria orgânica exógena (CETESB 2004) não apresentou valores maiores de peso destas algas.

A ocorrência dos anfípodes investigados em todos os locais de amostragem confirma a grande representatividade destas espécies no litoral norte de São Paulo detectada em outros estudos (Tanaka & Leite 1998, Barreto 1999, Jacobucci 2000, GÜth 2004, Oliveira 2004). Tanto os ampitoídeos quanto *H. nigra* ocorrem desde áreas com elevado hidrodinamismo até locais altamente impactados (Leite *et al.* 2000). Existe, no entanto, uma dependência da densidade dos anfípodes em relação às condições locais. As espécies ocorreram em densidades significativamente menores na praia do Perequê-Mirim (Tabela I). Densidades relativamente baixas de *A. ramondi*, *C. filosa* e *S. pelagica* nessa praia, também foram observadas por GÜth (2004) no período de inverno, o que sugere a existência de condições locais que desfavorecem esses ampitoídeos. Embora as condições hidrodinâmicas gerais das praias estudadas sejam semelhantes, o local de amostragem na praia do Lázaro é um pouco mais agitado em relação aos demais. Este fato poderia explicar a maior densidade de *A. ramondi* no Lázaro, sendo que sua preferência por áreas com maior hidrodinamismo já havia sido detectada por Sánchez-Moyano & García-Gomez (1998). A poluição decorrente da presença de barcos também pode ser um fator importante para explicar as menores densidades de anfípodes no Perequê-Mirim. Compostos provenientes da tinta anti-incrustante utilizada em embarcações, particularmente o TBT (Tributil-estanho), podem causar aumento de mortalidade e redução da natalidade em populações de anfípodes (Ohji *et al.* 2003).

Confirmando os resultados de outros estudos (Norton & Benson 1983, Hall & Bell 1988, Martin-Smith 1994), a presença de epífitas parece ser um fator

estruturador importante, particularmente em pequena escala espacial, já que nas duas praias avaliadas notou-se uma relação direta entre a densidade dos anfípodes e a carga de epífitas das frondes de *Sargassum* (Figuras 2 e 3). Considerando-se que os anfípodes estudados são herbívoros, seria de se esperar que o aumento de densidade relacionado ao epifitismo pudesse ser devido ao maior valor alimentar de frondes com elevado peso de epífitas. Indícios da validade dessa hipótese foram obtidos com os experimentos de consumo. As três espécies de Ampithoidae consumiram quantidades significativas de *H. musciformis* e deixaram marcas de herbivoria em *D. delicatula* e em *D. cervicornis*, embora a variação do peso destas últimas não tenha sido diferente daquela obtida em controles sem anfípodes (Figura 4). O consumo de *H. musciformis* já havia sido relatado para outras espécies de ampitoídeos em bancos de algas de regiões temperadas (Duffy 1990, Duffy & Hay 2000).

No entanto, os valores baixos da maior parte dos coeficientes de determinação obtidos nas análises de regressão (Figuras 2 e 3) e as diferenças entre retas de regressão de uma mesma espécie de anfípode em diferentes praias indicam que outros fatores estão envolvidos na ocorrência dos anfípodes sobre *Sargassum* spp.

Apesar de consumir as epífitas, os ampitoídeos consumiram preferencialmente as três espécies de *Sargassum*. A utilização de espécies desse gênero por ampitoídeos como alimento (Duffy 1990, Cruz-Rivera & Hay 2000) e para a construção de seus tubos (Norton & Benson 1983, Schneider & Mann 1991) também já foi relatada. Este fato sugere que a carga de epífitas, ao menos como

recurso alimentar, pode não ser um fator preponderante para explicar as variações da densidade dos ampitoídeos entre frondes em um mesmo banco de *Sargassum*.

Por outro lado, a presença de epífitas pode aumentar a complexidade do habitat, tornando-o mais atrativo por fornecer recursos alimentares indiretamente, disponibilizando locais para desenvolvimento do perifíton e favorecendo o acúmulo de sedimentos (Hicks 1980). Levando-se em conta que a dieta de algumas espécies dos gêneros *Ampithoe* e *Cymadusa* inclui microalgas (Brawley & Adey 1981, Norton & Benson 1983) e detritos (Zimmerman *et al.* 1979), seria possível compreender a dependência desses anfípodes em relação às algas epífitas.

As maiores densidades de *H. nigra* em frondes apresentando cobertura abundante de epífitas devem estar relacionadas à utilização destas algas como alimento (Figura 4). Hábitos alimentares herbívoros já foram relatados para o gênero *Hyale* (Tararam *et al.* 1985, Buschmann & Santelices 1987, Hay *et al.* 1988, Poore 1994), sendo comprovada experimentalmente a dependência da densidade de uma espécie em relação à quantidade de epífitas (Edgar & Robertson 1992). Embora a presença de epífitas seja um fator importante para explicar a distribuição de *H. nigra* na praia do Lázaro ( $r^2 > 0,8$ ), não se observou o mesmo padrão na Fortaleza (Figuras 2 e 3), o que indica dependência dessa espécie a outros fatores locais. Os resultados dos experimentos de consumo (Figura 4) e a maior representatividade dessa espécie em frondes de *Sargassum* com maior número de estruturas reprodutivas (Jacobucci 2000) indicam que características desta alga também podem influenciar a ocorrência de *H. nigra*.

A variação no peso das algas epífitas avaliadas em frondes de *Sargassum* de diferentes praias pode estar relacionada a diferenças ambientais locais, como

disponibilidade de nutrientes e incidência luminosa ou ainda à pressão de herbivoria de outros organismos não avaliados neste trabalho. A representatividade distinta dos anfípodes nos bancos de *Sargassum* não está exclusivamente relacionada ao peso de epífitas. Fatores como hidrodinamismo e poluição podem estar atuando diretamente, modificando parâmetros populacionais dos anfípodes ou indiretamente, influenciando o crescimento de algas epífitas e outros itens como detritos e perifíton que podem ser utilizados como alimento por esses peracáridos. Em uma escala mais restrita, o epifitismo passa a ser um fator importante embora, na maioria dos casos avaliados, não preponderante para explicar variações de densidade entre frondes de um mesmo banco de *Sargassum*.

Finalmente, foi possível verificar que as espécies de anfípodes ampitoídeos avaliadas apresentam um padrão semelhante de utilização das algas, consumindo prioritariamente *Sargassum* enquanto *H. nigra* dá preferência a *Hypnea*.

### **CAPÍTULO 3. O efeito da variação temporal e do tamanho de anfípodes herbívoros na estimativa de consumo de *Sargassum filipendula* (Phaeophyta, Fucales) e sua epífita dominante, *Hypnea musciformis***

---

## INTRODUÇÃO

Macrófitas marinhas de regiões costeiras abrigam uma grande diversidade de invertebrados (Masunari 1987), muitos dos quais utilizam suas hospedeiras não somente como substrato de fixação e abrigo, mas também como fonte alimentar (Brawley 1992). Estes mesoherbívoros, representados principalmente por anfípodes, isópodes e pequenos gastrópodes, são consumidores primários que têm um papel fundamental em sistemas de gramas marinhas (Orth & van Montfrans 1984), pois são os principais responsáveis pela transferência de energia para níveis tróficos superiores (Edgar & Shaw 1995, Taylor 1998). Além disso, constituem importantes elementos estruturadores nessas comunidades (Jernakoff *et al.* 1996), já que não consomem indistintamente as macrófitas presentes no ambiente (Duffy & Harvilicz 2001). A atuação dos mesoherbívoros sobre as gramas marinhas é basicamente indireta, pois geralmente estas são preteridas como item alimentar em relação às algas epífitas (Nicotri 1980). O consumo das epífitas favorece o desenvolvimento das gramas marinhas (Robertson & Mann 1982), pois as algas aumentam o sombreamento e competem por nutrientes com as plantas (van Montfrans *et al.* 1984, D'Antonio 1985).

Os efeitos dos mesoherbívoros sobre comunidades de macroalgas parecem ser mais complexos já que estes invertebrados utilizam desde microalgas epífitas (Norton & Benson 1983) até laminárias (Tegner & Dayton 1987). Quando há consumo preferencial das epífitas, os efeitos são semelhantes aos registrados em comunidades de gramas marinhas, com redução dos efeitos deletérios sobre as macroalgas-substrato (Brawley & Adey 1981, Shacklock & Doyle 1983, D'Antonio

1985). No entanto, há casos de consumo das macroalgas-substrato gerando grandes modificações tanto na biomassa, quanto na composição de espécies da comunidade de algas (Duffy & Hay, 2000).

Este quadro se deve, provavelmente, à grande diversidade taxonômica dos mesoherbívoros (Brawley 1992) e conseqüente variação de amplitude em suas dietas (Duffy 1990, Poore 1994). Gastrópodes, por exemplo, são herbívoros mais eficientes ao consumir algas epífitas quando comparados a anfípodes, mas por estes últimos serem mais seletivos e apresentarem maior mobilidade e abundância podem ter efeitos mais significativos na organização da comunidade de algas (Jernakoff & Nielsen 1997). Mesmo em grupos taxonômicos mais restritos, pode haver uma enorme diferença nos efeitos de herbivoria sobre uma mesma comunidade de algas (Duffy & Hay 2000). Esta situação parece ser particularmente aplicável aos anfípodes, onde representantes de uma mesma família (Ampithoidae) e até de um mesmo gênero (*Ampithoe*), podem apresentar preferências alimentares por diferentes espécies de alga que ocorrem em um dado ambiente (Zimmerman *et al.* 1979, Duffy & Hay 1991, 1994, Duffy & Harvilicz 2001).

No entanto, o impacto causado por anfípodes herbívoros em uma comunidade de macroalgas não depende apenas das espécies presentes. Dois fatores igualmente significativos são a abundância relativa e o potencial de consumo das espécies herbívoras. Como a quantidade de anfípodes varia consideravelmente em diferentes escalas espaciais e temporais (Edgar 1983a, b, Martin-Smith 1993, Jacobucci *et al.* 2002, Tanaka & Leite 2003), estimativas realistas de herbivoria devem levar em conta esses aspectos. Além disso, o consumo de uma mesma espécie pode variar em função do tamanho dos organismos (Tararam *et al.* 1985,

1990, Ruesink 2000), de modo que ensaios para avaliar taxas de herbivoria devem utilizar desde juvenis até indivíduos adultos e considerar a variação temporal na estrutura de tamanho das populações envolvidas.

Os bancos de algas que ocorrem no litoral dos Estados de São Paulo e Rio de Janeiro são dominados por espécies de *Sargassum* que apresentam importantes variações de biomassa em diferentes locais e épocas do ano (Paula & Oliveira 1980, Széchy & Paula 2000, Leite & Turra 2003). Nestes ambientes são encontradas várias espécies de anfípodes, inclusive gamarídeos ampitoídeos e hialídeos (Tararam & Wakabara 1981, Wakabara *et al.* 1983, Leite *et al.* 2000) cuja dieta inclui macroalgas (Barnard & Karaman 1991). É o caso de *Ampithoe ramondi*, *Cymadusa filosa*, *Sunampithoe pelagica* (Ampithoidae) e *Huale nigra* (Hyalidae) que consomem tanto *Sargassum* spp. quanto epífitas.

Com o objetivo de avaliar o papel da variação temporal e do tamanho de anfípodes herbívoros no consumo de *Sargassum filipendula* e sua alga epífita dominante, procurou-se responder as seguintes questões: 1) Como varia a estrutura de tamanho de anfípodes herbívoros das famílias Hyalidae e Ampithoidae ao longo de um ano? 2) Existe diferença de consumo de *Sargassum* e de sua epífita dominante por anfípodes herbívoros de diferentes tamanhos? 3) Qual o consumo médio estimado de *Sargassum* e de sua epífita ao longo de um ano?

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Área de estudo**

As coletas foram realizadas na região de infralitoral da praia da Fortaleza (23°32' S, 45° 10' W) localizada na enseada da Fortaleza, município de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo. Este local é formado por uma feição rochosa estreita que avança na direção sudoeste-nordeste, apresentando dois lados com diferentes graus de exposição ao batimento das ondas. O costão onde foram realizadas as coletas (Apêndice 2A) apresenta cerca de 2,5 m de profundidade, podendo ser considerado moderadamente protegido da ação das ondas, segundo critério utilizado por Széchy & Paula (2000). *Sargassum filipendula* é dominante em termos de cobertura, representando cerca de 90% do total das algas e *Hypnea musciformis* é a epífita mais abundante, ocorrendo principalmente na porção superior das frondes de *S. filipendula* (observação pessoal).

### **Procedimentos de coleta e tratamento das amostras**

Foram realizadas coletas mensais de 15 frondes de *Sargassum filipendula*, entre junho de 2000 e maio de 2001 para se avaliar a estrutura de tamanho dos anfípodes herbívoros das famílias Hyalidae e Ampithoidae e a ocorrência de algas epífitas associadas a *S. filipendula*. Para tanto, foi delimitado um setor com 50 m de extensão na região de infralitoral do costão a ser amostrado. As frondes foram envolvidas em sacos de tecido com malha de 200 $\mu$ m e raspadas do substrato com auxílio de uma espátula. Estes sacos foram colocados em recipientes com água do mar e levados ao laboratório. As coletas foram realizadas utilizando-se equipamento de mergulho livre e autônomo (SCUBA). Cada fronde foi colocada separadamente

em uma bandeja com uma solução de formaldeído 4 % em água do mar e submetida a quatro lavagens sucessivas para remoção da fauna. A água resultante desse processo foi filtrada em rede com malha de 200 $\mu$ m para retenção dos anfípodes que foram fixados em álcool a 70%. Os anfípodes foram identificados e contados sob microscópio estereoscópico. Os anfípodes das famílias Ampithoidae e Hyalidae foram passados por uma série de telas de nylon de malha decrescente (4,0 mm; 2,8 mm; 2,0 mm; 1,4 mm; 1,0mm; 0,75 mm; 0,5 mm e 0,2 mm) de modo a se obter uma separação dos indivíduos em diferentes classes de tamanho (adaptado de Edgar 1990).

As epífitas aderidas às frondes de *Sargassum* foram removidas manualmente. A espécie visualmente mais abundante e presente em todos os meses de coleta *H. musciformis* foi separada, colocada em papel absorvente por um período de 5 minutos e pesada. O mesmo procedimento de pesagem foi utilizado para se obter o peso úmido de *S. filipendula*.

### **Consumo por indivíduos de diferentes tamanhos**

Indivíduos das espécies *Cymadusa filosa*, *Ampithoe ramondi*, *Sunampithoe pelagica* e *Hyale nigra* pertencentes a classes de tamanho de 0,75, 1,0, 1,4, 2,0, 2,8 e 4,0 mm, foram identificados e colocados individualmente em recipientes para ensaios de consumo com *Sargassum filipendula* e a epífita *Hypnea musciformis*. Para cada espécie de anfípode foram utilizadas 20 réplicas com animais de cada classe de tamanho e 10 réplicas sem anfípodes para avaliar variações de peso independentes do consumo das algas, durante o período de realização do experimento. Os recipientes foram mantidos no laboratório à temperatura controlada

de 23 °C, sob luz artificial e fotoperíodo de 16/8hs. Para padronizar a medição de peso, os fragmentos de alga foram mantidos em papel absorvente por 2 minutos, antes de efetuar as pesagens. Após 48 horas, os fragmentos de algas foram novamente colocados em papel absorvente e pesados. O consumo estimado de cada alga pelos anfípodes foi calculado subtraindo-se a variação média de peso das algas nas réplicas com anfípodes ( $n = 20$ ) da variação média de peso nas réplicas sem anfípodes ( $n = 10$ ). O erro padrão de cada média foi obtido a partir da variância ponderada das réplicas com e sem anfípodes (Zar 1999).

Indivíduos das classes de tamanho de 0,2 e 0,5 mm não foram utilizados devido à dificuldade de manipulação e identificação.

### **Estimativa de herbivoria dos anfípodes**

As estimativas diárias de herbivoria por fronde em cada mês foram obtidas, utilizando-se a expressão:

$$C_{\text{mês}} = \frac{\sum (C_{\text{classe}} \times A_{\text{classe}})}{F_{\text{mensal}}} \quad \text{onde:}$$

$C_{\text{mês}}$ : estimativa de consumo diário da espécie (g/fronde) no mês;

$\sum (C_{\text{classe}} \times A_{\text{classe}})$ : somatório das estimativas de consumo (g) de cada classe de comprimento ( $C_{\text{classe}}$ ) multiplicadas pela abundância de indivíduos da classe de comprimento coletados no mês ( $A_{\text{classe}}$ );

$F_{\text{mensal}}$ : número de frondes coletadas por mês (= 15 frondes)

## RESULTADOS

As espécies de anfípodes avaliadas apresentam variação temporal de abundância. Além disso, em todos os períodos onde houve registro das espécies, foi detectada a presença de indivíduos de pequenas dimensões, indicando recrutamento. Considerando todo o período de coleta, *Hyale nigra* foi a segunda espécie mais abundante (n = 1289), ocorrendo praticamente durante o ano todo, mas principalmente no inverno. O grande número de indivíduos jovens permite inferir a existência de um pico reprodutivo neste período. *Ampithoe ramondi* foi a espécie mais abundante (n = 1676) e apresentou uma tendência de aumento de abundância no final da primavera com valores máximos no mês de janeiro, embora no mês de dezembro tenham ocorrido pouquíssimos indivíduos. *Cymadusa filosa* foi mais abundante no final da primavera e durante o verão sendo a espécie dominante em dezembro. A espécie *Sunampithoe pelagica* apresentou maior número de indivíduos na primavera, com juvenis principalmente em novembro e esteve ausente das amostras a partir de fevereiro (Figura 1).

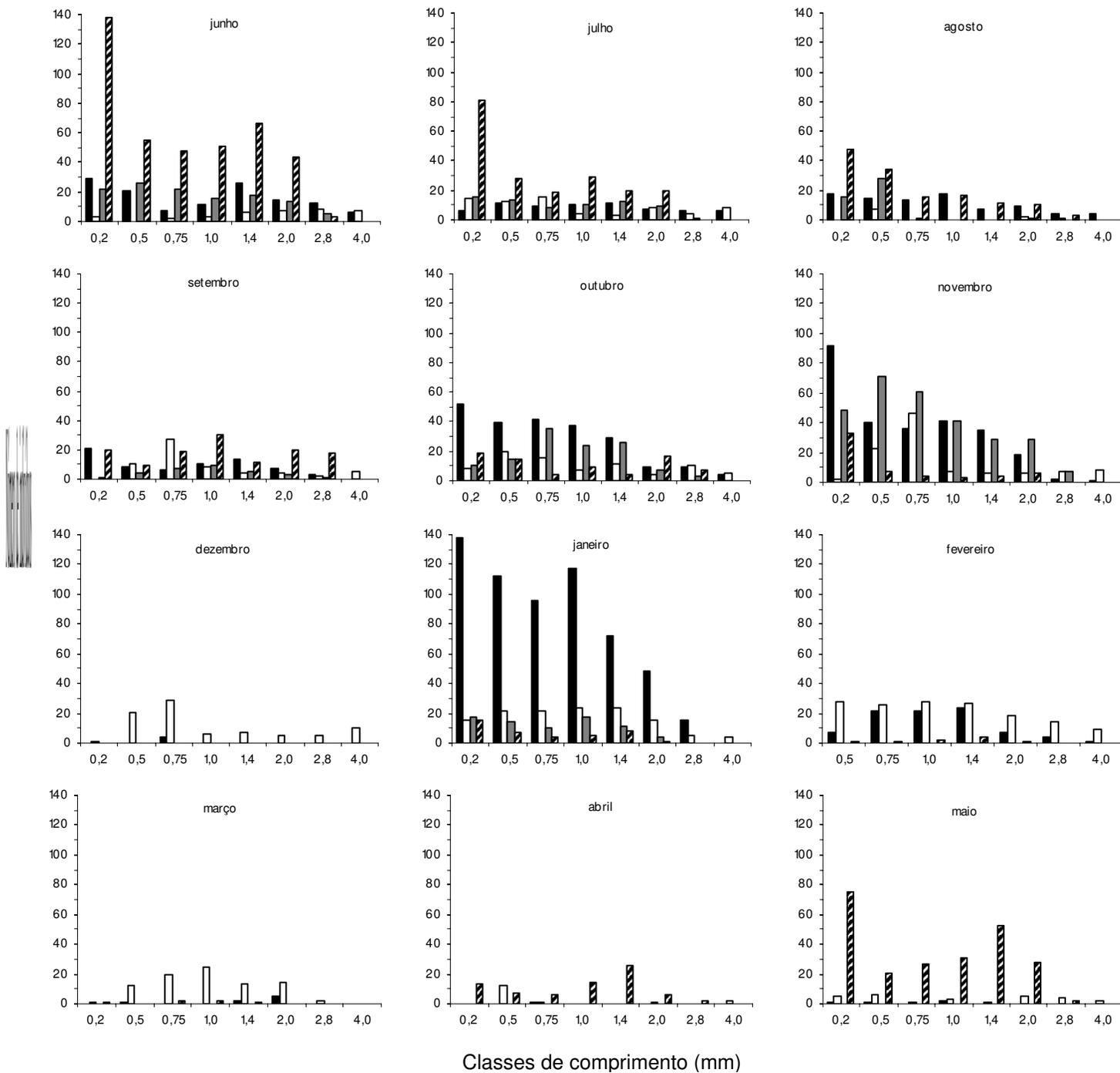


Figura 1 - Distribuição de classes de tamanho (mm) de *Ampithoe ramondi* ■, *Cymadusa filosa* □, *Sunampithoe pelagica* ■ e *Hyale nigra* ▨ entre junho de 2000 e maio de 2001.

O consumo das algas apresenta uma tendência de aumento em função do tamanho dos anfípodes. Embora não tenha sido testada explicitamente a preferência de cada espécie pelas algas, *H. nigra* aparenta consumir prioritariamente *H. musciformis* enquanto os ampitoídeos utilizam proporcionalmente mais *S. filipendula* (Figura 2).

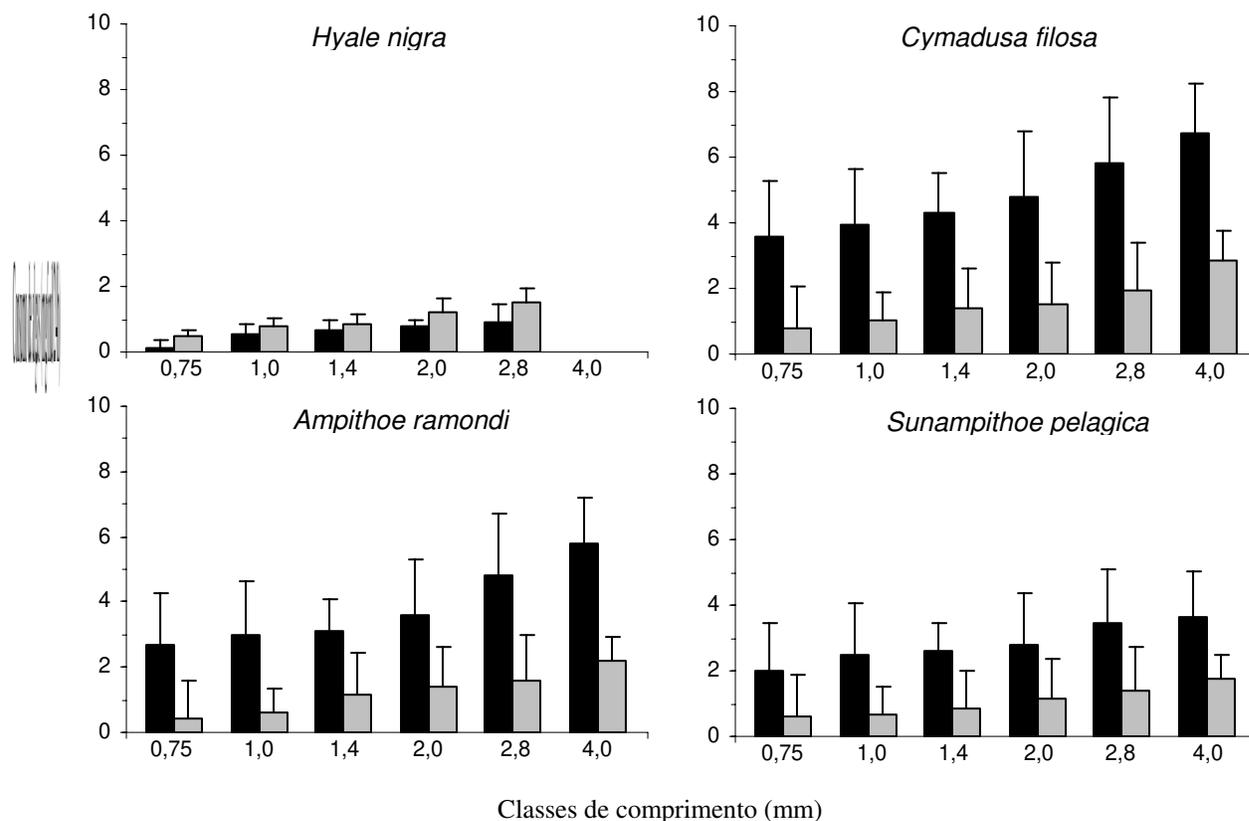


Figura 2 - Consumo (média + erro padrão) de *S. filipendula* ■ e *H. musciformis* □ pelos anfípodes em experimentos de escolha.

Utilizando a expressão para consumo diário mensal ( $C_{mês}$ ), foram obtidas estimativas de herbivoria de *S. filipendula* e *H. musciformis*, por fronde, para cada espécie de anfípode. A somatória dos consumos das espécies também foi calculada para cada mês (Figura 3).

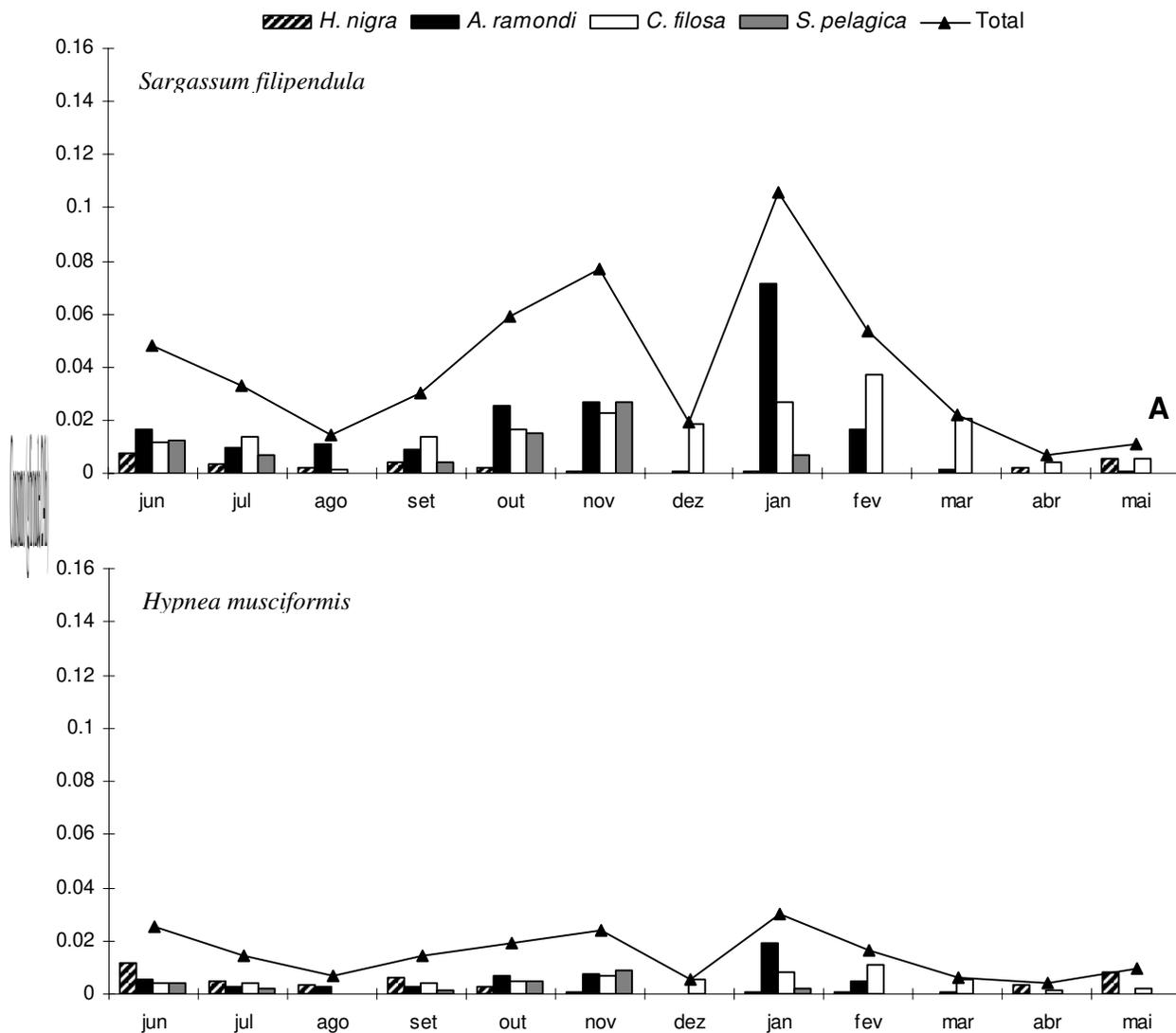


Figura 3 - Estimativas diárias de herbivoria por fronde a cada mês de *Sargassum filipendula* e *Hypnea musciformis* para cada espécie de anfípode e considerando-se o somatório dos consumos de *Hyale nigra*, *Ampithoe ramondi*, *Cymadusa filosa* e *Sunampithoe pelagica*.

As contribuições de cada espécie para a remoção das algas foram diferentes. *Ampithoe ramondi* apresentou consumo médio diário bastante variável ao longo dos meses, sendo responsável em janeiro por mais da metade do consumo de *S. filipendula* (Figura 3). Embora esta espécie apresente valores médios de consumo

por classe de comprimento de *H. musciformis* semelhantes a *H. nigra* (Figura 2) sua grande abundância em janeiro (Figura 1) contribuiu para que fosse a espécie com maior remoção da epífita neste mês (Figura 3). *Cymadusa filosa*, por sua vez, teve uma contribuição relativamente uniforme ao longo do ano e no mês de dezembro foi praticamente a única espécie removendo ambas as algas (Figura 3). O consumo de *Sunampithoe pelagica* esteve concentrado especialmente nos seis primeiros meses de amostragem, pois a espécie esteve ausente a partir de fevereiro. A elevada abundância de *Hyale nigra* entre junho e setembro e novamente em abril e maio, (Figura 1) fez dessa espécie o principal consumidor de *H. musciformis* nesses períodos (Figura 3).

## DISCUSSÃO

O efeito de mesoherbívoros na estrutura de comunidades de macrófitas parece ser tão importante quanto fatores físico-químicos (Jernakoff & Nielsen 1997, Duffy & Hay 2000), pois muitos destes organismos além de se alimentarem seletivamente podem variar sua taxa de consumo em função da disponibilidade de alimento (Schaffelke *et al.* 1995, Cruz-Rivera & Hay 2001). Este parece ser o caso dos anfípodes avaliados, que consomem tanto *Sargassum filipendula* quanto a epífita *Hypnea musciformis*.

Os resultados obtidos indicam que os impactos de herbivoria causados por esses anfípodes variam em função do nível taxonômico avaliado, tendo sido observadas diferenças qualitativas e quantitativas de consumo entre os representantes das famílias Hyalidae e Ampithoidae.

Embora não tenham sido realizadas comparações estatísticas, observou-se que os ampitoídeos consumiram quantidades proporcionalmente maiores de *Sargassum filipendula* em relação a *H. musciformis* (Figura 2). A utilização como habitat preferencial e o consumo de macroalgas pardas já foram registrados para várias espécies de ampitoídeos (Hay *et al.* 1990, Duffy & Hay, 1991, Cruz-Rivera & Hay 2001). Este fato pode estar relacionado à presença nestas algas de compostos polifenólicos que conferem proteção contra predação, principalmente de peixes onívoros, para os quais essas algas são deterrentes (Hay 1986, Hay *et al.* 1987, 1990). Além disso, o que se tem verificado é que a preferência alimentar destes anfípodes pode variar entre gêneros (Zimmerman *et al.* 1979) e até entre espécies do mesmo gênero (Duffy & Hay 1994). Para as espécies *Ampithoe ramondi*, *Cymadusa filosa*, *Sunampithoe pelagica* parece haver uma diferença quantitativa em relação ao consumo das algas (Figura 2).

Espécies da família Hyalidae também incluem algas em sua dieta (Buschmann & Santelices 1987, Hay *et al.* 1987, Pereira & Yoneshigue-Valentin 1999, Ruesink 2000), embora itens de origem animal e detritos também possam ser utilizados (Tararam *et al.* 1985). Preferências por espécies distintas de algas foram relatadas para espécies do gênero *Hyale* (Buschmann 1990).

O consumo de espécies dos gêneros *Sargassum* e *Hypnea* por ampitoídeos e hialídeos não é um fato novo, já tendo sido determinado através de estudos de conteúdo de trato digestório, experimentos de preferência alimentar em laboratório e em mesocosmos (Norton & Benson 1983, Hay *et al.* 1988, Duffy 1990, Tararam *et al.* 1985, 1990, Duffy & Hay 1991, Viejo 1999, Duffy & Hay 2000). No entanto, estudos

que tenham quantificado o impacto relativo de anfípodes herbívoros de diferentes tamanhos são raros e temporalmente limitados (Brawley & Fei 1987, Ruesink 2000).

Apesar das limitações de experimentos em laboratório com oferta limitada de itens para escolha (Brawley 1992), pode-se considerar que os resultados obtidos no presente trabalho são robustos. Fatores como temperatura da água e fotoperíodo foram ajustados o mais próximo possível das condições naturais e os organismos foram mantidos em aquários com frondes de *Sargassum* removidas do campo, evitando-se manipulação excessiva antes dos experimentos. Além disso, esta abordagem tem sido amplamente utilizada e tem obtido resultados bastante consistentes (Norton & Benson 1983, Hay *et al.* 1988, Duffy 1990, Tararam *et al.* 1985, 1990, Duffy & Hay 1991, Poore 1994, Pavia *et al.* 1999, Viejo 1999, Duffy & Hay 2000). Já a identificação de itens alimentares do trato digestório de mesoherbívoros provenientes de populações naturais é, geralmente, dificultada pela pequena proporção de material intacto encontrado (Poore 1994, Viejo 1999).

As taxas de consumo dos anfípodes avaliados são semelhantes àsquelas determinadas para outras espécies de Ampithoidae e Hyalidae (Duffy 1990, Duffy & Hay 1994, 2000, Ruesink 2000) e aparentemente não diferem quando os organismos têm maior amplitude de algas disponíveis, como foi observado nos experimentos realizados com outras espécies de epífitas (Capítulo 2). No entanto, essa última afirmação não pode ser generalizada, pois deve-se considerar o modo de vida das espécies envolvidas e a disponibilidade de alimento na natureza.

Espécies tubícolas, como *A. ramondi*, *C. filosa* e *S. pelagica*, podem apresentar mobilidade reduzida (Brawley & Adey 1983, Duffy & Hay 1994) em relação a espécies de vida livre como *H. nigra* (observação pessoal). Isso pode

significar que, devido à grande variação na composição e abundância relativa de epífitas entre frondes de *S. filipendula* e também à ocorrência de outras espécies de algas-substrato na área de estudo (observação pessoal), o consumo de *H. nigra* poderia estar sendo superestimado ao se limitar o acesso a apenas duas espécies de alga nos experimentos. Mesmo para os ampitóideos poderia ocorrer alimentação compensatória, ou seja, na ausência de outros itens alimentares com qualidade nutricional superior, o consumo dos itens disponíveis seria incrementado como forma de suprir necessidades metabólicas (Cruz-Rivera & Hay 2000, 2001).

Ficou evidente que o consumo é função não apenas da abundância total de organismos, mas também da frequência relativa das classes de comprimento dos anfípodes, uma vez que há aumento do consumo em função do tamanho corporal (Figura 2). Esta relação já foi registrada para macroherbívoros como ouriços (Klumpp *et al.* 1993). Isso significa que fatores que alterem a abundância dos anfípodes, indiretamente afetam o impacto destes sobre as algas. Dentre estes, podem-se citar como mais significativos a predação, particularmente por peixes (Kikuchi 1974, Nelson 1979a, Martin-Smith 1993), a competição (Edgar & Aoki 1993, Brawley & Adey 1981) e o recrutamento (Edgar 1983b, d, 1990).

O conhecimento do consumo de anfípodes e outros mesoherbívoros pode ser de grande importância para se avaliar os efeitos sobre a produtividade na exploração e no cultivo de algas de interesse comercial como é o caso de *Sargassum* spp., utilizada para extração de alginato, produção de medicamentos e rações para animais (Széchy & Paula 2000) e de *Hypnea* spp., fonte de carragenana, substância utilizada industrialmente como estabilizante, espessante ou emulsificante (Reis *et al.* 2003).

No presente estudo, ficou evidenciada a importância de se avaliar em nível específico os impactos sobre comunidades de algas causados por mesoherbívoros, pois seus efeitos variam qualitativa e quantitativamente. Isso significa que, reunir diferentes espécies em grandes grupos taxonômicos ou mesmo em grupos funcionais, não é recomendado e pode obscurecer o real papel dos anfípodes na organização de comunidades de algas.

## **CAPÍTULO 4. Influência de anfípodes das famílias Ampithoidae e Hyalidae sobre o crescimento de *Sargassum filipendula* (Phaeophyta, Fucales) e da epífita *Hypnea musciformis* (Rodophyta, Gigartinales)**

---

### **INTRODUÇÃO**

O crescimento e conseqüentemente a produção primária das macrófitas marinhas é resultado direto de suas taxas fotossintéticas, que por sua vez, dependem de fatores físicos como incidência luminosa, disponibilidade de nutrientes e temperatura (Orth & van Montfrans 1984, Moore & Wetzel 2000 Neckles *et al.* 1994). No entanto, interações biológicas como a competição entre macrófitas e algas epífitas e a predação por macro e mesoherbívoros têm sido cada vez mais considerados importantes fatores de regulação populacional (Williams & Ruckelhaus 1993, Jernakoff *et al.* 1996, Duffy & Hay 2000).

O crescimento das algas epífitas pode causar efeitos negativos sobre as macrófitas que lhes servem de substrato (Orth 1992). Provavelmente, um dos efeitos mais importantes seja a redução das taxas fotossintéticas das macrófitas-substrato pelo sombreamento gerado pelas epífitas (Cambridge *et al.* 1986, Borum 1987). As epífitas também podem favorecer a perda de porções ou mesmo o arrasto de toda a macrófita-substrato sob condições hidrodinâmicas mais intensas (Borowitzka & Lethbridge 1989), impedir o desenvolvimento de tecido reprodutivo limitando, desse modo, o potencial de colonização (D'Antonio 1985), além de dificultar a incorporação de nutrientes pelas macrófitas (Sand-Jensen 1977).

A atuação de macroherbívoros, principalmente ouriços e peixes, pode ser fundamental na determinação da estrutura de comunidades de macrófitas (Hay 1985, Horn 1989, Morrison 1988, Larkum & West 1990, Mazzella *et al.* 1992, Klumpp *et al.* 1993). O papel de mesoherbívoros como gastrópodes, isópodes e anfípodes também tem sido apontado como fundamental, pois muitos desses organismos ao consumir de modo diferenciado as macrófitas, acabam por favorecer o desenvolvimento de algumas espécies em detrimento de outras (Jernakoff & Nielsen 1997).

Anfípodes herbívoros podem reduzir a cobertura de macro e microepífitas sobre gramíneas e macroalgas (Howard 1982, Robertson & Mann, 1982, D'Antonio, 1985, Duffy 1990), estimulando, em alguns casos, o crescimento da macrófita pela redução da competição imposta pelas epífitas (Caine 1980; Brawley & Adey 1981, Howard 1982, D'Antonio 1985, Brawley & Fei 1987). No entanto, anfípodes também se alimentam de macrófitas, especialmente algas (Shacklock & Croft 1981, Duffy & Hay 1991, 2000) incluindo feofícias do gênero *Sargassum* (Norton & Benson 1983, Duffy 1990).

No sudeste do Brasil, bancos de *Sargassum* são particularmente conspícuos na região de medio e infralitoral consolidado, podendo ser dominantes em termos de biomassa de algas em determinadas áreas do litoral dos Estados de São Paulo e Rio de Janeiro (Paula & Oliveira 1980, Paula & Eston 1987, Eston & Bussab 1990, Széchy & Paula 2000). Associadas às sete espécies de *Sargassum* que ocorrem nestes estados (Széchy & Paula 2000) foram identificados 81 táxons infragenéricos de macroalgas epífitas, com dominância de representantes da Divisão Rhodophyta (Széchy & Paula 1997). Dentre as algas vermelhas, *Hypnea musciformis* é uma das epífitas mais freqüentemente associadas a *Sargassum* spp. (Berchez *et al.* 1993),

ocorrendo principalmente na porção superior das frondes destas algas pardas (Széchy & Paula 1997).

Tanto *Sargassum* quanto *Hypnea* estão sujeitas à ação de macroherbívoros. Berchez *et al.* (1989) registraram consumo dessas algas por peixes e gastrópodes do gênero *Aplysia* com taxas de herbivoria bastante elevadas de *H. musciformis* mantida em cultivos experimentais no litoral norte de São Paulo. O menor consumo de *Sargassum* por macroherbívoros geralmente está relacionado à redução de palatabilidade da alga pela presença de compostos polifenólicos. A concentração destas substâncias pode variar taxonomicamente, em função de características constitutivas, ou mesmo espacial e temporalmente, devido à processos indutivos gerados por pressões de herbivoria diferenciadas (Cronin & Hay 1996, Pereira & Yoneshigue-Valentin 1999, Sotka *et al.* 2002).

Apesar da grande representatividade de anfípodes associados a espécies de *Sargassum* no Brasil (Wakabara *et al.* 1983, Barreto 1998, Jacobucci 2000, GÜth 2004), as interações desses crustáceos com a macrófita e suas epífitas ainda são pouco conhecidas. Dentre as famílias de anfípodes gamarídeos registradas, destacam-se Ampithoidae e Hyalidae, cujos representantes já foram registrados em mais de 10 bancos de algas já investigados no litoral norte do estado de São Paulo (Barreto 1998, GÜth & Leite 1998, Tanaka 2000, Leite *et al.* 2002, GÜth 2004). Embora haja no país estudos que investigaram a dieta de hialídeos em laboratório (Tararam *et al.* 1985, 1990, Fleury *et al.* 1994, Pereira & Yoneshigue-Valentin 1999), montagens experimentais em campo, buscando quantificar o efeito de anfípodes sobre o crescimento de algas ainda não foram realizadas até o momento.

No presente estudo, pretendeu-se quantificar o efeito de anfípodes herbívoros das famílias Ampithoidae e Hyalidae sobre o crescimento de *Sargassum filipendula* e de sua epífita dominante *Hypnea musciformis*.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Área de coleta**

As coletas foram realizadas em janeiro de 2003, na região de infralitoral da praia da Fortaleza (23°32' S, 45° 10' W) localizada na enseada da Fortaleza, município de Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo. O costão onde foram realizadas as coletas apresenta cerca de 2,5 m de profundidade, podendo ser considerado moderadamente protegido da ação das ondas, segundo critério utilizado por Széchy & Paula (2000). *Sargassum filipendula* é a alga dominante embora *Galaxaura stupocaulon* (Rhodophyta), *Padina gymnospora* (Phaeophyta) e *Caulerpa racemosa* (Clorophyta) ocorram expressivamente (observação pessoal). As algas pardas *Dictyopteris delicatula*, *Dictyota cervicornis* são epífitas comuns sobre *S. filipendula* (Széchy & Paula, 1997), mas a rodofícea *Hypnea musciformis* foi a espécie dominante associada a *S. filipendula* no período de realização do experimento.

### **Montagem experimental**

Visando estimar o efeito dos anfípodes herbívoros sobre o crescimento de *Sargassum filipendula* e sua epífita *Hypnea musciformis*, foi realizado um experimento com câmaras de exclusão na Praia do Segredo. Esta praia localiza-se no canal de São Sebastião em frente ao Centro de Biologia Marinha da Universidade

de São Paulo (CEBIMAR) e suas características hidrodinâmicas são semelhantes às do local de coleta na praia da Fortaleza.

Câmaras de exclusão foram confeccionadas com recipientes de plástico transparente com capacidade de 5 litros (Apêndice 7). Na porção superior de cada recipiente foi utilizada uma tela com malha de 200  $\mu\text{m}$ , para garantir o fluxo de água no interior da câmara e impedir a entrada e saída dos organismos testados.

As câmaras de exclusão foram amarradas a linhas de pesca e uma das extremidades destas foi presa a uma corda que delimitava a entrada da pequena enseada da Praia do Segredo (Figura 1). Na extremidade oposta de cada linha foi fixado um lastro de chumbo de 250 g para garantir que as unidades experimentais se mantivessem à meia água.

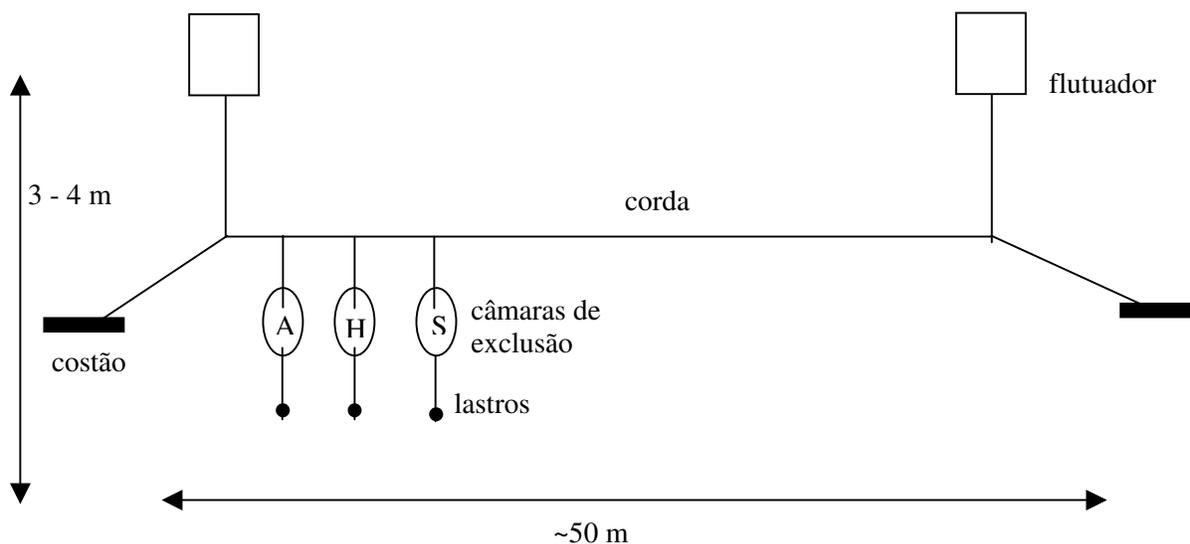


Figura 1 - Esquema de fixação do conjunto experimental na praia do Segredo (CEBIMAR - USP). Tratamentos com Ampitoídeos (A), Hialídeos (H) e Controle (C).

Foram aplicados três tratamentos às câmaras de exclusão. Um tratamento consistiu na adição de fragmentos de frondes de *S. filipendula* com *H. musciformis* e anfípodas da família Ampithoidae. Ao outro tratamento foram adicionadas as algas e

anfípodes da família Hyalidae. O terceiro tratamento foi um controle somente com *S.filipendula* e *H. musciformis*. A densidade de anfípodes utilizada nos tratamentos (6 indivíduos/fronde de *Sargassum*) corresponde a um valor próximo à densidade média de indivíduos ao longo do ano, avaliada a partir de coletas mensais realizadas durante um ano (Capítulo 1). A quantidade de réplicas (n = 11) foi definida para garantir o maior número de câmaras de exclusão possível, levando-se em conta o espaço disponível para instalação (Figura 1) e a viabilidade de manutenção durante o experimento. Em tentativas preliminares de montagem com maior número de unidades experimentais menos espaçadas, as linhas de câmaras adjacentes de enroscaram devido à movimentação do conjunto.

Dois dias antes do início do experimento, 40 frondes de *Sargassum filipendula* foram coletadas aleatoriamente em um banco de algas na praia da Fortaleza. As frondes foram envolvidas em sacos de tecido com malha de 200 µm e raspadas do substrato com auxílio de uma espátula. Estes sacos foram colocados em recipientes com água do mar e levados ao CEBIMAR. As coletas foram realizadas utilizando-se equipamento de mergulho livre.

No laboratório as frondes e sua fauna associada foram mantidas em aquários com água aerada. Cada fronde foi investigada quanto à presença de anfípodes ampitoídeos e hialídeos. Os indivíduos encontrados foram manipulados o mais cuidadosamente possível para evitar danos e mantidos em aquários aerados com fragmentos de *Sargassum* previamente defaunados.

As frondes de *Sargassum* para o experimento foram defaunadas através de três imersões em água doce por três minutos. Segundo Holmlund *et al.* (1990) esta

técnica remove entre 93 e 97 % dos anfípodes em *Sargassum*, sem efeitos deletérios para a alga. Pedacos dessas frondes com tamanhos semelhantes (20 a 25 cm de comprimento) foram selecionados e suas epífitas cuidadosamente removidas com pinça. Apenas três fragmentos (inóculos) de *H. musciformis* com cerca de 0,5 cm de comprimento foram deixados em cada pedaço de *Sargassum*. O peso inicial desses fragmentos foi estimado utilizando-se dez fragmentos de *H. musciformis* de tamanho equivalente, removidos de outras frondes de *Sargassum*. O peso úmido dos pedaços de *S. filipendula* foi determinado após remoção do excesso de água através de secagem em papel toalha por um período padronizado de 60 s. Estes pedaços de frondes foram colocados nas câmaras de exclusão. Em seguida, os anfípodes foram adicionados às câmaras e estas foram levadas ao campo e dispostas conforme descrito. Para minimizar a influência do tamanho dos organismos no consumo das algas, foram selecionados visualmente anfípodes de dimensões semelhantes.

As câmaras foram limpas diariamente, para remoção de perífiton e sedimento que aderiria à superfície externa do recipiente e da tela, de modo a garantir a circulação de água e máxima penetração luminosa. Após 15 dias, as unidades experimentais foram removidas e as amostras processadas conforme metodologia já descrita anteriormente. Todos os anfípodes vivos foram contados. Os pedaços de *Sargassum* passaram por nova remoção de epífitas, sendo pesados após remoção do excesso de água. As epífitas também tiveram seu peso determinado. Os tratamentos foram avaliados quanto a diferenças no peso de *Sargassum* e *Hypnea*.

Para avaliar diferenças de peso de *S. filipendula* e *H. musciformis* entre os tratamentos do experimento em campo, foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis.

Comparações *a posteriori* utilizando o método de Dunn foram realizadas quando as diferenças foram significativas (Zar 1999).

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

Ao término do experimento notou-se que somente os Ampithoidae reduziram significativamente o acúmulo de *Hypnea musciformis* (Kruskal-Wallis:  $H = 10,24$ ,  $p = 0,006$ ) (Figura 2).

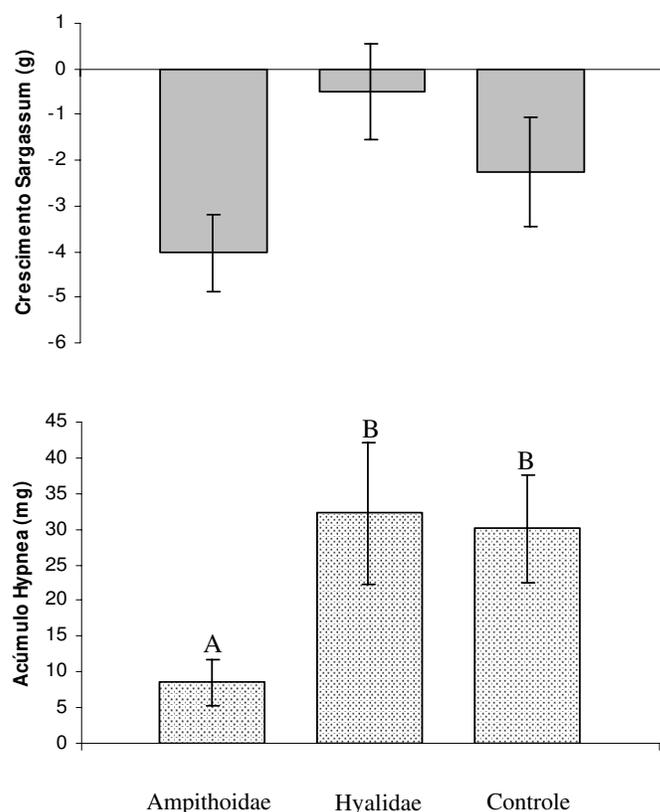


Figura 2 - Variação de biomassa de *Sargassum filipendula* (g) e acúmulo de *Hypnea musciformis* (g) após 15 dias em câmaras de exclusão com ampitoídeos, hialídeos e sem anfípodes. As barras representam o erro padrão. Barras com as mesmas letras indicam ausência de diferenças significativas entre tratamentos.

*Hypnea musciformis* pode estar sendo utilizada pelos ampitoídeos para a construção de tubos ou como recurso alimentar. Esta utilização já foi relatada para outras espécies de epífitas (Brawley & Adey 1981, Norton & Benson 1983, Duffy 1990, Duffy & Harvilicz 2001). O acúmulo médio de *H. musciformis* no controle foi cerca de 3,5 vezes maior que no tratamento com ampitoídeos, o que indica que esses anfípodes podem limitar efetivamente o crescimento populacional da epífita. Em estudo realizado na Carolina do Norte, Hay (1986) concluiu que a remoção de *H. musciformis* por peixes, ouriços e anfípodes manteria a epífita com peso insuficiente para causar efeitos negativos sobre *Sargassum*. As elevadas taxas de predação registradas por Berchez *et al.* (1989) e a o peso médio de *H. musciformis* sobre *S. filipendula* observada ao longo do ano na praia da Fortaleza (Capítulo 1), indicam que o mesmo poderia ocorrer no litoral de São Paulo. A ausência de efeito aparente dos hialídeos sobre *H. musciformis* se contrapõe aos resultados obtidos nos experimentos de consumo em laboratório (Capítulos 2 e 3). É possível que o número de indivíduos utilizado nos experimentos, que corresponde a um valor médio na natureza, possa ter sido pequeno para que fossem detectados efeitos estatisticamente significantes.

O consumo de *Sargassum*, registrado em ensaios em laboratório (Capítulos 2 e 3) e inferido a partir de sinais de herbivoria nas frondes e em filódios encontrados no fundo das câmaras de exclusão ao término do experimento, também não foi detectado, resultando em ausência de diferença significativa de peso de *S. filipendula* entre tratamentos ( $H = 4,48$ ,  $p = 0,11$ ) (Figura 2). Este resultado e a ausência de remoção de *H. musciformis* pelos hialídeos podem estar relacionados a artefatos do experimento de exclusão. Apesar de experimentos em campo

representarem de forma mais realística as condições encontradas no ambiente natural, existem restrições em relação à interpretação dos resultados (Brawley 1992).

As câmaras de exclusão, embora constituídas de plástico transparente e limpas diariamente, apresentaram acúmulo de perifíton e sedimento em seu interior. Nessas condições, disponibilizou-se recurso alimentar extra aos anfípodes. Registros de utilização de detritos e microalgas já foram realizados para ampitoídeos e hialídeos (Zimmerman *et al.* 1979, Tararam *et al.* 1985, Brawley & Fei 1987, Barnard & Karaman 1991). As novas opções de alimento podem ter reduzido o consumo das macroalgas. Além disso, prováveis reduções de incidência luminosa sobre a alga, devido ao acúmulo de perifíton nas paredes internas das câmaras, e de nutrientes devido à restrição de circulação da água podem ter favorecido a senescência e a perda de filódios pelas frondes de *S. filipendula*. Embora este processo possa ocorrer naturalmente, em função de condições ambientais específicas como temperatura da água, por exemplo, se a redução de peso da alga tiver sido relativamente intensa e uniforme nos tratamentos, a perda por herbivoria poderia ficar mascarada.

Mesmo considerando-se as restrições do experimento, foi possível concluir que tanto hialídeos quanto ampitoídeos se utilizam das algas para alimentação, podendo influenciar seu crescimento. No entanto, como as densidades de anfípodes utilizadas no experimento representam um valor médio para o período estudado, pode-se supor que diferenças temporais de densidade populacional de anfípodes amenizem ou intensifiquem a pressão de herbivoria sobre *S. filipendula* e *H. musciformis* (Capítulo 3). Além disso, a grande variação de densidade desses anfípodes em pequena escala espacial (entre frondes ou entre áreas de um mesmo banco de *Sargassum*), evidenciada por Tanaka & Leite (2003), pode modificar

localmente a densidade e o peso de macrófitas-substrato e epífitas, resultando em um mosaico de algas.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

---

Os resultados obtidos sugerem que fatores ambientais locais podem ter um papel importante na dinâmica de populações de *Sargassum filipendula* e das epífitas associadas a esta alga parda. As temperaturas elevadas durante o verão podem limitar o crescimento de *S. filipendula*. Este fato, agregado ao aumento da concentração de compostos nitrogenados na coluna d'água resultando em aumento de peso das epífitas nesse período, pode restringir ainda mais o crescimento de *S. filipendula*, pelos efeitos deletérios potenciais (arrasto, sombreamento, competição por nutrientes) das epífitas sobre a alga que lhes serve de substrato.

A inexistência de um padrão único de variação sazonal na densidade dos anfípodes, já observada em outros estudos, está provavelmente relacionada às características de história natural de cada espécie. Os anfípodes são capazes de utilizar recursos disponíveis por curtos intervalos de tempo e isso, muitas vezes, reflete-se em grandes alterações de abundância. Este parece ser o caso de várias das espécies investigadas, que têm aumentos importantes de densidade no final da primavera e início de verão. Neste período, o incremento de peso das epífitas representaria mais alimento para anfípodes que utilizam detritos acumulados nas algas e também para os herbívoros. De fato, o experimento com câmaras de exclusão evidenciou a utilização efetiva da epífita mais abundante sobre *S. filipendula* na área de estudo (*Hypnea musciformis*) pelos ampitoídeos.

Embora a utilização de *Sargassum* não tenha sido confirmada no experimento em campo, provavelmente devido à interferência de artefatos como sombreamento e

acúmulo de perifíton, ficou comprovada a importância dessa macrófita, assim como das epífitas para as quatro espécies herbívoras *Hyalé nigra*, *Ampithoe ramondi*, *Cymadusa filosa* e *Sunampithoe pelagica*. A distribuição dessas espécies em pequena escala (frondes de um mesmo banco de *Sargassum*) pode ser influenciada pela presença de epífitas, embora, diferenças de densidade dos anfípodes em escalas espaciais maiores (entre praias) também possam estar relacionadas a outros fatores, como hidrodinamismo e poluição.

As epífitas mais abundantes *Hypnea musciformis*, *Dictyopteris delicatula* e *Dictyota cervicornis* são recursos alimentares importantes para os anfípodes herbívoros avaliados. Por outro lado, ficou claro, através de experimentos de consumo em laboratório, que existem diferenças na utilização dessas algas pelas espécies de anfípodes. Os ampitoídeos parecem utilizar principalmente *S. filipendula*, enquanto as epífitas têm maior importância relativa na dieta de *H. nigra*.

O tamanho corporal dos anfípodes tem influência no consumo e como o impacto sobre as algas depende da contribuição relativa de cada classe de tamanho, estimativas locais de herbivoria devem levar em conta a variação temporal na estrutura de tamanho das espécies de anfípodes herbívoros presentes.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Addressi, L. 1994. Human disturbance and long-term changes on a rocky intertidal community. **Ecological Applications** **4**: 786-797.
- Balducci, C., Sfriso, A. & B. Pavoni, 2001. **Macrofauna impact on *Ulva rigida* C. Ag. production and relationship with environmental variables in the lagoon of Venice. *Marine Environmental Research*, 52(1): 27-49.**
- Barnard, J. L. & G. S. Karaman, 1991. The families and genera of marine Gammaridean Amphipoda (except marine Gammaroids). **Records of the Australian Museum, suppl. 13.**
- Barreto, C.C., 1999. Heterogeneidade espacial do habitat e diversidade específica: implicações ecológicas e métodos de mensuração. **Oecologia Brasiliensis**, **84**: 158-163.
- Bell, S. S., 1991. Amphipods as insect equivalents? An alternative view. **Ecology**, **72(1)**: 350-354.
- Bell, S. S., Walters, K. & J. C. Kern, 1984. Meiofauna from seagrass habitats: A review and prospectus for future studies. **Estuaries**, **7**: 331-338.
- Ben Charrada, R., 1992. Le lac de Tunis après les aménagements. Paramètres physico-chimiques de l'eau et relation avec la croissance des macroalgues. **Marine Life**, **1**: 29-44.
- Berchez, F. A. S. & E. C. de Oliveira, 1989. Maricultural assays with the carrageenophyte *Hypnea musciformis* in São Paulo, Brazil *In*: **Workshop - Cultivation of seaweed in Latin America**, E. C. de Oliveira & N. Kautsky, editors

- Berchez, F. A. S., Pereira, R. T. L. & N. F. Kamiya, 1993. Culture of *Hypnea musciformis* (Rhodophyta – Gigartinales) on artificial substrates attached to linear ropes. **Hydrobiologia**, **260/261**: 415-420.
- Borowitzka, M. A. & R. C. Lethbridge, 1989. Seagrass epiphytes. *In*: **Biology of seagrasses: a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region**, A. W. D. Larkum *et al.* (eds). The Netherlands: Elsevier, 458-499.
- Borum, J., 1987. Dynamics of epiphyton on eelgrass (*Zostera marina* L.) leaves: relative roles of algal growth, herbivory and substratum turnover. **Limnology and Oceanography**, **32**: 986-992.
- Brawley, S. H., 1992. Mesoherbivores. *In*: **Plant-animal interactions in the marine benthos**, D. M. John *et al.* (eds) Systematics Association Special Volume 46. Oxford: Clarendon Press, 235-263.
- Brawley, S. H. & W. H. Adey, 1981. The effects of micrograzers on algal community structure in a coral reef microcosm. **Marine Biology**, **61**: 167-178.
- Brawley, S. & X. G. Fei., 1987. Studies of mesoherbivory in aquaria and in an unbarricaded mariculture farm on the Chinese coast. **Journal of Phycology**, **23**: 614-623.
- Buschmann, A. H., 1990. Intertidal macroalgae as refuge and food for Amphipoda in Central Chile. **Aquatic Botany**, **36**: 237-245.
- Buschmann, A. H. & b. Santelices, 1987. Micrograzers and spore release in *Iridaealaminarioides* Bory (Rhodophyta: Gigartinales). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **108**: 171-179.

- Buschmann, A. H. & P. Gomez, 1993. Interaction mechanisms between *Gracilaria chilensis* (Rhodophyta, Gigartinales) and epiphytes. **Hydrobiologia**, **261**: 345-351.
- Caine, E. A., 1977. Feeding mechanisms and possible resource partitioning of the Caprellidae (Crustacea: Amphipoda) from Puget Sound, USA. **Marine Biology**, **42**: 331-33.
- Caine, E. A. 1980. Ecology of two littoral species of caprellid amphipods (Crustacea) from Washington, USA. **Marine Biology**, **56**: 327-335.
- Cambridge, M. L., Chiffings, A. W., Brittan, C., Moore, L. & A. J. McComb, 1986. The loss of seagrass in Cockburn Sound, Western Australia. 2. Possible causes of seagrass decline. **Aquatic Botany**, **6**: 307-328.
- Carpenter, R. C., 1986. Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. **Ecological Monographs**, **56**: 345-363.
- CETESB 2004. Evolução da qualificação anual das praias do município de Ubatuba. Companhia de Tecnologia e Saneamento Ambiental do estado de São Paulo. Disponível em: <<http://www.cetesb.sp.gov.br/agua/municipios/04/ubatuba3.asp>>. Acesso em 20/10/2004.
- Clarke, K. R., 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. **Australian Journal of Ecology**, **18**: 117-143.
- Clarke, P. J. & T. J. Ward, 1994. The response of southern hemisphere saltmarsh plants and gastropods to experimental contamination by petroleum hydrocarbon. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **175**: 43-57.
- Coull, B. C. & J. B. Wells, 1983. Refuges from fish predation: experiments with phytal meiofauna from the New Zealand rocky intertidal. **Ecology**, **64**: 1599-1609.

- Cronin, G. & M. E. Hay, 1996. Susceptibility to herbivores depends on recent history of both plant and animal. **Ecology**, **77(5)**: 1531-1543.
- Crowder, L. B. & W. E. Cooper, 1982. Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. **Ecology**, **63**: 1802-1813.
- Cruz-Rivera, E. & M. E. Hay, 2000. The effects of diet mixing on consumer fitness: macroalgae, epiphytes, and animal matter as food for marine amphipods. **Oecologia**, **123**: 252-264.
- Cruz-Rivera, E. & M. E. Hay, 2001. Macroalgal traits and the feeding and fitness of an herbivorous amphipod: the roles of selectivity, mixing, and compensation. **Marine Ecology Progress Series**, **218**: 249-266.
- Curvelo, R. 1998. **A meiofauna vágil associada a *Sargassum cymosum* C. Agardh, na praia do Lázaro, Ubatuba, SP**. Dissertação de Mestrado. Instituto Oceanográfico, São Paulo, SP.
- D'Antonio, C., 1985. Epiphytes on the rocky intertidal alga, *Rhodomela larix* (Turner) C. Agardh: negative effects on the host and food for herbivores? **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **86**: 197-218.
- Dawes, C. J., 1987. Physiological ecology of two species of *Sargassum* (Fucales, Phaeophyta) on the west coast of Florida. **Bulletin Marine Science**, **40(2)**: 198-209.
- Dayton, P. K. 1971. Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. **Ecological Monographs**, **41**: 351-389.

- Dean, R. L. & J. H. Connel, 1987. Marine invertebrates in algal succession. III. Mechanisms linking habitat complexity with diversity. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **109**: 249-273.
- Denton, A. B. & A. R. O. Chapman, 1991. Feeding preferences of gammarid amphipods among four species of *Fucus*. **Marine Biology**, **109**: 503-506.
- Dommasnes, A. 1968. Variation on the meiofauna of *Corallina officianalis* L. with wave exposure. **Sarsia**, **34**: 117-124.
- Donato, R., 1997. **Significado ecológico dos extratos orgânicos de *Dictyota menstrualis* e *D. mertensii* (Phaeophyta) frente à herbivoria**. Monografia de Especialização. Programa de Pós-Graduação em Biologia Marinha, Universidade Federal Fluminense, Rio de Janeiro.
- Dubiaski-Silva, J. & S. Masunari, 1995. Ecologia populacional dos Amphipoda (Crustacea) dos fitais de Caiobá, Matinhos, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, **48**: 589-605.
- Duffy, J. E., 1990. Amphipods on seaweeds: partners or pests? **Oecologia**, **8**: 267-276.
- Duffy, J. E. & M. E. Hay, 1991. Food and shelter as determinants of food choice by a herbivorous marine amphipod. **Ecology**, **72**: 1286-1298.
- Duffy, J. E. & M. E. Hay, 1994. Herbivore resistance to seaweed chemical defense: the roles of mobility and predation risk. **Ecology**, **75(5)**: 1304-1319.
- Duffy, J. E. & M. E. Hay, 2000. Strong impacts of grazing amphipods on the organization of a benthic community. **Ecological Monographs**, **70(2)**: 237-263.
- Duffy, J. E. & A. M. Harvilicz, 2001. Species-specific impacts of grazing amphipods in an eelgrass-bed community. **Marine Ecology Progress Series**, **223**: 201-211.

- Dubiaski-Silva, J. & S. Masunari, 1995. Ecologia populacional dos Amphipoda (Crustacea) dos fitais de Caiobá, Matinhos, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, **12**: 373-396.
- Dutra, R. R. C., 1988. A fauna vágil do fital de *Pterocladia capillacea* (Rodophyta, Gelidiaceae) da Ilha do Mel, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, **48**: 589-605.
- Edgar, G. J., 1983a. The ecology of south-east Tasmanian phytal animal communities. I. Spatial organization on a local scale. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **70**:129-157.
- Edgar, G. J., 1983b. The ecology of south-east Tasmanian phytal animal communities. II. Seasonal change in plant and animal populations. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **70**:159-179.
- Edgar, G. J., 1983c. The ecology of south-east Tasmanian phytal animal communities. III. . Patterns of species diversity. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **70**: 181-203.
- Edgar, G. J., 1983d. The ecology of south-east Tasmanian phytal animal communities. IV. Factors affecting the distribution of amphipod amphipods among algae. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **70**: 205-225.
- Edgar, G. J., 1990. Population regulation, population dynamics and competition amongst mobile epifauna associated with seagrass. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **144**: 205-234.
- Edgar, G. J., 1992. Patterns of colonization of mobile epifauna in a Western Australian seagrass bed. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **157**: 225-246.

- Edgar, G. J. & M. Aoki, 1993. Resource limitation and fish predation: their importance to mobile epifauna associated with Japanese *Sargassum*. **Oecologia**, **95**: 122-133.
- Edgar, G. J. & P.G. Moore, 1986. Macro-algae as habitats for motile macrofauna. **Monografias Biológicas**, **4**: 255-277.
- Edgar, G. J. & A. I. Robertson, 1992. 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**, **160**: 13-31.
- Edgar, G. J. & C. Shaw, 1995. The production and trophic ecology of shallow-water fish assemblages in southern Australia. III. General relationships between sediments, seagrasses, invertebrates and fishes. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **194**: 107-131.
- Eston, V. R. & W. O. Bussab, 1990. An experimental analysis of ecological dominance in a rocky subtidal macroalgal community. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **136**: 170-195
- Faccini, A. L. & F. A. S. Berchez, 2000. Management of natural beds and standing stock evaluation of *Hypnea musciformis* (Gigartinales, Rhodophyta) in south-eastern Brazil. **Journal of Applied Phycology**, **12**: 101-103.
- Fenchel, T., 1977. Aspects of the decomposition of seagrass. *In*: **Seagrass ecosystems, a scientific perspective**, Mc Roy, C. P. & C. Helfferich (eds). Marcel Dekker. New York. P123-145.

- Fenwick, G. D., 1976. The effect of wave exposure on the amphipod fauna of the alga *Caulerpa brownii*. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **25**: 1-18.
- Fleury, B. G., 1991. **Metabólitos secundários de algas pardas: implicações ecológicas, taxonômicas e filogenéticas**. Tese de Mestrado, Depto. de Química Orgânica, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Fleury, B. G., Kelecom, A., Pereira, R. C. & V. L. Teixeira, 1994. Polyphenols, terpenes and sterols in Brazilian Dictyotales and Fucales (Phaeophyta). **Botanica Marina**, **37**: 457-462.
- Goeckera, M. E. & S. E. Kállc, 2003. Grazing preferences of marine isopods and amphipods on three prominent algal species of the Baltic Sea. **Journal of Sea Research**, **50(4)**: 309-314.
- Gibbons, M., 1988. The impact of wave exposure on the meiofauna of *Gelidium pristoides* (Turner) Kuetzing (Gelidiales: Rhodophyta). **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, **27**: 581-593.
- Greenberg, A. E., Clesceri, L. S. & A. D. Eaton, 1992. Standard methods for the examination of water and wastewater, 18 ed. Washington: American Public Health Association.
- Gunnill, F. C., 1982. Effects of plant size and distribution on the numbers of invertebrates species and individuals inhabiting the brown alga *Pelvetia fastigiata*. **Marine Biology**, **69**: 263-280.
- Gunnill, F. C., 1985. Growth, morphology and microherbivore faunas of *Pelvetia fastigiata* (Phaeophyta, Fucaceae) at La Jolla, California, USA. **Botanica Marina**, **28**: 187-199.

- Güth, A. Z. & F. P. P. Leite, 1998. Anfípodos associados à alga parda *Sargassum* sp. de praias com diferente hidrodinamismo, no litoral norte do estado de São Paulo. *In: XXII Congresso Brasileiro de Zoologia*, UFPE. SBZ, Recife.
- Güth, A. Z., 2004. **A comunidade fital: Variação espacial e nictemeral da epifauna, especialmente anfípodos, associada à alga parda *Sargassum* spp. em quatro praias de Ubatuba, litoral norte do estado de São Paulo.** Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Hacker, S. D. & R. S. Steneck, 1990. Habitat architecture and body-size-dependent habitat selection of a phytal amphipod. ***Ecology*, 71:** 2269-2285.
- Hall, M. O. & S. S. Bell, 1988. Response of small motile epifauna to complexity of epiphytic algae on seagrass blades. ***Journal of Marine Research*, 46:** 613-630.
- Hawkins, S. J. & R. G. Hartnoll, 1983. Grazing of intertidal algae by marine invertebrates. ***Oceography and Marine Biology: an Annual Review*, 21:** 195-282.
- Hay, M. E., 1985. Spatial patterns of herbivore impact and their importance in maintaining algal species richness. *In: Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress*, Tahiti, Antenne Museum-Ephe, Moorea, French Polynesia, pp29-34.
- Hay, M. E., 1986. Associational plant defenses and the maintenance of species diversity: turning competitors into accomplices. ***The American Naturalist*, 128(5):** 617-641.
- Hay, M. E., 1996. Marine chemical ecology: what's known and what's next? ***Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 200:** 103-134.

- Hay, M. E., Duffy, J. E., Pfister, C. A. & W. Fenical, 1987. Chemical defense against different marine herbivores: are amphipod insect equivalents? **Ecology**, **68**: 1567-1580.
- Hay, M. E., Duffy, J. E., Fenical, W. & k. Gustafson, 1988. Chemical defense in the seaweed *Dictyopteris delicatula*: differential effects against reef fishes and amphipods. **Marine Ecology Progress Series**, **48**: 185-192.
- Hay, M. E., Duffy, J. E. & W. Fenical, 1990. Host-plant specialization decreases predation on a marine amphipod: an herbivore in plant clothing. **Ecology**, **71**:733-743.
- Hay, M. E. & W. Fenical, 1988. Marine plant-herbivore interactions: The ecology of chemical defense. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **19**: 111-145.
- Heck, K.L. & R.J. Orth., 1980. Seagrass habitats: the role of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages. *In*: **Estuarine perspectives**, V. S. Kennedy. New York: Academic Press, pp 449-464.
- Heck, K. L., Jr., & G. S. Wetstone, 1977. Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. **Journal of Biogeography**, **4**: 135-142.
- Hicks, G. R. F., 1980. Structure of phytal harpacticoid copepod assemblages and the influence of habitat complexity and turbidity. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **44**: 157-192.
- Hicks, G. R. F., 1986. Meiofauna associated with rocky shore algae. *In*: **The ecology of rocky coasts: essays presented to J. R. Lewis**, P. G. Moore and R. Seed editors, 36-56. Columbia University Press, New York, USA.

- Holmlund M., Peterson, C. H. & M. E. Hay, 1990. Does algal morphology affect amphipod susceptibility to fish predation? **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **139**: 65-83.
- Horn, M. H., 1989. The biology of marine herbivorous fishes. **Oceography and Marine Biology: an Annual Review**, **27**: 167-272.
- Howard, R. K., 1982. Impact of feeding activities of epibenthic amphipods on surface-fouling of eelgrass leaves. **Aquatic Botany**, **14**: 91-97.
- Iribarne, O., 1996. Habitat structure, population abundance and the opportunity for selection on body weight in the amphipod *Eogammarus oclairi*. **Marine Biology**, **127**: 143-150.
- Jacobi, C. M. 1992. **Efeitos da heterogeneidade estrutural na colonização de substratos artificiais por anfípodos do entre-marés**. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Jacobi, C. M. & R. Langevin, 1996. Habitat geometry of benthic substrata: effects on arrival and settlement of mobile epifauna. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **206**: 39-54.
- Jacobs, R. P. W. M., Hermelink, P. M. & G. van Geel, 1983. Epiphytic algae on eelgrass at Roscoff, France. **Aquatic Botany**, **15**: 157-173.
- Jacobucci, G. B. 2000. **Distribuição vertical e flutuação sazonal da macrofauna vágil associada a *Sargassum cymosum* C. Agardh, em uma praia do litoral norte do estado de São Paulo**. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Jacobucci, G. B. & F. P. P. Leite, 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 (supl. 1):** 87-100.
- Jacobucci, G. B., Moretti, D., Silva, E. M. & F. P. P. Leite, 2002. Caprellid amphipods on *Sargassum cymosum* (Phaeophyta): depth distribution and population biology. **Nauplius, 10(1):** 27-36.
- James, P. L. & K. L. Heck Jr, 1994. The effects of habitat complexity and light intensity on ambush predation within a simulated seagrass bed. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 176:** 187-200.
- Jernakoff, P., Brearley, A. & J. Nielsen, 1996. Factors affecting grazer-epiphyte interactions in temperate seagrass meadows. **Oceography and Marine Biology: an Annual Review, 34:** 109-162.
- Jernakoff, P. & J. Nielsen, 1997. The relative importance of amphipod and gastropod grazers in *Posidonia sinuosa* meadows. **Aquatic Botany, 56:** 183-202.
- Jernakoff, P. & J. Nielsen, 1998. Plant-animal associations in two species of seagrasses in Western Australia. **Aquatic Botany, 60:** 359-376.
- Johnson, S. C. & R. E. Scheibling, 1987. Structure and dynamics of epifaunal assemblages on intertidal macroalgae *Ascophylum nodosum* and *Fucus vesiculosus* in Nova Scotia, Canada. **Marine Ecology Progress Series, 37:** 209-227.
- Kangas, P., 1978. On the quantity of meiofauna among the epiphytes of *Fucus vesiculosus* in the Asko area, Northern Baltic Sea. **Contributions of Asko Laboratory, University of Stockholm, 24:** 1-32.

- Kikuchi, T., 1974. Japanese contributions on consumer ecology in eelgrass (*Zostera marina* L.) beds, with special reference to trofic relationships and resources in inshore fisheries. **Aquaculture 4**:145-160.
- Kikuchi, T. & J. M. Pérès, 1977. Consumer ecology of seagrass beds. *In*: **Seagrass ecosystems: a scientific perspective**, C. P. McRoy & C. Helfferich (eds). New York: Basel Marcel Dekker, 147-194.
- Kingsford, M. J., Underwood, A. J. & S. J. Kennelly, 1991. Humans as predators on rocky reefs in New South Wales, Australia. **Marine Ecology Progress Series, 72**: 1-14.
- Kitting, C. L., 1984. Selectivity by dense populations of small invertebrates foraging among seagrass blade surfaces. **Estuaries, 7**: 276-288.
- Klumpp, D. W. & P. D. Nichols, 1983. A study of food chains on seagrass communities. V. Utilization of the seagrass *Posidonia australis* as food by the rock crab *Nectocarcinus integrifons* (Labreille) (Crustacea: Decapoda: Portunidae). **Marine Biology Letters, 4**: 331-339.
- Klumpp, D. W., Howard, R. K. & D. A. Pollard, 1989. Trophodynamics of nutritional ecology seagrass communities. *In*: **Biology of seagrasses: a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region**, A. W. D. Larkum *et al.* (eds). The Netherlands: Elsevier, 394-457.
- Klumpp, D. W., Salita-Espinosa, J. T. & M. D. Fortes, 1992. The role of epiphytic periphyton and macroinvertebrate grazer in the trophic flux of a tropical seagrass community. **Aquatic Botany, 43**: 327-349.

- Klumpp, D. W., Salita-Espinosa, J. T. & M. D. Fortes, 1993. Feeding ecology and trophic role of sea urchins in a tropical seagrass community. **Aquatic Botany**, **45**: 205-229.
- Koh, C. H., Oh, S. H., Sung, N., Ahn, I. & Y. C. Kang, 1993. Size distribution, growth and production of *Sargassum thunbergii* in a intertidal zone of Padori, west coast of Korea. **Hydrobiologia**, **260/261**: 207-214.
- Krapp-Schickel, G., 1993. Do algal dwelling amphipods react to the "critical zones" of a coastal slope? **Journal of Natural History**, **27**: 883-900.
- Krebs, C. J., 1989. **Ecological Methodology**. Harper Collins. New York, USA.
- Largo, D. B., Ohno, M. & A. T. Critchley, 1994. Seasonal changes in the growth and reproduction of *Sargassum polycystum* C. Ag. and *Sargassum siliquosum* J. Ag. (Sargassaceae, Fucales) from Liloan, Cebu, in Central Philippines. **Japanese Journal of Phycology**, **42**: 53-61.
- Larkum, A. W. D. & R. J. West, 1990. Long-term changes of seagrass meadows in Botany Bay, Australia. **Aquatic Botany**, **37**: 55-70.
- Leber, K. M., 1985. The influence of predatory decapods, refuge, and microhabitat selection on seagrass communities. **Ecology**, **66**: 1951-1964.
- Leite, F. P. P., 1981. **Aspectos do ciclo de vida das espécies mais representativas de Gammaridea (Crustacea, Amphipoda) do fital da praia do Lamberto, Ubatuba, estado de São Paulo**. Tese de Doutorado. Instituto Oceanográfico. Universidade de São Paulo, SP.
- Leite, F. P. P. & A. Turra, 2003. Temporal variation in *Sargassum* biomass, *Hypnea* epiphytism and associated fauna. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, **46(4)**: 665-671.

- Leite, F. P. P., Güth, A. Z. & G. B. Jacobucci, 2000. Temporal comparison of gammaridean amphipods of *Sargassum cymosum* on two rocky shores in southeastern Brazil. **Nauplius**, **8(2)**: 227-236.
- Lima, L. H., 1996. **Modificações na epifauna associada à alga parda *Sargassum cymosum* C.Agardh, especialmente malacofauna, no litoral norte do estado de São Paulo**. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Lima, L. H., 2002. **Comunidades associadas a duas espécies *Sargassum cymosum* no canal de São Sebastião, SP – Fatores determinantes**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Littler, M. M., Murray, S. N. & K. E. Arnold, 1979. Seasonal variation in net photosynthetic performance and cover of intertidal macrophytes. **Aquatic Botany**, **7**: 35-46.
- Lubchenco, J., 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. **American Naturalist**, **112 (983)**: 23-39.
- Lubchenco, J., 1983. *Littorina* and *Fucus*: effects of herbivores, substratum heterogeneity, and plant escapes during succession. **Ecology**, **64(5)**: 1116-1123.
- Martin-Smith, K. M., 1993. Abundance of mobile epifauna: the role of habitat complexity and predation by fishes. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **174**:243-260.
- Masini, R. J., Cary, J. L., Simpson, C. J. & A. J. McComb 1990. Effects of light and temperature on the photosynthesis of seagrasses, epiphytes and macroalgae and

- implications for management of the Albany Harbours. **Environmental Protection Authorities Technical Series, 32.**
- Masunari, S., 1983. The phytal of *Amphiroa fragilissima* (Linnaeus) Lamouroux, 1816. **Studies on Neotropical Fauna and Environment, 18:**151-161.
- Masunari, S., 1987. Ecologia das comunidades fitais. *In: Simpósio sobre ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira: síntese dos conhecimentos – Cananéia.* Academia de Ciências do Estado de São Paulo.
- Mazzella, L. & R. S. Alberte, 1986. Light adaptation and the role of autotrophic epiphytes in primary production of the temperate seagrass *Zostera marina* L. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 100:** 165-180.
- Mazzella, L., Buia, M. C., Gambi, M. C., Lorenti, M. Russo, G. F., Scipione, M. B. & V. Zupo, 1992. Plant-animal trophic relationships in the *Posidonia oceanica* ecosystem of the Mediterranean Sea. *In Plant-animal interactions in the marine benthos*, D. M. John *et al.* (eds) Systematics Association Special Volume 46. Oxford: Clarendon Press, 165-187.
- McKenzie, J. D. & P. G. Moore, 1981. The distribution of animals associated with bulbous holdfasts of *Saccorhiza polyschides* (Phaeophyta). **Ophelia, 20:** 201-213.
- Moore, P. G., 1973. The kelp fauna of north east Britain. II. Multivariate classification: turbidity as an ecological factor. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 13:** 127-163.
- Moore, P. G., 1978. Turbidity and kelp holdfast Amphipoda. I. Wales and S.W. England. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 32:** 53-96.

- Moore, K. A. & R. L. Wetzel, 2000. Seasonal variations in eelgrass (*Zostera marina* L.) responses to nutrient enrichment and reduced light availability in experimental ecosystems. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **244**: 1-28.
- Moore, K. A., Wetzel, R. L. & r. J. Orth, 1997. Seasonal pulses of turbidity and their relations to eelgrass (*Zostera marina* L.) survival in an estuary. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **215**: 115-134.
- Montouchet, P. G. C., 1979. Sur la communauté des animaux vagiles associés à *Sargassum cymosum* C. Agardh, à Ubatuba, Etat de São Paulo, Brésil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, **18**: 151-161.
- Morand, P. & X. Briand, 1996. Excessive growth of macroalgae: A symptom of environmental disturbance. **Botanica Marina**, **39**: 491-516.
- Morrison, J., 1988. Comparing fish and urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. **Ecology**, **69**: 1367-1382.
- Mukai, H., 1971. The phytal animals on the thalli of *Sargassum serratifolium* in the *Sargassum* region, with reference to their seasonal fluctuations. **Marine Biology**, **8**: 170-182.
- Munda, I. M., 1990. Resources and possibilities of exploitation of north Adriatic seaweeds. **Hydrobiologia**, **204/205**: 309-315.
- Neckles, H. A., Wetzel, R. L. & R. J. Orth, 1993. Relative effects of nutrient enrichment and grazing on epiphyte-macrophyte (*Zostera marina*) dynamics. **Oecologia**, **93**: 285-295.
- Neckles, H. A., Koepfler, E. T., Haas, L. W., Wetzel, R. L. & R. J. Orth, 1994. Dynamics of epiphytic photoautotrophs and heterotrophs in *Zostera marina*

- (eelgrass) microcosm: responses to nutrient enrichment and grazing. **Estuaries**, **17**: 597-605.
- Nelson, a. N. & J. R. Waaland, 1997. Seasonality of eelgrass, epiphyte, and grazer biomass and productivity in subtidal eelgrass meadows subjected to moderate tidal amplitude. **Aquatic Botany**, **56**: 51-74.
- Nelson, W. G., 1979a. Experimental study of selective predation on amphipods: consequences for amphipod distribution and abundance. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **38**: 225-245.
- Nelson, W. G., 1979b. An analysis of structural pattern in an eelgrass (*Zostera marina* L.) amphipod community. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **39**:231-264.
- Nelson, W. G., 1980. The biology of seagrass (*Zostera marina* L.) amphipods. **Crustaceana**, **39**: 59-89.
- Nicotri, M. E., 1980. Factors involved in herbivore food preference. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **42**:13-26.
- Nielsen, J. & R. Lethbridge, 1989. Feeding and the epiphyte food resource of gastropods living on the leaves of the seagrass *Amphibolis griffithii* in southwestern Australia. **Journal of the Malacological Society of Australia**, **10**: 47-58.
- Norton, T. A. & M. R. Benson, 1983. Ecological interactions between the brown seaweed *Sargassum muticum* and its associated fauna. **Marine Biology**, **75**: 169-177.
- Ohji, M., Arai, T. & N. Miyazaki, 2003. Chronic effects of tributyltin on the caprellid amphipod *Caprella danilevskii*. **Marine Pollution Bulletin**, **46(10)**: 1263-1272.

- Oliveira, D. A., 2004. **Distribuição espacial e temporal dos anfípodes gamarídeos associados a diferentes substratos secundários do costão rochoso de praias do litoral norte do estado de São Paulo.** Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- Orth, R. J., 1992. A perspective on plant-animal interactions in seagrasses: physical and biological determinants influencing plant and animal abundance. *In: Plant-animal interactions in the marine benthos*, D. M. John *et al.* (eds) Systematics Association Special Volume 46. Oxford: Clarendon Press, 147-164.
- Orth, R. J. & J. van Montfrans, 1984. Epiphyte-seagrass relationship with an emphasis on the role of micrograzing: A review. **Aquatic Botany**, **18**: 43-69.
- Paula, E. J., 1988. O gênero *Sargassum* C. AG. (Phaeophyta - Fucales) no litoral do Estado de São Paulo, Brasil. **Boletim de Botânica**, **10**: 65-118.
- Paula, E. J. & V. R. Eston, 1987. Are there other *Sargassum* species potentially as invasive as *S. muticum*? **Botanica Marina**, **30 (5)**: 405-410.
- Paula, E. J. & E. C. Oliveira Filho, 1980. Phenology of two populations of *Sargassum cymosum* (Phaeophyta - Fucales) of São Paulo State coast, Brazil. **Boletim de Botânica**, **8**: 21-39.
- Pavia, H., Carr, H. & P. Åberg, 1999. Habitat and feeding preferences of crustacean mesoherbivores inhabiting the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. and its epiphytic macroalgae. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **236**: 15-32.
- Peduzzi, P., 1987. Dietary preferences and carbon absorption by two grazing gastropods, *Gibbula umbilicaris* L. and *Jujubinus striatus* L. **P. S. Z. N. I. Marine Ecology** **8**: 359-370.

- Pereira, R. C., Teixeira, V. L. & A. Kelecon, 1994. Chemical defenses against herbivores in marine algae. 1. The brown alga *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux from Brazil. **National Academy of Brazilian Sciences**, **66**: 229-235.
- Pereira, R. C. & Y. Yoneshigue-Valentin, 1999. The role of polyphenols from the tropical brown alga *Sargassum furcatum* on the feeding by amphipod herbivores. **Botanica Marina**, **42**: 441-448.
- Peterson, C. H. & P. E. Renaud, 1989. Analysis of feeding preference experiments. **Oecologia**, **80**: 82-86.
- Pollard, D. A., 1984. A review of ecological studies on seagrass-fish communities with particular reference to recent studies in Australia. **Aquatic Botany**, **18**: 3-42.
- Poore, A. G. B., 1994. Selective herbivory by amphipods inhabiting the brown alga *Zonaria angustata*. **Marine Ecology Progress Series**, **107**: 113-123.
- Prince, J. S., 1974. The ecology of *Sargassum filipendula*. I. Effect of temperature and photoperiod on growth and reproduction. **Journal of Phycology**, **10 (supl.)**: 10.
- Reis, R. P., Leal, M. C. R., Yoneshigue-Valentin, Y. & F. Belluco, 2003. Efeito de fatores bióticos no crescimento de *Hypnea musciformis* (Rodophyta - Gigartinales). **Acta Botanica Brasilica**, **17(2)**: 279-286.
- Robertson, A. I. & K. H. Mann, 1980. The role of isopods and amphipods in the initial fragmentation of eelgrass detritus in Nova Scotia, Canada. **Marine Biology**, **59**: 63-69.
- Robertson, A. I. & K. H. Mann, 1982. Population dynamics and life history adaptations of *Littorina neglecta* Bean in a eelgrass meadow (*Zostera marina* L.) in Nova Scotia. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **63**: 151-172.

- Rosenberg, G., Littler, D. S., Littler, M. M. & E. C. Oliveira, 1995. Primary production and photosynthetic quotients of seaweeds from São Paulo state, Brazil. **Botanica Marina, 38**: 369-377.
- Ruesink, J. L., 2000. Intertidal mesograzers in field microcosms: linking laboratory feeding rates to community dynamics. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 248**: 163-176.
- Russo, A. R. 1990. The role of seaweed complexity in structuring Hawaiian epiphytal amphipod communities. **Hydrobiologia, 194**: 1-12.
- Salemaa, H., 1987. Herbivory and microhabitat preferences of *Idotea* spp. (Isopoda) in the northern Baltic Sea. **Ophelia, 27**: 1-16.
- Sánchez-Moyano, J. E. & J. C. García-Gómez, 1998. The arthropod community, especially Crustacea, as a bioindicator in Algeciras Bay (Southern Spain) based on spatial distribution. **Journal of Coastal Research, 14(3)**: 1119-1133.
- Sand-Jensen, K., 1977. Effect of epiphytes on eelgrass photosynthesis. **Aquatic Botany, 3**: 55-63.
- Santos, C. G. & M. D. Correia, 1995. Fauna associada ao fital *Halimeda opuntia* (Linnaeus) Lamouroux (Chlorophyta) do recife da Ponta Verde, Maceió, Alagoas, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia, 12**: 263-271.
- Schacklok, P.I. & G.B. Croft, 1981. Effect of grazers on *Chondrus crispus* in culture. **Aquaculture, 22**: 331-342.
- Schaffelke, B., Evers, D. & A. Walhorn, 1995. Selective grazing of the isopod *Idotea baltica* between *Fucus evanescens* and *F. vesiculosus* from Kiel Fjord (western Baltic). **Marine Biology, 124**: 215-218.

- Schneider, S. I. & K. H. Mann, 1991. Fishes specific relationships of invertebrates to vegetation in a seagrass bed. II. Experiments on the importance of Macrophytes shape, epiphytes cover and production. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **145**: 119-139.
- Shacklock, P. F. & R. W. Doyle, 1983. Control of epiphytes in seaweed cultures using grazers. **Aquaculture**, **31**: 141-151.
- Smit, A. J., Fourie, A. M., Robertson, B. L. & D. R. du Preez, 2003. **Control of the herbivorous isopod, *Paridotea reticulata*, in *Gracilaria gracilis* tank cultures.** **Aquaculture**, **217(1-4)**: 385-393.
- Smith, S. D. A. & R. D. Simpson, 1992. Monitoring the shallow sublittoral using the fauna of kelp (*Ecklonia radiata*) holdfasts. **Marine Pollution Bulletin**, **24**: 46-52.
- Smith, S. D. A. & R. D. Simpson, 1993. The effects of pollution on the holdfast macrofauna of the kelp *Ecklonia radiata*: discrimination at different taxonomic levels. **Marine Ecology Progress Series**, **96**: 199-208.
- Smith, S. D. A., Simpson, R. D. & S. C. Cairns, 1996. The macrofaunal community of *Ecklonia radiata* holdfasts: Description of the faunal assemblage and variation associated with differences in holdfast volume. **Australian Journal of Ecology**, **21**: 81-95.
- Sotka, E. E., Taylor, R. B. & M. E. Hay, 2002. Tissue-specific induction of resistance to herbivores in a brown seaweed: the importance of direct grazing versus waterborne signals from grazed neighbors. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **277**: 1-12.

- Sousa, W. P., 1979. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. **Ecological Monographs**, **49(3)**: 227-254.
- Steneck, R. S. & L. Watling, 1982. Feeding capabilities and limitations of herbivorous molluscs – a functional group approach. **Marine Biology**, **68**: 299-320.
- Stoner, A. W. & F. G. Lewis, III, 1985. The influence of quantitative aspects of habitat complexity in tropical seagrass meadows. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **94**: 19-40.
- Széchy, M. T. M. & E. J. Paula, 1997. Macroalgas epífitas em *Sargassum* (Phaeophyta - Fucales) do litoral dos estados do Rio de Janeiro e São Paulo, Brasil. **Leandra**, **12**: 1-10.
- Széchy, M. T. M. & E. J. Paula, 2000. Padrões estruturais quantitativos em bancos de *Sargassum* (Phaeophyta, Fucales) do litoral dos estados do Rio de Janeiro e São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, **23(2)**: 121-132.
- Széchy, M. T. M. & M. Cordeiro-Marino, 1991. Feofíceas do litoral norte do estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Hoehnea**, **18**: 205-241.
- Takeda, A. M., 1981. **Aspectos do crescimento e da alimentação de *Caprella scaura typica* Mayer 1890**. Dissertação de Mestrado. Instituto Oceanográfico - Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Takeuchi, I., Takahashi, S., Tanabe, S. & N. Miyazaki, 2001. *Caprella* watch: a new approach for monitoring butyltin residues em the ocean. **Marine Environmental Research**, **52**: 97-113.

- Tanaka, M. O. & F. P. P. Leite, 1998. The effect of sieve mesh-size on the abundance and composition of macrophyte-associated macrofaunal assemblages. **Hydrobiologia**, **389**: 21-28.
- Tanaka, M. O. & F. P. P. Leite, 2003. Spatial scaling in the distribution of macrofauna associated with *Sargassum stenophyllum* (Mertens) Martius: analyses of faunal groups, gammarid life habits, and assemblage structure. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **293(1)**: 1-22.
- Tararam, A. S., & Y. Wakabara, 1981. The mobile fauna - especially Gammaridea - of *Sargassum cymosum*. **Marine Ecology Progress Series**, **5**: 157-163.
- Tararam, A. S., Wakabara, Y. & H. S. L. Mesquita, 1985. Feeding habits of *Hyale media* (Dana, 1853) (Crustacea-Amphipoda). **Boletim do Instituto Oceanográfico**, **33**: 193-199.
- Tararam, A. S., Mesquita, H. S. L., Wakabara, Y. & C. A. Peres, 1990. Food ingestion assimilation by *Hyale media* (Dana, 1853) (Crustacea-Amphipoda). **Boletim do Instituto Oceanográfico**, **38(1)**: 11-21.
- Taylor, R. B., 1998. Density, biomass and productivity of animals in four subtidal rocky reef habitats: the importance of small mobile invertebrates. **Marine Ecology Progress Series**, **172**: 37-51.
- Taylor, R. B. & R. G. Cole. 1994. Mobile epifauna on subtidal brown seaweeds in northeastern New Zealand. **Marine Ecology Progress Series**, **115**: 271-282.
- Tegner, M. J. & P. K. Dayton, 1987. El Niño effects on Southern California kelp forest communities. **Advances in Ecological Research**, **17**: 243-282.

- Teixeira, V. L., Pereira, R. C., Marques, A. N., Jr., Leitão, C. M. & C. A. R. Silva, 1987. Seasonal variations in infralittoral seaweed communities under a pollution gradient in Baía de Guanabara, Rio de Janeiro (Brazil). **Ciência e Cultura**, **39**: 423-428.
- Thomas, J. D., 1993. Biological monitoring and tropical diversity in marine environments: a critique with recommendations, and comments on the use of amphipods as bioindicators. **Journal of Natural History**, **27**: 795-806
- Underwood, A. J. & C. H. Peterson, 1988. Towards an ecological framework for investigating pollution. **Marine Ecology Progress Series**, **46**: 227-234.
- van Montfrans, J.; Orth, R. J. & S. A. Vay, 1982. Preliminary studies of grazing by *Bittium varium* on eelgrass periphyton. **Aquatic Botany**, **14**: 75-89.
- van Montfrans, J.; Wetzel, R. L. & R. J. Orth, 1984. Epiphyte-grazer relationships in seagrass meadows: consequences for seagrass growth and production. **Estuaries**, **7**: 289-309.
- Viejo, R. M., 1999. Mobile epifauna inhabiting the invasive *Sargassum muticum* and two local seaweeds in northern Spain. **Aquatic Botany**, **64**: 131-149.
- Wakabara, Y., Tararam, A. S. & A. M. Takeda, 1983. Comparative study of the amphipod fauna living on *Sargassum* of two Itanhaém shores, Brazil. **Journal of Crustacean Biology**, **3**: 602-607.
- Wieser, W. 1952. Investigations on the microfauna inhabiting seaweeds on rocky coast. IV. Studies on the vertical distribution of the fauna inhabiting seaweeds below the Plymouth Laboratory. **Journal of Marine Biology Association United Kingdom**, **31**: 145-173.
- Williams, S. L. & M. H. Ruckelshaus, 1993. Effects of nitrogen availability and herbivory on eelgrass (*Zostera marina*) and epiphytes. **Ecology**, **74(3)**: 904-918.

Zar, J. H., 1999. **Biostatistical Analysis**. 4<sup>th</sup> edition. Upper Saddle River, NJ. Prentice Hall. 663p.

Zimmerman, R., Gibson, R. & J. Harrington, 1979. Herbivory and detritivory among gammaridean amphipods from a Florida seagrass community. **Marine Biology**, **54**: 41-47.

APÊNDICE 1 - Vista geral do costão onde foram realizadas as coletas na praia da Fortaleza (A), na praia do Lázaro (B) e na praia do Perequê-Mirim (C).

**A**



**B**



C



APÊNDICE 2 - “Lavagem” de uma fronde para remoção da macrofauna (A) e secagem das frondes de *Sargassum filipendula* para obtenção do peso seco (B).

**A**



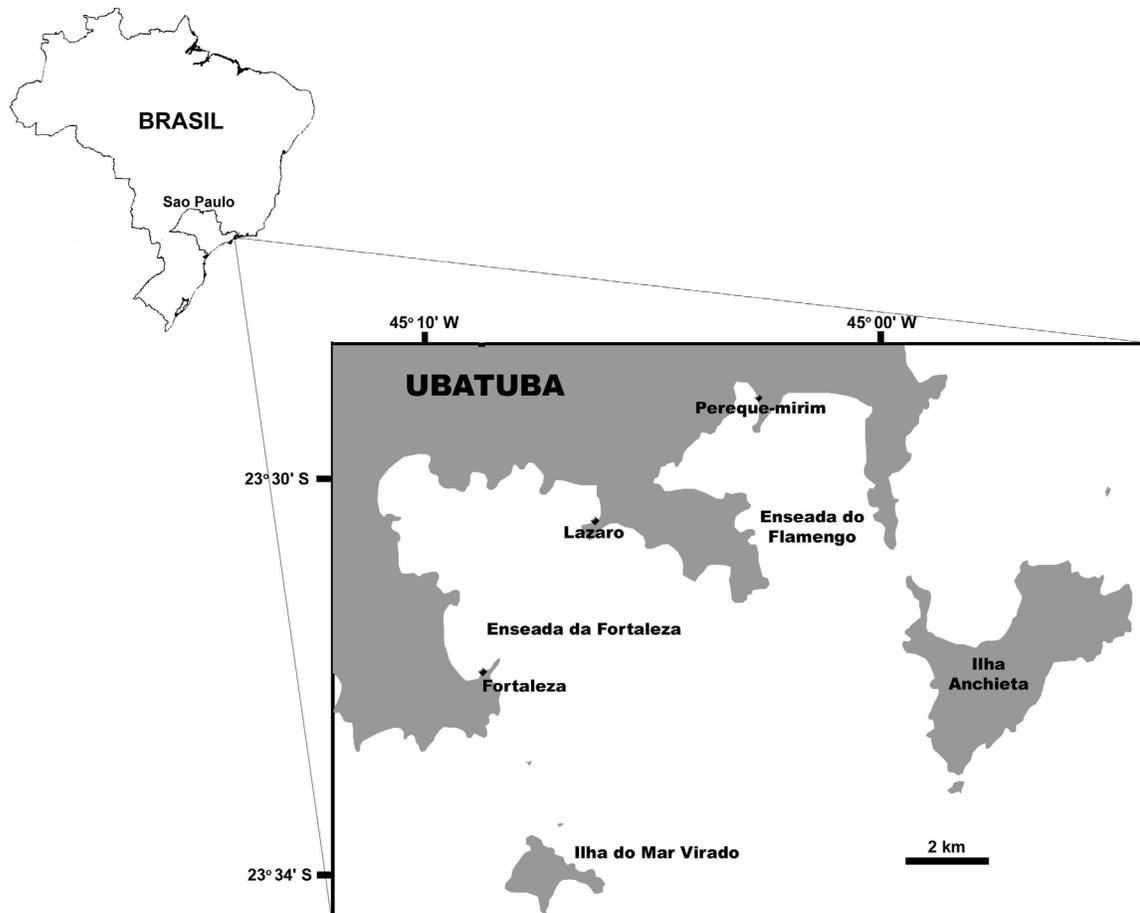
**B**



## APÊNDICE 3 - Espécies herbívoras avaliadas nos experimentos.



## APÊNDICE 4 - Localização das áreas de estudo e dos pontos de coleta (◆).



## APÊNDICE 5 - Evolução da qualificação anual das praias de Ubatuba, São Paulo.

Praias do Município de	Período: 1994 a 2003										
	94	95	96	97	98	99	00	01	02	03	
<b>Ubatuba</b>											
Picinguaba	-	-	-	-	-	■	■	■	■	■	
Prumirim	-	-	-	-	-	-	-	■	■	■	
Félix	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Itamambuca	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Rio Itamambuca	-	-	-	-	-	-	-	■	■	■	
Vermelha do Norte	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Perequê-Açu	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Iperoig	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Itaguá - Av. Leovegildo nº 240	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Itaguá - Av. Leovegildo nº 1724	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Tenório	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Vermelha	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Grande	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Toninhas	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Enseada	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Santa Rita	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
<b>Perequê-Mirim</b>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Sununga	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
<b>Lázaro</b>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Domingas Dias	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Dura	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Lagoinha - Av. Eng. Velho	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Lagoinha - Camping	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Sapé	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Maranduba	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
Pulso	-	-	-	-	-	-	-	■	■	■	

■ Ótima   
■ Boa   
■ Regular   
■ Imprópria   
■ Sistemáticamente Boa   
Fonte: CETESB, 2004

APÊNDICE 6 - Frascos utilizados nos experimentos de consumo em laboratório (A) e fragmentos de *Sargassum* sp. secando (B).

A



B



APÊNDICE 7 - Câmara de exclusão instalada utilizada no experimento para avaliação da influência dos anfípodos sobre o crescimento de *S filipendula* e *H. musciformis*.

