



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA AQUÁTICA E PESCA



**OS RECIFES ARENOSOS DE *Sabellaria wilsoni* (POLYCHAETA: SABELLARIIDAE)
NA ILHA DE ALGODOAL-MAIANDEUA, PARÁ: DINÂMICA DOS CONSTRUTORES
E DA MACROFAUNA BENTÔNICA ASSOCIADA**

DAIANE EVANGELISTA AVIZ DA SILVA

Belém - PA

2015



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA AQUÁTICA E PESCA

**OS RECIFES ARENOSOS DE *Sabellaria wilsoni* (POLYCHAETA: SABELLARIIDAE)
NA ILHA DE ALGODOAL-MAIANDEUA, PARÁ: DINÂMICA DOS CONSTRUTORES
E DA MACROFAUNA BENTÔNICA ASSOCIADA**

DAIANE EVANGELISTA AVIZ DA SILVA

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação
em Ecologia Aquática e Pesca da Universidade
Federal do Pará, como parte dos requisitos para
obtenção do título de Doutor.

Orientador: Prof. Dr. José Souto Rosa Filho

Belém - PA

2015

Dados internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFPA

Silva, Daiane Evangelista Aviz da, 1980 –

Os recifes arenosos de *Sabellaria wilsoni* (Polychaeta: Sabellariidae) na ilha de Maiandeua-Algodoal, Pará: dinâmica dos construtores e da macrofauna bentônica associada/ Daiane Evangelista Aviz da Silva; Orientador: José Souto Rosa Filho. - 2015.

186 f.: il.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Pará, Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca (PPGEAP), Belém, 2015.

1. Bentos, Maiandeua, Ilha de (PA). 2. Sabellariidae. 3. Ecologia costeira. 4. Praias Maiandeua, Ilha de (PA). I. Título.

CDD 22. ed. 577.77098115

DAIANE EVANGELISTA AVIZ DA SILVA

**OS RECIFES ARENOSOS DE *Sabellaria wilsoni* (POLYCHAETA: SABELLARIIDAE) NA ILHA DE
MAIANDEUA-ALGODOAL, PARÁ: DINÂMICA DOS CONSTRUTORES E DA MACROFAUNA
BENTÔNICA ASSOCIADA**

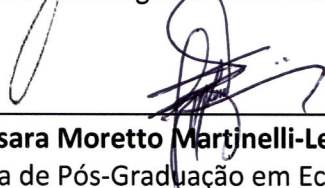
DATA DA DEFESA: 28 de agosto de 2015

CONCEITO: Excelente



Dr. José Souto Rosa Filho – Orientador

Departamento de Oceanografia – Universidade Federal de Pernambuco



Dra. Jussara Moretto Martinelli-Lemos - Membro titular

Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca
ICB- Universidade Federal do Pará



Dr. Marcelo Petracco - Membro titular

Instituto de Geociências - Universidade Federal do Pará



Dr. Cléverson Rannieri dos Santos - Membro titular

Departamento de Zoologia - Museu Paraense Emílio Goeldi



Dr. Cesar França Braga - Membro titular

Universidade Federal Rural da Amazônia - Campus Capitão Poço

Dra. Maria Auxiliadora Pantoja Ferreira - Membro suplente

Instituto de Ciências Biológicas - Universidade Federal do Pará

As mulheres da minha vida, Joane e Célia Aviz,

Ao meu amado sobrinho,

Lucas Rosa de Aviz (in memoriam).

*“... Dou respeito às coisas desimportantes
e aos seres desimportantes.
Prezo insetos mais que aviões.
Prezo a velocidade
das tartarugas mais que a dos mísseis.
Tenho em mim esse atraso de nascença.
Eu fui aparelhado
para gostar de passarinhos.”*

Manoel de Barros

*“... Such is the way of the world
You can never know
Just where to put all your faith
And how will it grow.”*

Eddie Vedder

AGRADECIMENTOS

À minha mãe, Maria Célia, pelo amor, por apoiar minhas escolhas e por toda uma vida dedicada à criação de seus filhos.

Ao meu pai, João Evangelista, que por traz de suas falhas e dureza, esteve sempre presente em minha vida, dando suporte e torcendo pelo meu sucesso.

À minha irmã, Joane, por ser a luz que alegra meus dias, pelo amor incondicional e ajuda em tantos momentos da minha vida pessoal e profissional.

À minha família como um todo, pelo apoio e incentivos, essenciais durante toda minha formação profissional.

A Thyago Monção, pelo amor e apoio ao longo dessa caminhada. Agradeço por todos os momentos dedicados, no auxílio durante minhas viagens profissionais, no afago após os momentos de tristeza, desespero e estresse, pelas críticas, conselhos e estímulo para a finalização da tese.

Ao meu orientador, Prof. Dr. José Souto Rosa Filho, por todos os anos de valiosos ensinamentos, pela confiança sempre depositada, pela paciência, compreensão, estímulo e por nossa valiosa amizade.

As diversas pessoas que me auxiliaram nas coletas de campo, em especial aos que ajudaram no processamento das amostras (Roseanne Silva, Renata Barros, Álvaro Pinto, Vanessa Barreto, Raphael Simão, Dayanne Mary, Bruno Rodrigues, Thuareg Monteiro, Luciana Silva e Edma Mayara). Agradeço aos meus “motoristas” de campo, que me conduziram para a Ilha de Algodoal, sempre com bom humor e boa vontade. Se bem me recordo, são eles: José Souto, Thátilla Girard, Cesar Braga, Alexandre Casseb, Tarso Castro, Clayton Ataíde e Manuel Ataíde.

Aos meus amigos do Laboratório de Oceanografia Biológica (UFPA), pela ajuda e companhia ao longo desses 10 anos, pelos risos e horas de descontração que tornaram minhas horas de trabalho mais agradáveis.

Aos meus demais amigos, que torceram por meu sucesso, sejam àqueles que estavam próximos ou os que à distância me incentivaram.

Aos coordenadores e técnicos dos laboratórios de pesquisa, onde realizei as diversas análises dessa tese. Entre esses: Laboratório de Ultra-estrutura Celular & Técnicas Histológicas (ICB-UFPA), sobre atenção das professoras Rossineide Rocha, Maria Auxiliadora Ferreira e técnica Lia Priante; Laboratório de Geologia e Geomorfologia e Costeira Oceânica (IG-UFPA), sobre atenção do professor Maamar El-Robrini; Laboratório de Hidrogeologia (IG-UFPA), sobre atenção da técnica Leila Hanna; Laboratório de Sedimentologia e Minerais Pesados, sobre atenção do técnico João Lopes; Laboratório de Mineralogia e Geoquímica Aplicada, sobre atenção do professor Marcondes Costa e técnico Henrique.

Aos diversos pesquisadores que gentilmente auxiliaram na identificação taxonômica, recebendo-me em suas instituições ou analisando o material enviado. Esses são: André Santos (UFPB), na identificação dos sabelarídeos; Cinthya Santos (UFF), no auxílio com os poliquetas; Marcos Tavares (MZUSP), no auxílio com os caranguejos; Kátia dos Santos (MZUSP), no auxílio com os tanaidáceos; Fosca Leite (UNICAMP), na identificação de anfípodes; Ana Maria Vanin (USP), na ajuda com isópodes; Franklin dos Santos (UFES), pela identificação dos moluscos; Cristiane Farrapeira (UFPE), na identificação das cracas; e Mônica Botter (UFRPE), na identificação dos briozoários.

Ao Prof. Marcelo Rolnik e Inaê Nascimento, do Laboratório de Oceanografia Física da UFPA, pela produção da modelagem de ondas, ajuda na interpretação dos dados e parceria nos artigos.

Aos professores Jonathan Stuart Ready, Lílian Lund Amado e Virág Venekey pela análise e aprovação do reingresso ao doutorado. Um agradecimento especial, a Virág, pela participação na banca de qualificação da tese e pelo apoio recebido durante minha jornada na pós-graduação.

Aos professores Cesar Braga, Cleverson Rannieri, Marcelo Petracco e Jussara Martinelli Lemos pela participação na banca de defesa e pelas valorosas sugestões para melhoria do trabalho. Um especial agradecimento, ao Prof. Cesar, pela amizade infinda e por aceitar compor a banca, apesar da ocasião inoportuna.

À professora Jussara Martinelli Lemos, por sua dedicação como coordenadora do programa de pós-graduação (PPGEAP), pela ajuda e apoio no reingresso e na defesa da tese.

À Coordenação de Formação de Ensino Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudo, que estimulou e possibilitou minha permanência no doutorado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro para a realização do projeto de pesquisa.

À Universidade Federal do Pará, por minha formação e atividade profissional. Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aquática e Pesca, personificado em seus professores, pelos ensinamentos recebidos e oportunidade de formação.

A todos que contribuem para o desenvolvimento da ciência no Brasil, dentre estes, os brasileiros que honestamente pagam seus impostos, que, mesmo inconscientemente, fomentam a pesquisa científica neste país.

Aos futuros leitores dessa tese, pela compreensão de que nenhum trabalho científico é perfeito, mas nem por isso indigno de reconhecimento.

Esse trabalho é fruto da colaboração, auxílio e amizade de inúmeras pessoas, agradecer a todos de forma justa é, portanto, uma tarefa difícil. A todos aqueles que contribuíram na realização dessa tese e aqui não foram mencionados:

- Meus mais sinceros agradecimentos!

RESUMO GERAL

Sabellariidae (Annelida: Polychaeta) são conhecidos pela capacidade de formar recifes de elevada relevância ecológica em regiões costeiras de diversas partes do mundo. Em contraste com os inúmeros estudos realizados em regiões temperadas, pouco se sabe sobre a ecologia destes em regiões tropicais. O presente trabalho realizou uma caracterização espacial e temporal dos recifes de *Sabellaria wilsoni* na Ilha de Maiandeuá-Algodoal (Zona Costeira Amazônica Brasileira), estudando aspectos da história de vida de seus construtores, a arquitetura dos seus agregados e suas implicações na estruturação da macrofauna bentônica associada. As coletas foram realizadas por um ano (maio/2008 a abril/2009), acompanhando as mudanças estruturais nos recifes e na macrofauna. Adicionalmente uma amostragem ocorreu em novembro de 2010, para a comparação da fauna do recife e do substrato arenoso adjacente. Além da amostragem biológica, foram realizadas coletas (salinidade e material em suspensão na água, textura, clorofila-*a*, feopigmentos e matéria orgânica do sedimento) e aquisição indireta de dados ambientais (dados climatológicos e modelagem de ondas). Os resultados indicaram que a espécie construtora é dióica, com reprodução sexual e com alta capacidade reprodutiva (rápida maturidade, desova contínua, maior número de fêmeas etc.), como forma de ocupar e persistir em ambientes instáveis. O período chuvoso (janeiro a julho) foi caracterizado pela alta densidade de sabelarídeos e crescimento dos seus recifes, enquanto o período seco (agosto a dezembro), devido ao aumento da hidrodinâmica, foi marcado pela destruição das construções. O estágio estrutural (tipo morfológico e fases estruturais) influenciou significativamente no estabelecimento da fauna associada. De forma geral, a fauna foi mais densa e diversa em recifes com maior complexidade estrutural (*ball-shaped structures* e erodidos/destruídos). Os resultados demonstraram que os recifes suportam uma comunidade bentônica complexa, mais densa e diversa que o substrato arenoso das praias adjacentes. O presente estudo é um passo importante para o entendimento do funcionamento do habitat em regiões tropicais, de sua importância para a diversidade local e do papel das flutuações ambientais na estruturação das comunidades bentônicas na costa amazônica.

ABSTRACT

Sabellariidae (Annelida: Polychaeta) are known for their ability to form reefs of high ecological significance in coastal regions all over the world. In contrast to the numerous studies carried out in temperate regions, little is known about the ecology of these in tropical regions. This study performed a spatial and temporal characterization of the *Sabellaria wilsoni* reef on Maiandeuá-Algodão Island (Amazon Coastline of Pará), studying aspects of the life story of its builders, the architecture of its aggregates and their implications on benthic macrofauna associated structure. Samplings were carried out over one year (May/2008 to April/2009), accompanying the structural changes in the reefs and associated macrofauna. Additionally a sampling occurred in November 2010 to compare the fauna on the reef and the adjacent sandy substrate. In addition to the biological samples, samplings were taken (salinity and suspended matter in the water, texture, chlorophyll-a, phaeopigments and organic matter in the sediment) and indirect acquisition of environmental data (climate data and wave modelling). The building species is dioecious, with sexual reproduction and with high reproductive capacity (early maturity, continuous spawning, more females etc.) as a way to occupy and persist in unstable environments. The rainy season (January to July) was characterized by a high density of Sabellariidae and growth of its reefs, while the dry season (August to December), due to increased hydrodynamics, was marked by the destruction of the buildings. The structural stage (morphological type and structural stages) significantly influenced the establishment of macrofauna associated. In general, the fauna was more dense and with higher diversity in reefs with greater structural complexity (*ball-shaped structures* and eroded /destroyed). The results showed that the reefs support a complex benthic community, more dense and diverse than the sandy substrate of the adjacent beaches. This study is an important step in the understanding of the functioning of habitat in tropical regions, its importance for the local diversity and the role of environmental fluctuations in the structure of benthic communities on the Amazon coast.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. (A) Esquemas com tipos estruturais e evolução dos recifes de <i>Sabellaria alveolata</i> , segundo proposto por Gruet (1972). (B) Diagrama mostrando as etapas do ciclo estrutural de recifes de <i>Sabellaria alveolata</i> , adaptado de Gruet (1986).....	4
Figura 2. Litoral amazônico e suas subdivisões fisiográficas. A seta no mapa indica a localização área de estudo, Ilha de Algodoal-Maiandeuá - PA.....	14
Figura 3. Área de estudo, Ilha de Algodoal-Maiandeuá, Município de Maracanã, Nordeste do Pará (Brasil). Locais de amostragem: (1) recife em plataforma em praia protegida; (2) recife em plataforma em praia semi-exposta; (3) recife em cogumelos (<i>ball-shaped structures</i>), em praia exposta.....	16
Figure 1.1. (A) Location of the <i>Sabellaria wilsoni</i> study reef on Algodoal-Maiandeuá Island in Pará, northern Brazil. Reef conditions: (B) preserved; (C) eroded; (D) under reconstruction.....	30
Figure 1.2. (A) Proportion of male and female <i>Sabellaria wilsoni</i> specimens collected between May 2008 and April 2009 on Algodoal-Maiandeuá Island, in Pará, Brazil. (B) Sex ratio by body length class. The asterisks indicate a significant deviation from a ratio of 1:1.....	34
Figure 1.3. Mean body length (thorax + abdomen) of the male and female <i>Sabellaria wilsoni</i> specimens collected between May 2008 and April 2009 on Algodoal-Maiandeuá Island, in Pará, Brazil. The vertical lines represent the standard error.....	35
Figure 1.4. Size-class frequency based on the measurement of the body length (thorax + abdomen) of the <i>Sabellaria wilsoni</i> specimens collected between May 2008 and April 2009 on Algodoal-Maiandeuá Island, in Pará, Brazil. N=100 (in each month).....	36
Figure 1.5. Stages of gonadal development in male and female <i>Sabellaria wilsoni</i> specimens collected from Algodoal-Maiandeuá Island, in Pará, Brazil. (A and E) Initial development; (B and F) maturing; (C and G) mature; (D and H) spawning. (*) Blood vessel; (S) inter-segmental septum; (T) gut wall; (P) parapodium; (PV) pre-vitellogenic oocyte; (V) oocyte in early vitellogenesis; (M) mature oocyte, late vitellogenic stage; (sg) spermatogonia; (sc) spermatocyte; (sz) sperm; (c) somatic cell, (thin arrow) oögonia; (thick arrow) inter-segmental septum.....	38
Figure 1.6. Reproductive events observed in female <i>Sabellaria wilsoni</i> collected between May 2008 and April 2009 on Algodoal-Maiandeuá Island, in Pará, Brazil. (A) gonadal stages: (I) initial development; (II) maturing; (III) mature; (IV) spawning. (B) number of oocytes in: (PV) previtellogenesis; (VM) early vitellogenesis; (VIT) late vitellogenesis; (Total) mean of the total number of oocytes per female.....	39
Figure 1.7. The stages of gonadal development observed in male <i>Sabellaria wilsoni</i> collected between May 2008 and April 2009 on Algodoal-Maiandeuá Island, in Pará, Brazil. (I) initial development; (II) maturing; (III) mature; (IV) spawning.....	40
Figura 2.1 – Localização da ilha de Algodoal-Maiandeuá (Costa Norte do Brasil) e da área de estudo - recife de <i>Sabellaria wilsoni</i>	60

Figura 2.2. Características ambientais entre maio de 2008 e abril de 2009 na Ilha de Algodão-Maiandeu: (A) Precipitação pluviométrica total e temperatura média do ar; (B) Salinidade e concentração de material em suspensão na água; (C) Velocidade média e direção predominante dos ventos e altura média de ondas; (D) Tensão de cisalhamento das ondas.....	64
Figura 2.3. Fases estruturais dos recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> na Ilha de Algodão-Maiandeu entre maio de 2008 e abril de 2009. (A) plataforma; (B) início de destruição; (C) destruição avançada; (D) implantação (E); crescimento.....	65
Figura 2.4. (A) Média mensal ($\pm$ erro padrão) da altura (linha) e do volume (barras) das amostras de recife. (B) Média mensal ($\pm$ erro padrão) da abundância de <i>Sabellaria wilsoni</i> entre maio de 2008 e abril de 2009. É indicado o início de cada fase estrutural: PL= plataforma; D1= destruição inicial; D2= destruição avançada; IM= implantação; GR= crescimento. Letras (a, b, c) nas barras representam diferenças significativas (Teste de Tukey, $p < 0,05$).....	66
Figura 2.5. Distribuição da abundância entre diferentes grupos taxonômicos e modos de vida para macrofauna associados a recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> , entre maio de 2008 e abril de 2009. As letras indicam o início de cada fase estrutural: PL= plataforma; D1= destruição inicial; D2= destruição avançada; IM= implantação; GR= crescimento.....	68
Figura 2.6. Representação bidimensional da MDS para macrofauna de recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> na Ilha de Algodão-Maiandeu ao longo dos meses de amostragem. (A) Agrupamento das amostras por períodos climáticos. (B) Agrupamento das amostras por fases do ciclo estrutural (PL=plataforma; D1=destruição inicial; D2= destruição avançada; IM= implantação; GR=crescimento).....	71
Figura 2.7. Descritores biológicos (média $\pm$ erro padrão) da macrofauna associada a recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> , entre maio de 2008 e abril de 2009. (A) Riqueza (linhas) e densidade (barras) de organismos. (B) Índices de diversidade (linha) e equitatividade (barras). É indicado o início de cada fase estrutural do recife (PL=plataforma, D1= destruição inicial, D2=destruição avançada, IM= implantação, GR = crescimento).....	73
Figura 2.8. Análises de Principais Componentes Canônicos (CAP) para dados de abundância da macrofauna bentônica associada aos recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> . (A) Vetores direcionais com espécies mais bem correlacionadas (Spearman >0.6) com os eixos da CAP. (B) Vetores direcionais com correlações entre eixos CAP e abundância de <i>Sabellaria wilsoni</i> , altura e volume das amostras de recifes (...). ..	77
Figura 3.1. Área de estudo, Ilha de Algodão-Maiandeu, nordeste do Estado do Pará, costa amazônica do Brasil. Localização dos recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> : (1) <i>ball-shaped structures</i> ; (2) plataforma.....	105
Figura 3.2. Recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> com diferentes morfologias – plataforma (A-D) e <i>ball-shaped structures</i> (E-H); e estados de conservação – preservados (A e E), erodidos (B e F), muito erodidos (C e G) e em recuperação (D e H).....	107
Figura 3.3. Análise de ordenação de componentes principais (PCA). O eixo 1 (<i>eigenvalue</i> = 2,8) e o eixo 2 (<i>eigenvalue</i> =1,5) explicam 47% e 24% da variação dos dados, respectivamente. São indicados os tipos de recifes e suas diferentes condições de conservação: pr = preservados; er = erodidos; ve= muito erodidos; e re= recuperação. MO= % matéria orgânica; Pheo-pig = concentração de feopigmentos.....	113

Figura 3.4. Descritores biológicos (média $\pm$ erro padrão) da macrofauna associada a recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> com diferentes morfologias e estados de conservação estrutural na Ilha de Algodual-Maiandeuá (Brasil). Densidade (A), riqueza (B), diversidade (C) e equitatividade (D). As letras acima das barras indicam o resultado dos testes de contraste de média, sendo que A $\neq$ B (comparações entre recifes) e a $\neq$ b (comparações entre estados de conservação dentro de cada recife), significativamente ($p < 0,05$).....	117
Figura 3.5. Representação bidimensional da MDS para macrofauna associada a recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> nas ocasiões de amostragem na Ilha de Algodual-Maiandeuá (Brasil). (A) período chuvoso; (B) período seco; (C) recife em plataforma. (D) <i>ball-shaped structures</i> . Condições de conservação: pr= preservados; er = erodidos; ve = muito erodidos;re = em recuperação. As barras separam tipos de recife (A e B) e períodos climáticos (C e D). As elipses separam as condições de conservação.....	119
Figura 3.6. Resultado gráfico da análise de correspondência canônica. (A) diagrama com vetores canônicos; (B) diagrama com táxons mais bem correlacionados com os eixos. Condições de conservação dos recifes: pr = preservados;er = erodidos; ve= muito erodidos; re= recuperação.....	122
Figura 4.1. Ilha de Algodual-Maiandeuá (Norte do Brasil). No detalhe a esquerda, fotografia do recife de <i>Sabellaria wilsoni</i> , e a direita desenho amostral nos diferentes ambientes e zonas.....	146
Figura 4.2. Composição granulométrica do sedimento de recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> e da praia adjacente na Ilha de Algodual-Maiandeuá (Brasil).....	149
Figura 4.3. Frequência de classes de diâmetro da coroa opercular para <i>Sabellaria wilsoni</i> conforme zonas de amostragem. n=número de indivíduos medidos.....	152
Figura 4.4. Descritores biológicos (média $\pm$ erro padrão) da macrofauna associada ao recife de <i>Sabellaria wilsoni</i> e de praia arenosa da Ilha de Algodual-Maiandeuá (Pará-Brasil). Densidade (A), riqueza (B), diversidade (C) e equitatividade (D). São apresentados os resultados dos testes de variância (F e P) e contraste de médias. Letras distintas sobre as barras representam diferenças significativas (Teste de Tukey, $p < 0,05$).....	153
Figura 4.5. Representação bidimensional no MDS de amostras da macrofauna de diferentes ambientes (recifes e praia) e zonas (exposta e protegida/ inferior e superior). Círculos representam grupos com 30% de similaridade.....	154
Figura 4.6. Resultado da análise de agrupamento (CLUSTER) utilizando a matriz de similaridade (índice de Bray-Curtis) entre as espécies mais abundantes (abundância relativa > 10%) da macrofauna.....	156

LISTA DE TABELAS

Table 1.1. Environmental characteristics and condition of the <i>Sabellaria wilsoni</i> reefs monitored between May, 2008, and April, 2009, on Algodoal-Maiandeuá Island (Brazil). Temp. = mean monthly temperature; Rainfall = total monthly precipitation; Velocity = mean monthly wind velocity; Hs = mean monthly significant wave height; Shear stress = mean monthly and maximum wave-induced bottom shear stress.....	33
Table 1.2. Description of the stages of gonadal development in female and male <i>Sabellaria wilsoni</i> observed through histological examination.....	37
Tabela 2.1. Táxons mais abundantes (> 1% do total) da macrofauna associada aos recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> entre maio de 2008 e abril de 2009. São apresentados a densidade média (ind. L ⁻¹) e o erro padrão.....	69
Tabela 2.2. Resultado da análise permutacional multivariada (PERMANOVA) para as comparações da macrofauna bentônica associada. <i>Design I</i> – trifatorial misto: período climático (fixo), fase estrutural do recife (fixo, aninhado em período climático) e meses (aninhado em fase estrutural). <i>Design II</i> – unifatorial: fase do ciclo estrutural do recife (PL=plataforma, D1= destruição inicial, D2=destruição avançada, IM= implantação, GR = crescimento).....	70
Tabela 2.3. Resultado da análise de variância (ANOVA) para a comparação dos descritores da macrofauna associada. <i>Design I</i> – trifatorial misto: período climático (fixo), fase estrutural do recife (fixo, aninhado em período climático) e meses (aleatório, aninhado em período e fase estrutural). <i>Design II</i> – unifatorial: fase do ciclo estrutural do recife e teste Tukey para as comparações aos pares, (PL=plataforma, D1= destruição inicial, D2=destruição avançada, IM= implantação, GR = crescimento).....	73
Tabela 2.4. Resultado da análise SIMPER para macrofauna associada nas diferentes fases do ciclo estrutural dos recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> . Os táxons que contribuíram com cerca de 60% da similaridade e estão ordenados em ordem decrescente de contribuição. A= anêmonas; C= crustáceos; M = moluscos; P= poliquetas; O= oligoquetos.....	75
Tabela 2.5. Coeficientes de Sperman para as correlações entre as variáveis biológicas e as medidas estruturais do recife.....	76
Tabela 3.1. Variáveis ambientais registradas na Ilha de Algodoal-Maiandeuá (Brasil) entre maio de 2008 e abril de 2009. (*) meses de amostragem. ¹ Total mensal acumulado; ² Média mensal (±SE).....	111
Tabela 3.2. Características dos recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> com diferentes morfologias e nos diferentes estados de conservação estrutural na Ilha de Algodoal-Maiandeuá (Brasil).....	112
Tabela 3.3. Densidade (média e erro padrão) de <i>Sabellaria wilsoni</i> para os tipos de recifes nas ocasiões de amostragem na Ilha de Algodoal-Maiandeuá (Brasil). As letras indicam o resultado dos testes de Tukey, sendo que médias com diferentes sobrescritos diferem significativamente (p<0.05), onde A≠B (comparações entre recifes) e a≠b (comparações entre estados de conservação dentro de cada recife).....	112

Tabela 3.4. Distribuição dos táxons da macrofauna associada a recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> na Ilha de Algodual-Maiandeuá (Brasil) em diferentes grupos taxonômicos e estratégias ecológicas. São apresentados o número de táxons e a participação relativa de cada categoria na abundância total.....	114
Tabela 3.5. Ranque com os cinco táxons mais abundantes (participação > que 1% na abundância total) da macrofauna associada a recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> com diferentes morfologias e estados de conservação estrutural na Ilha de Algodual-Maiandeuá (Brasil).....	116
Tabela 3.6. Resultados das análises de variância tri-fatorial para os descritores biológicos, utilizando o tratamento tipo de recife, período climático e estado de conservação aninhado no período.....	117
Tabela 3.7. Resultado da análise permutacional multivariada (PERMANOVA) comparando a estrutura da comunidade macrobentônica entre recife (plataforma e cogumelo), período climático (seco e chuvoso) e estado de conservação (preservado, erodido, muito erodido e recuperação) aninhado dentro do período.....	119
Tabela 3.8. Similaridade entre as amostras dos recifes nos diferentes estados de conservação. Os táxons que contribuíram com cerca de 70% da similaridade total estão ordenados em ordem decrescente de contribuição. P = Polychaeta; M = Mollusca; C = Crustacea.....	120
Tabela 4.1. Características do sedimento que compõe os recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> e a praia adjacente na Ilha de Algodual-Maiandeuá. As letras indicam o resultado dos testes de Tukey, sendo que $a \neq b$ ($p < 0,05$).....	150
Tabela 4.2. Lista geral de táxons da macrofauna registrados associados a recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> e em praia arenosa da Ilha de Algodual-Maiandeuá (Pará-Brasil).....	151
Tabela 4.3. Dissimilaridade entre as amostras de diferentes ambientes (recife e praia) e zonas (exposta e protegida/ inferior e superior). Os táxons que contribuíram com cerca de 50% da dissimilaridade entre os tratamentos estão ordenadas em ordem decrescente. > = Indicação de onde foram registrados os maiores valores de densidade média do táxon.....	155

SUMÁRIO

I - INTRODUÇÃO GERAL	1
II – OBJETIVOS	10
III - ÁREA DE ESTUDO	13
IV - METODOLOGIA GERAL	15
V - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	17
 CAPÍTULO I – Biologia reprodutiva de <i>Sabellaria wilsoni</i> (Sabellariidae: Polychaeta): um importante engenheiro de ecossistema na Costa Amazônica	
1.1. Introdução.....	27
1.2. Material e Métodos.....	29
1.3. Resultados	33
1.4. Discussão.....	41
1.3. Referências Bibliográficas.....	48
 CAPÍTULO II – Recifes arenosos de <i>Sabellaria wilsoni</i> (Polychaeta, Sabellariidae) na Costa Amazônica (Pará, Brasil): dinâmica estrutural e seus efeitos sobre a macrofauna bentônica associada	
2.1. Introdução.....	56
2.2. Material e Métodos.....	58
2.3. Resultados	63
2.4. Discussão.....	78
2.3. Referências Bibliográficas.....	92
 CAPÍTULO III – Macrofauna bentônica associada aos recifes de <i>Sabellaria wilsoni</i> (Polychaeta: Sabellariidae) na Costa Amazônica do Brasil: efeitos da morfologia dos agregados e de suas variações espaço-temporais	
3.1. Introdução.....	102
3.2. Material e Métodos.....	104
3.3. Resultados	111
3.4. Discussão.....	123
3.3. Referências Bibliográficas.....	132
 CAPÍTULO IV – <i>Sabellaria wilsoni</i> (Polychaeta: Sabellariidae): engenheiro de ecossistema e promovedor da diversidade do macrobentos em praias arenosas amazônicas	
4.1. Introdução.....	142
4.2. Metodologia.....	144
4.3. Resultados.....	149
4.5. Discussão.....	157
3.3. Referências Bibliográficas.....	166
 CONSIDERAÇÕES FINAIS E PESPECTIVAS	172
ESTUDOS COMPLEMENTARES	176
APÊNDICE I.....	177
ANEXO	183

I. INTRODUÇÃO GERAL

As associações animais mono- e poliespecíficas são comuns em comunidades bentônicas em variados ambientes marinhos (Toonen & Pawlik, 1994). Os animais podem se agrupar por diversas razões, que abrangem duas circunstâncias básicas: 1) estes são independentemente atraídos para um mesmo habitat ou outro recurso; ou 2) associam-se por vantagens advindas da vida em agregados. Nos casos monoespecíficos a vida em grupos aumenta, principalmente, as chances de sobrevivência de larvas e juvenis e de adultos encontrarem parceiros para a reprodução (Heip, 1975, Levitan, 1993, Toonen & Pawlik, 1994). Por sua vez, para grupos multiespecíficos os benefícios relacionam-se à geração de habitats e de recursos alimentares (Jones & Gutiérrez, 2007).

Dentro das comunidades bentônicas, muitos organismos sésseis abrigam uma variedade de pequenos invertebrados que vivem como endo- ou epibiontes. Associações de esponjas (Frith, 1976), corais (Young, 1986) e moluscos (Thiel & Ullrich, 2002) são, por exemplo, microhabitats amplamente utilizados, fornecendo abrigo e proteção para muitas espécies. Outros animais, embora não disponibilizem diretamente sua superfície e cavidades corporais como moradia, são capazes de construir estruturas físicas estáveis, adequadas ao estabelecimento e sobrevivência de uma biota diversificada. Entre essas estruturas podem ser citadas as galerias de Teredinidae (Aviz *et al.*, 2009) e Thalassinidae (Branch & Pringle, 1987) e os tubos de Polychaeta (Sepúlveda *et al.*, 2003).

Os Sabellariidae são poliquetas sedentários que vivem em tubos fixados em substrato rochoso ou sobre outra estrutura estável, como algas, conchas de moluscos, ou até troncos e raízes de mangue (Gruet, 1972a, Uebelacker, 1984, Pohler, 2004). (Dubois *et al.*, 2006)(Dubois *et al.*, 2006)(Dubois *et al.*, 2006)(Dubois *et al.*, 2006)Os tubos são feitos com grãos de areia e outros materiais (fragmentos de conchas, carapaças de foraminíferos etc.), unidos por secreções (cimento) protéicas ricas em cálcio, fósforo e magnésio (Vovelle,

1965, Fournier *et al.*, 2010). A agregação de milhares a milhões de indivíduos é capaz de formar estruturas sólidas compactas, consideradas como recifes biológicos (Holt *et al.*, 1998). Esses recifes ocorrem na linha de costa de várias partes do mundo, em águas temperadas e tropicais, incluindo Europa (Wilson, 1971, Dias & Paula, 2001), Américas (Gore *et al.*, 1978, McCarthy *et al.*, 2003, Sepúlveda *et al.*, 2003), Ásia (Achary, 1969, Pohler, 2004) e Austrália (Shepherd & Thomas, 1982).

Sabelarídeos são capazes de selecionar e converter grandes volumes de areia em recifes, estabilizando sedimentos móveis e diminuindo a disponibilidade de grãos no ambiente (Kirtley, 1967, Multer & Millmann, 1967, Gram, 1968). Construções bem desenvolvidas podem amortecer o impacto direto de ondas e correntes e diminuir processos erosivos (Kirtley, 1967, Kirtley & Tanner, 1968). Além disso, os recifes são hábitat para uma grande variedade de organismos bentônicos (Gruet, 1971, Anádon, 1981), que encontram neles estrutura estável para fixação, proteção contra rigidez ambiental e predação, além de recursos alimentares variados (Gore *et al.*, 1978). Os recifes são frequentemente citados como ambientes de alta diversidade de espécies, em geral mais ricos e produtivos que os substratos inconsolidados adjacentes (Gherardi & Cassidy, 1994, Hiscock, 2004) ou os fundos duros rochosos sem recifes (George & Warwick, 1985).

A capacidade de modificar os ambientes e estruturar as comunidades biológicas faz com que os sabelarídeos sejam considerados importantes engenheiros alogênicos do ecossistema (Dubois *et al.*, 2002, Ataíde *et al.*, 2014). Engenheiros do ecossistema é a denominação atribuída aos organismos que criam, modificam ou mantêm habitats ao causarem mudanças no estado físico de materiais bióticos e/ou abióticos e que, direta ou indiretamente, modulam a disponibilidade de recursos para outras espécies (Jones *et al.*, 1994, Jones *et al.*, 1997). Os engenheiros podem ser classificados como: (i) autogênicos, que são aqueles que causam mudanças físicas no ambiente através de processos endógenos, ou

seja, por meio dos seus próprios tecidos vivos ou mortos (e.g., esponjas e corais), e (ii) alogênicos, que são organismos que alteram o ambiente ao transformarem materiais (vivos ou não vivos) de uma forma física em outra por meio de processos mecânicos ou outros (e.g., bioconstrutores, como os sabelarídeos)(Jones *et al.*, 1994).

A família Sabellariidae é composta por cerca de 120 espécies (Kirtley, 1994, Capa *et al.*, 2012), mas poucas destas (*Gunnarea gaimardi*, *Idanthyrus pennatus*, *I. saxicavos*, *Phragmatopoma caudata*, *P. californica*, *P. virgini*, *Neosabellaria cementarium*, *Sabellaria alveolata*, *S. nanella*, *S. pectinata*, *S. spinulosa*, *S. vulgaris* e *S. wilsoni*) são capazes de formar recifes, os quais (dependendo da espécie) ocorrem do entremarés ao infralitoral raso (Kirtley, 1994, Fournier, 2010, Lomônaco *et al.*, 2012, Bremec *et al.*, 2013, Ataíde *et al.*, 2014). Os mais extensos recifes são construídos por algumas espécies de *Sabellaria* e *Phragmatopoma*, que alcançam até vários quilômetros em praias arenosas.

Alguns fatores têm sido considerados diretamente relacionados com o estabelecimento e distribuição dos recifes de Sabellariidae, tais como: a disponibilidade de larvas no plâncton para o assentamento em massa durante a colonização primária e para a manutenção das construções já estabelecidas (Gruet, 1971, Gruet, 1972a); a presença de substrato consolidado para o assentamento e recrutamento larval (Wilson, 1970a, Pawlik & Faulkner, 1986); o suprimento de grãos de areia adequados à construção dos tubos (Vovelle, 1965); e, sobretudo, o hidrodinamismo, que deve ser adequado ao assentamento larval (Pawlik *et al.*, 1991, Pawlik & Butman, 1993), permanência das construções e sobrevivência dos adultos (Wilson, 1971, Gruet, 1986, McCarthy *et al.*, 2003).

Recifes de sabelarídeos podem ter variadas morfologias e graus de desenvolvimento (Gruet, 1971, Gruet, 1972a, Gruet, 1986), sendo constantemente erodidos pela ação hidrodinâmica e quando maduros podem até ser totalmente destruídas (Gruet, 1986). Gruet (1972a, 1986), após dez anos de observações das construções de *S. alveolata*

na Baía do Monte Saint-Michel (Costa da França), propôs um modelo de desenvolvimento e resumizou quatro fases do processo de colonização da espécie (Figura 1):

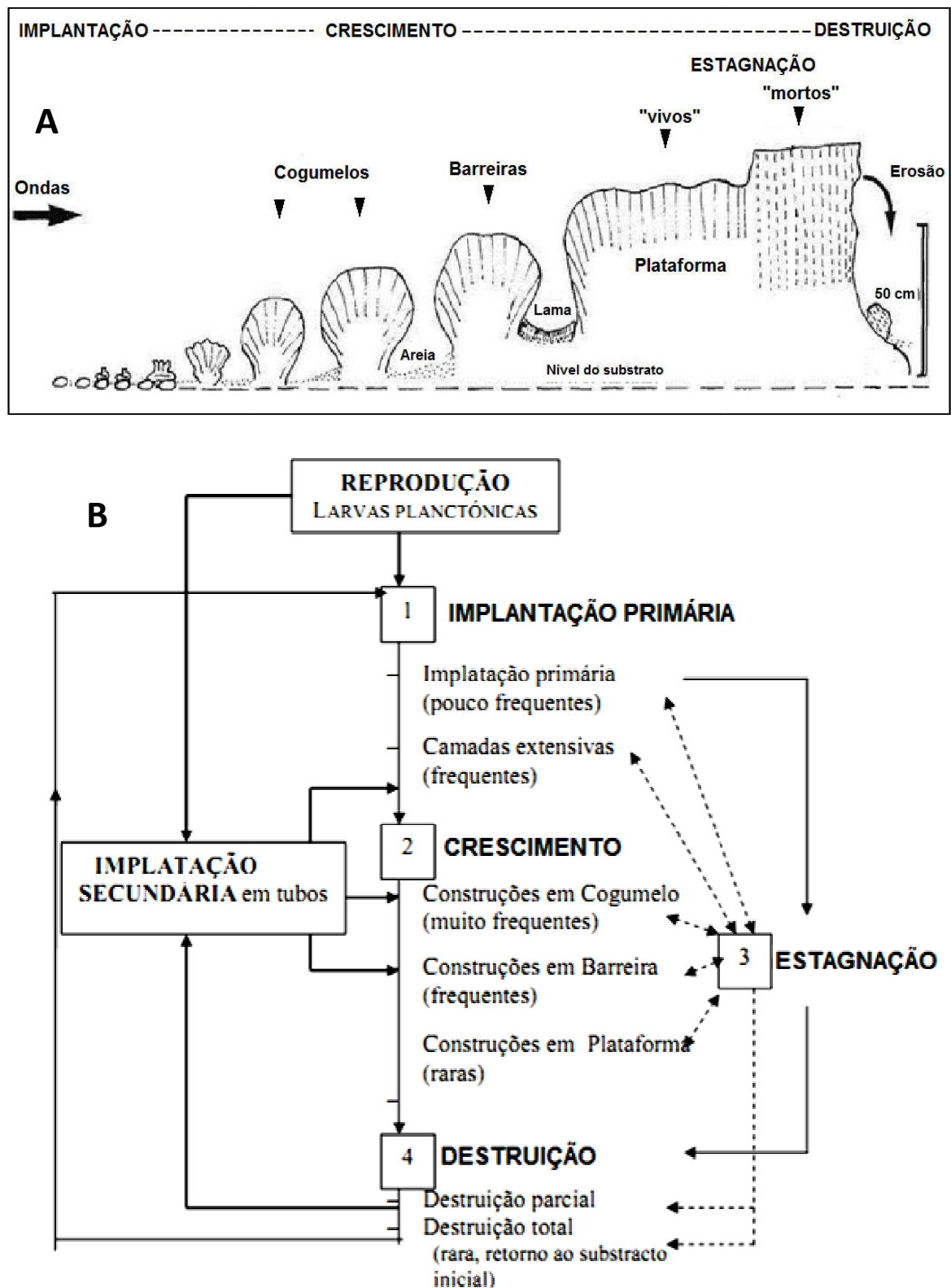


Figura 1. (A) Esquemas com tipos estruturais e evolução dos recifes de *Sabellaria alveolata*, segundo proposto por Gruet (1972). (B) Diagrama mostrando as etapas do ciclo estrutural de recifes de *S. alveolata*, adaptado de Gruet (1986).

- 1. Implantação.** A implantação pode ser primária, quando o assentamento das larvas ocorre diretamente no substrato, ou secundária, quando se dá sobre os tubos antigos de indivíduos mais velhos (Gruet, 1986). Os juvenis constroem inicialmente tubos sub-horizontais, que tomam disposição vertical, agrupando-se e tornando-se mais numerosos (Gruet, 1972a). A atração das larvas por tubos pré-existentes (vivos ou mortos), devido a mecanismos específicos quimiosensoriais (Pawlik, 1986, Pawlik, 1988), é importante para explicar a formação de recifes. A intensidade do assentamento é de fundamental importância para o desenvolvimento das construções e deve permitir a ocupação máxima do substrato após a implantação (Wilson, 1971).
- 2. Crescimento.** Na fase de crescimento, o contínuo agrupamento dos tubos dá origem a pequenos aglomerados isolados, que evoluem para formações densas com aspecto arredondado, chamados de cogumelos ou *ball-shaped structures*. A união dos cogumelos forma barreiras, separadas por grandes poças residuais (Gruet, 1972a). O crescimento das formações em altura e extensão ocorre devido o assentamento contínuo de novos indivíduos sobre tubos antigos e sobre as lacunas livres no substrato (Gruet, 1986). As construções em plataforma, originadas da adesão de várias barreiras, constituem o estágio final de ocupação do substrato e raramente são alcançadas, dado que em geral, cessam nos estágios anteriores de desenvolvimento, seguidos por períodos de estagnação, quando param de crescer em altura e extensão, ou são destruídas (Gruet, 1986).
- 3. Estagnação.** A estagnação, momento em que os recifes param de crescer em altura e extensão, pode ser enfrentada tanto por construções desenvolvidas (cogumelos, barreiras e plataformas), quanto em estágios iniciais de

desenvolvimento. A interrupção do crescimento ocorre devido à própria maturidade dos recifes e/ou dos vermes construtores, à falta de hidrodinamismo e suprimento de areia, ou ainda devido a períodos sem assentamento. A estagnação pode ser seguida por novos períodos de crescimento ou pela destruição dos recifes.

4. **Destruição.** A destruição é resultado da morte massiva dos vermes que deixam de fazer a manutenção das construções, tornando-as frágeis a ação das ondas e ventos (Gruet, 1986). Muitas vezes, os recifes são erodidos até seu desaparecimento completo ou parcial, devido ao seu próprio crescimento em altura, que acarreta diminuição na chegada de água no topo das construções, acúmulo de excretas e partículas finas, entupimentos dos tubos e auto-asfixia dos vermes; ou ainda leva a uma deficiência na manutenção de areia para reconstrução e no tempo de emersão dos tubos (Gruet, 1971, Gruet, 1972a). Condições hidrodinâmicas extremas (Gruet, 1971, Wilson, 1971), com destruição física e assoreamento por areia e lama (Gruet, 1971, Wilson, 1971, Desroy *et al.*, 2011), frios excepcionais (Hommeril & Larssonneur, 1963), impactos antrópicos por pisoteio e pesca (Vorberg, 2000, Dubois *et al.*, 2002), infestação por epibiontes (Dubois *et al.*, 2006) e déficits no assentamento de juvenis (Wilson, 1971, Gruet, 1972a), também são citados como causas da destruição das construções. Embora de menos impacto, a predação por peixes e caranguejos pode produzir fendas e buracos na estrutura de recifes, deixando-os suscetíveis a erosão (Wilson, 1971).

Após a destruição um novo período de implantação poderá ser iniciado, de acordo com condições biológicas e físicas favoráveis. A evolução de um recife pode nem sempre acontecer de acordo com um ciclo morfológico completo (Figura 1B). Em Monte Saint-

Michel, Gruet (1972a) observou que ciclos completos de colonização ocorreram em certas áreas, perdurando os dez anos do estudo; já em outras porções da costa apenas uma fase ou estágio estrutural foi observado. Vários outros estudos apontam os recifes de sabelarídeos como ambientes intermitentes, que podem desaparecer e reaparecer em até alguns meses (Porras *et al.*, 1996, Hendrick & Foster-Smith, 2006, Brown & Miller, 2011).

Estudos em regiões temperadas têm revelado que a dinâmica estrutural dos recifes é um importante estruturador para a fauna associada, contudo são raros os acompanhamentos durante ciclos de colonização. Estudos com recifes de *S. alveolata*, têm encontrado fauna diferenciada ao se comparar recifes com diferentes morfologias e/ou em distintos estágios de desenvolvimento (Gruet, 1971, Gruet, 1972b, Gruet, 1975, Porras *et al.*, 1996, Dias & Paula, 2001, Dubois *et al.*, 2002). De forma geral, construções erodidas e em fase de destruição, apresentam fauna associada mais densa e rica, principalmente de formas epifaunais, quando comparadas com aquelas bem preservadas (Gruet, 1971, Gruet, 1972b, Porras *et al.*, 1996). Igualmente, recifes em cogumelos são mais favoráveis à fauna associada que as plataformas (Dubois *et al.*, 2002). Tais resultados têm sido associados, sobretudo, à maior disponibilidade e heterogeneidade espacial e a oxigenação no interior das construções (Dias & Paula, 2001, Dubois *et al.*, 2002).

A singularidade das construções dos Sabellariidae e sua importância ecológica como estruturadores para as comunidades bentônicas têm levado seus representantes a serem alvos de amplos estudos científicos, contudo, boa parte do conhecimento produzido é sobre as espécies de águas temperadas, nomeadamente *S. alveolata* na Europa. Em águas tropicais, a espécie *P. caudata*, às vezes referida como *P. lapidosa* (sinônimo subjetivo) é a melhor estudada.

Não incluindo os estudos de taxonomia e filogenia, os demais trabalhos têm avaliado principalmente a morfologia (Gruet, 1972a, Thomas, 1994), granulometria e composição dos

tubos (Vovelle, 1965, Gram, 1968, Kirtley & Tanner, 1968, Gruet, 1984, Main & Nelson, 1988, Naylor & Viles, 2000, Stewart *et al.*, 2004) e do cimento (Zhao *et al.*, 2005, Stevens *et al.*, 2007, Fournier *et al.*, 2010); aspectos reprodutivos (Wilson, 1968b, Gruet & Lassus, 1983, McCarthy *et al.*, 2003, Culoty *et al.*, 2010); metamorfose, assentamento e recrutamento larval (Wilson, 1968a, Wilson, 1970b, Pawlik, 1986, Pawlik, 1988, Pawlik *et al.*, 1991, Pawlik, 1992, Pawlik & Butman, 1993, Pawlik & Mense, 1994, Ayata *et al.*, 2009); dinâmica temporal e espacial das construções e construtores (Wilson, 1971, Gruet, 1972a, Wilson, 1974, Curtis, 1978, Gruet, 1986, Marchand & Cazoulat, 2003, Desroy *et al.*, 2011); além da fauna associada (Rivosecchi, 1961, Achary, 1969, Gruet, 1971, Gruet, 1972b, Gruet, 1975, Gore *et al.*, 1978, Anádon, 1981, Horne, 1982, Posey *et al.*, 1984, Almaça, 1987, Almaça, 1990, Mettam, 1992, Gherardi & Cassidy, 1994, Porras *et al.*, 1996, Killeen & Light, 2000, Dias & Paula, 2001, Nicoletti *et al.*, 2001, Dubois *et al.*, 2002, Sepúlveda *et al.*, 2003, De Leon-Gonzalez & Diaz Castaneda, 2006, Dubois *et al.*, 2006, La Porta & Nicoletti, 2009, Bremec *et al.*, 2013).

No Brasil, as pesquisas sobre Sabellariidae se concentram nas regiões sul e sudeste e a maioria trata de *P. caudata*. A quase totalidade dos estudos compreende breves notas sobre a ocorrência e ecologia das espécies (Nonato & Péres, 1961, Narchi & Rodrigues, 1965, Fanta, 1968, Amaral, 1987) e observações preliminares da fauna associada aos recifes (Fausto-Filho & Furtado, 1970), principalmente de associações de crustáceos (Pinheiro *et al.*, 1997, Micheletti-Flores & Negreiros-Fransozo, 1999, Fransozo & Bertini, 2001, Bosa & Masunari, 2002a, Bosa & Masunari, 2002b). Trabalhos mais abrangentes sobre a macrofauna associada incluem os de Souza (1989), no litoral de São Paulo, comparando recifes de *P. caudata*, em áreas com diferente exposição e tempo de emersão das marés, e o de Lomônaco *et al.* (2012), no litoral de João Pessoa (NE), que avaliou o efeito da hidrodinâmica sobre a estrutura populacional e fauna associada em recifes de *Sabellaria* spp.

Sabellaria wilsoni Lana and Gruet 1989 é endêmica do Atlântico, ocorrendo do Golfo do México a Argentina, comumente em águas rasas de estuários e plataforma continental (Lana & Bremec, 1994, Santos *et al.*, 2014). No Brasil, *S. wilsoni* tem ocorrência documentada para o Paraná (Lana & Gruet, 1989), Paraíba (Santos *et al.*, 2011), Rio Grande do Norte (Santos *et al.*, 2014) e Pará (Ataide *et al.*, 2014). Com exceção a Ilha de Algodoal-Maiandeuá (Costa do Pará), a espécie comumente constrói pequenos agregados em substrato rochoso e só havia sido encontrada formando recife, quando associada a outros sabelarídeos (como *P. caudata* e *S. nanella*)(Lomônaco *et al.*, 2012).

Os recifes de *S. wilsoni* na Ilha de Algodoal-Maiandeuá se estabelecem em substratos rochosos diversificados e sob distintas condições hidrodinâmicas, o que se reflete no seu grau de desenvolvimento e morfologia. Observou-se que tais construções eram erodidas ao longo do ano, podendo até desaparecer por completo durante alguns meses e em certos locais. Essas observações levaram ao desenvolvimento do projeto “Influência das variações ambientais na estruturação de comunidades biológicas costeiras amazônicas: exemplo comunidade macrobentônica associada a recifes arenosos de *Sabellaria wilsoni* (Polychaeta: Sabellariidae)”, financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq)/processo nº 486204/2007. A presente tese foi desenvolvida no âmbito desse projeto, assim como trabalhos de Pinto (2011), com resultados preliminares da biologia da espécie construtora, e os de Faria (2011) e Ataíde (2012, 2014), que investigaram a comunidade macro e meiofaunística associadas a diferentes tipos de recifes, respectivamente.

A presente tese se propõe a caracterizar, no tempo e no espaço, os recifes biológicos de *Sabellaria wilsoni* na Ilha de Algodoal-Maiandeuá, descrevendo suas bioconstruções, aspectos da dinâmica populacional dos seus construtores e a estrutura da macrofauna bentônica associada.

II. OBJETIVOS

2.1. Gerais

Descrever as variações espaciais e temporais dos recifes de *Sabellaria wilsoni* na Ilha de Maiandeuá-Algodoal (PA), dando enfoque a biologia de seus construtores, a morfologia dos seus agregados e suas implicações na estrutura da macrofauna bentônica associada; correlacionando essas variações com as flutuações ambientais.

2.2. Objetivos específicos

Capítulo I – Biologia reprodutiva de *Sabellaria wilsoni*.

- Caracterizar o tipo de reprodução e a proporção sexual;
- Descrever as estruturas reprodutivas e propor uma classificação dos estágios de desenvolvimento gonadal para machos e fêmeas;
- Indicar o período reprodutivo.
- Avaliar a influência das variações ambientais sazonais nas condições estruturais dos recifes e no ciclo reprodutivo da espécie.

Principal hipótese abordada:

◦ As estratégias reprodutivas de *Sabellaria wilsoni* na costa amazônica são moduladas pelas características ambientais e suas modificações sazonais (nesse caso, espera-se encontrar picos reprodutivos como resposta aos eventos ambientais sazonais).

Capítulo II – Dinâmica estrutural dos recifes de *Sabellaria wilsoni* e sua influência na macrofauna bentônica associada.

- Descrever as variações temporais na estrutura morfológica dos recifes e na densidade populacional de *S. wilsoni* ao longo de um ano;

- Descrever as variações temporais e espaciais na estrutura da macrofauna bentônica associada a recifes de *S. wilsoni* ao longo de um ano;
- Relacionar as variações da macrofauna bentônica com as mudanças estruturais dos recifes, flutuações populacionais de *S. wilsoni*, assim com os fatores ambientais considerados.

Principais hipóteses abordadas:

- Recifes de *S. wilsoni* em diferentes fases estruturais refletem flutuações na densidade de seus construtores (nesse caso, esperam-se maiores densidade de vermes em recifes bem preservados e em crescimento).
- Recifes de *S. wilsoni* em diferentes fases estruturais apresentam assembléias bentônicas associadas distintas. Nesse caso, espera-se encontrar diferente composição e maior densidade e diversidade de táxons em recifes desestruturados e com baixa densidade de construtores.

Capítulo III – A morfologia dos recifes e a macrofauna bentônica associada

- Descrever e comparar, temporalmente, a estrutura da macrofauna bentônica associada a recifes com diferentes morfologias (plataforma e cogumelos) e em distintas condições hidrodinâmicas (praia protegida e exposta).

Principais hipóteses abordadas:

- Recifes desenvolvidos de *S. wilsoni* com diferentes morfologias (plataforma e cogumelos) e sob distintas condições hidrodinâmicas (praia protegida e exposta) sustentam assembléias bentônicas associadas diferenciadas. Nesse caso, espera-se encontrar diferente composição e maior densidade e diversidade de táxons em recifes em cogumelos em praia exposta;

◦ A desestruturação dos diferentes recifes de *S. wilsoni* afeta a macrofauna bentônica associada. Nesse caso, espera-se encontrar diferente composição e maior densidade e diversidade de táxons em construções desestruturadas, sendo que a forma e intensidade dessas mudanças refletirão a exposição hidrodinâmica e morfologia inicial do recife.

Capítulo IV - *Sabellaria wilsoni* e o seu papel como engenheiro de ecossistema

- Descrever os principais efeitos da presença dos recifes de *S. wilsoni* sobre a estrutura da comunidade bentônica de uma praia arenosa da ilha.

Principais hipóteses abordadas:

◦ A estrutura da macrofauna bentônica associada aos recifes de *S. wilsoni* é diferente daquela encontrada no sedimento arenoso da praia adjacente, uma vez que, os recifes constituem um substrato distinto e mais favorável à fauna. Nesse caso, espera-se encontrar diferente composição e maior densidade e diversidade de táxons nos recifes.

◦ A diferente ação hidrodinâmica e exposição tidal sobre o recife são fatores estruturadores tanto para seus construtores, quanto para associações macrobentônicas. Nesse caso, espera-se encontrar menor densidade de sabelarídeos, diferente composição e maior densidade e diversidade de táxons associados em áreas do recife mais expostas às ondas.

III. ÁREA DE ESTUDO

O litoral amazônico brasileiro, compreendido entre o Cabo Orange no Amapá (05°N e 51°W) e a Ponta de Tubarão no Maranhão (04° s e 43°W), pode ser subdividido em três grandes macrocenários fisiográficos (Figura 2): (i) Litoral Norte; (ii) Golfão Amazônico; e (iii) as Reentrâncias Paraense-Maranhenses (Diegues & Rosman, 1998, Mendes, 2005). Devido à grande influência do Rio Amazonas, os dois primeiros setores são dominados pelos processos de transporte e deposição fluvial, com águas de baixas salinidades e sedimento predominantemente lamoso. Nas reentrâncias paraense-maranhenses, onde se localiza a Ilha de Algodoal-Maiandeuá, a costa se apresenta bastante recortada, com um grande número de baías e estuários de baixa profundidade. Nessa porção do litoral a influência fluvial é menor e podem ser encontradas águas de maior salinidade, planícies essencialmente arenosas e exposição de formações rochosas (Franzinelli, 1990, Filho, 2005, Souza Filho *et al.*, 2005).

A Ilha de Maiandeuá (00°34'35"S, 00°40'00"S, 47°39'35"W e 47°31'25"W), localmente conhecida como Ilha de Algodoal, está situada no Município de Maracanã no nordeste paraense e é circundada por rios (Marapanim a oeste e Maracanã a leste) e pelo Oceano Atlântico (na porção nordeste) (Figura 3). A ilha constitui uma Área de Proteção Ambiental (APA Algodoal-Maiandeuá, Lei Estadual nº. 5.621 de 27 de novembro de 1990), onde podem ser encontrados diversos ambientes como praias, dunas, manguezais, apicuns, restingas e vegetação secundária (Vidal & Mascarenhas, 2012). *Sabellaria wilsoni* coloniza os afloramentos rochosos (lateritas do grupo Barreiras) que ocorrem na zona do médiolitoral inferior e infralitoral raso nas praias arenosas que circundam a ilha (pers. obs.).

A região possui regime de macromarés semi-diurnas, com amplitudes de 3-3,5 m (máres de quadratura) a 4-7 m (máres de sizígia) (Araujo da Silva *et al.*, 2009). Na ilha as praias oceânicas têm correntes da ordem de 1 a 2 m.s⁻¹ com caráter bidirecional e as ondas

têm em média 1 m de altura (Silva *et al.*, 2011). As praias são formadas, sobretudo, por areias finas e apresentam longas zonas de médiolitoral (200 a 400 m) (Rosa Filho *et al.*, 2011).



Figura 2. Litoral amazônico e suas subdivisões fisiográficas. A seta no mapa indica a localização área de estudo, Ilha de Algodão-Maiandeuá – PA. Fonte: *Google Earth*.

O clima da região é tropical úmido com temperatura média anual em torno de 27,7°C, com pequena amplitude térmica ao longo do ano (até 5°C) (Martorano *et al.*, 1993). A precipitação pluviométrica anual na costa nordeste do Pará varia entre 2100 a 2800 mm, com precipitação total da ordem de 1657 mm no período chuvoso (janeiro a julho) e de 487 mm no meses seguintes (período seco ou menos chuvoso) (Moraes *et al.*, 2005).

IV. METODOLOGIA GERAL

A área de estudo foi visitada nos meses de maio e abril de 2008, a fim de mapear a ocorrência dos recifes de *Sabellaria wilsoni* e para a escolha dos locais apropriados para as coletas. Manchas de recifes fixadas em afloramento rochoso foram selecionadas tentando abranger diferentes tipos estruturais de recifes, distintas condições do substrato de fixação e graus de exposição à ação das ondas.

Inicialmente, as amostragens ocorreram em duas machas de recife, quais sejam: recife em plataforma (Figura 3-1), localizado na praia da Caixa D'água, na porção da ilha voltada para o continente e banhada pelo Rio Marapanim; e recifes em cogumelos (*ball-shaped structures*) (Figura 3-3), estabelecidos na praia da Princesa que é voltada para o oceano. A praia da Caixa D'água (um terraço de maré baixa) é um sistema de baixa energia, com pouca influência de ondas oceânicas e com grande deposição de sedimentos finos provindos da descarga fluvial do Rio Marapanim (Sousa, 2010). Nessa área o recife se estabelece sobre extensos leitos de fragmentos rochosos (seixos e calhaus) de tamanhos semelhantes. A praia da Princesa (do tipo dissipativa), em contrapartida, é um ambiente de maior energia, essencialmente controlado por ondas oceânicas geradas por ventos, e o substrato rochoso disponível é verticalizado (matacões), com grande descontinuidade entre seus elementos (Sousa, 2010).

No recife em plataforma as coletas foram realizadas mensalmente durante um ano (maio de 2008 a abril de 2009), visando caracterizar a biologia reprodutiva de *S. wilsoni*, acompanhar as mudanças na morfologia dos recifes e variações da macrofauna associada – **Capítulos I e II**. Para alcançar os objetivos do **Capítulo III**, as amostragens foram realizadas nos recifes em plataforma e cogumelos, trimestralmente, sendo duas coletas no período seco (setembro e dezembro/2008) e duas no período chuvoso (junho/2008 e março/2009).

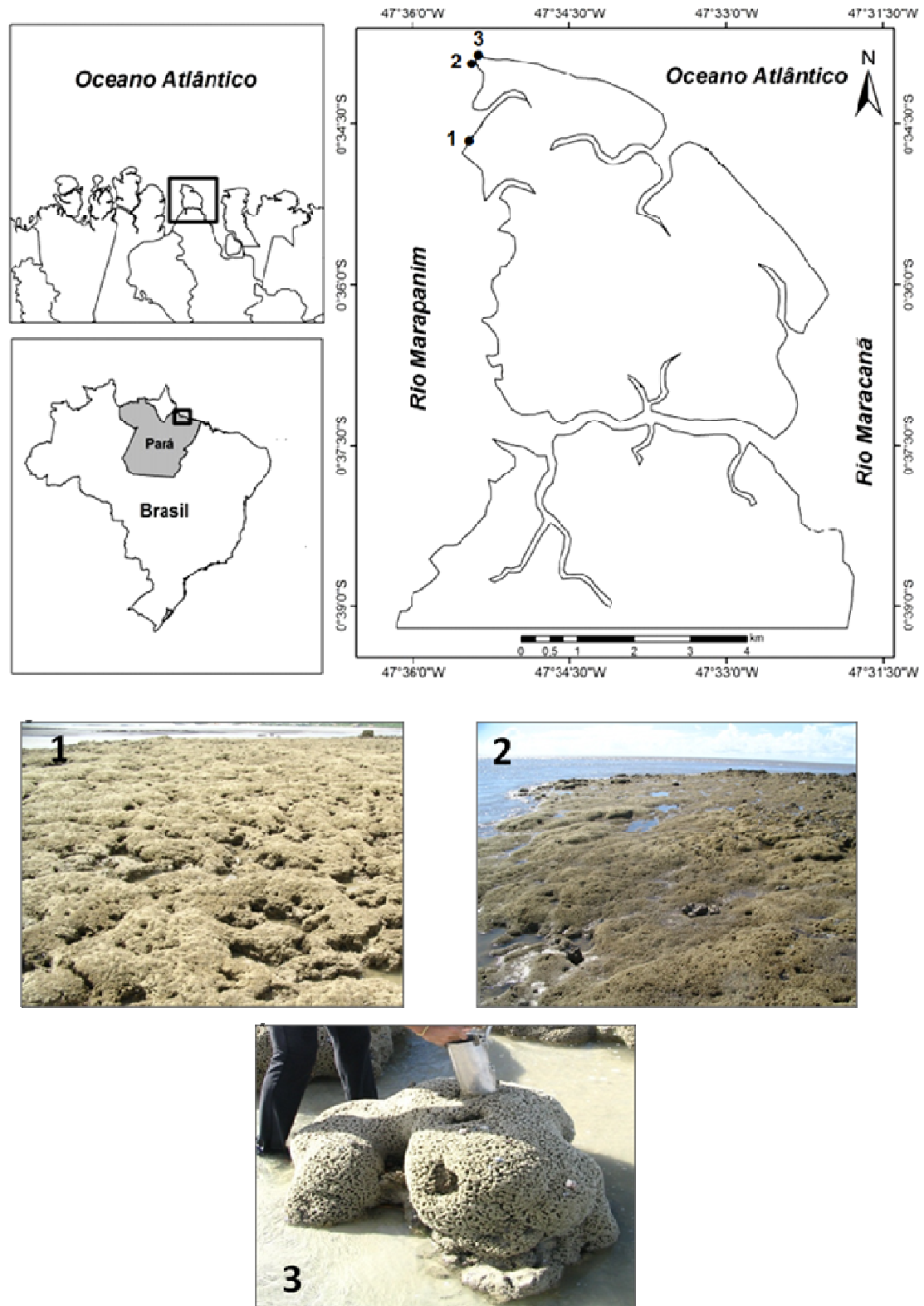


Figura 3. Área de estudo, Ilha de Algodão-Maiandeu, Município de Maracanã, Nordeste do Pará (Brasil). Locais de amostragem: (1) recife em plataforma em praia protegida – praia da Caixa D'Água; (2) recife em plataforma em praia semi-exposta – praia do Farol; (3) recife em cogumelos (*ball-shaped structures*) em praia exposta – praia da Princesa.

Uma terceira macha de recife (Figura 3-2) foi amostrada em novembro de 2010, a fim de comparar a estrutura da fauna macrobentônica associada às construções com aquela encontrada no sedimento arenoso da praia adjacente (**Capítulo IV**). Este recife constituía uma plataforma em desenvolvimento ($\approx 800 \text{ m}^2$ e agregados com altura de até 30 cm) sobre um afloramento rochoso localizado na praia do Farol (um terraço de maré baixa, semi-exposto)(Sousa, 2010).

A metodologia de coleta, procedimentos de laboratório e análises de dados estão descritas nos capítulos que se seguem.

IV. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Achary G.P.K. (1969) Sabellariids as associates of other invertebrates and their role in the formation of benthic communities. *Journal of the Marine Biological Association of India*, **11**(1-2), 198-202.

Almaça C. (1987) Crabs of the *Sabellaria alveolata* (Linnaeus, 1767) community: Egg number and population size in *Pilumnus hirtellus* (Linnaeus, 1761) and *Porcellana platycheles* (Pennant, 1777). *Arquivos do Museu Bocage*, **1**(3), 19-32.

Almaça C. (1990) Structure and interactions in the crab community inhabiting sabellariid worm colonies at Praia da Ribeira d'Ilhas (Ericeira, Portugal). *Arquivos do Museu Bocage*, **1**(37), 505-519.

Amaral A.C.Z. (1987) Breve caracterização de *Phragmatopoma lapidosa* Kinberg, 1867 (Polychaeta, Sabellariidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, **3**(8), 471-474.

Anádon N. (1981) On the reefs of *Sabellaria alveolata* (L.) (Polychaeta, Sedentaria) from the Ria de Vigo (Nw of Spain). *Investigacion Pesquera*, **45**(1), 105-122.

Araujo da Silva C., Souza-Filho P.W.M. and Rodrigues S.W.P. (2009) Morphology and modern sedimentary deposits of the macrotidal Marapanim Estuary (Amazon, Brazil). *Continental Shelf Research*, **29**(3), 619-631.

Ataide M.B. (2012) *Efeitos estruturadores de recifes arenosos do Polychaeta Sabellaria wilsoni na comunidade de meiofauna e na associação de Nematoda*. Dissertação (Mestrado), Universidade Federal do Pará, Recife.

Ataide M.B., Venekey V., Filho J.S.R. and dos Santos P.J.P. (2014) Sandy reefs of *Sabellaria wilsoni* (Polychaeta: Sabellariidae) as ecosystem engineers for meiofauna in the Amazon coastal region, Brazil. *Marine Biodiversity*, **44**(3), 403-413.

Aviz D., Mello C.F. and Silva P.F. (2009) Macrofauna associada às galerias de *Neoteredo reynei* (Bartsch, 1920) (Mollusca: Bivalvia) em troncos de *Rhizophora mangle* Linnaeus durante o período menos chuvoso, em manguezal de São Caetano de Odivelas, Pará (costa norte do Brasil). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais*, **4**(1), 47-55.

- Ayata S.D., Ellien C., Dumas F., Dubois S. and Thiebaut E.** (2009) Modelling larval dispersal and settlement of the reef-building polychaete *Sabellaria alveolata*: role of hydroclimatic processes on the sustainability of biogenic reefs. *Continental Shelf Research*, **29**(13), 1605-1623.
- Bosa C.R. and Masunari S.** (2002a) Crustáceos decápodos associados aos bancos de *Phragmatopoma caudata* (Kroeyer) (Polychaeta, Sabellariidae) na praia de Caiobá, Matinhos, Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia*, **19**(1), 117-133.
- Bosa C.R. and Masunari S.** (2002b) Peracáridos associados aos bancos de *Phragmatopoma caudata* (Kröyer) (Polychaeta, Sabellariidae) na praia de Caiobá, Matinhos, Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia*, **19**(1), 135-147.
- Branch G.M. and Pringle A.** (1987) The impact of the sand prawn *Callinectes kraussi* (Stebbing) on sediment turnover and on bacteria, meiofauna, and benthic microfauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **107**(3), 219-235.
- Bremec C., Carcedo C., Cintia Piccolo M., dos Santos E. and Fiori S.** (2013) *Sabellaria nanella* (Sabellariidae): from solitary subtidal to intertidal reef-building worm at Monte Hermoso, Argentina (39 degrees S, south-west Atlantic). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **93**(1), 81-86.
- Brown J.R. and Miller D.C.** (2011) Persistence and distribution of temperate intertidal worm reefs in Delaware Bay: a comparison of biological and physical factors. *Estuaries and Coasts*, **34**(3), 583-596.
- Capa M., Hutchings P. and Peart R.** (2012) Systematic revision of Sabellariidae (Polychaeta) and their relationships with other polychaetes using morphological and DNA sequence data. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **164**(2), 245-284.
- Culloty S.C., Favier E., Ni Riada M., Ramsay N.F. and O'Riordan R.M.** (2010) Reproduction of the biogenic reef-forming honeycomb worm *Sabellaria alveolata* in Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **90**(3), 503-507.
- Curtis L.A.** (1978) Aspects of the population dynamics of the polychaete *Sabellaria vulgaris* Verrill, in the Delaware Bay. *Estuaries*, **1**(2), 73-84.
- De Leon-Gonzalez J.A. and Diaz Castaneda V.** (2006) Eunicidae (Annelida : Polychaeta) associated with *Phragmatopoma caudata* Morch, 1863 and some coral reefs from Veracruz, Gulf of Mexico. *Scientia Marina*, **70**, 91-99.
- Desroy N., et al.** (2011) The conservation status of *Sabellaria alveolata* (L.) (Polychaeta: Sabellariidae) reefs in the Bay of Mont-Saint-Michel. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, **21**(5), 462-471.
- Dias A.S. and Paula J.** (2001) Associated fauna of *Sabellaria alveolata* colonies on the central coast of Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **81**(1), 169-170.
- Diegues A.C. and Rosman P.C.C.** (1998) *Caracterização dos ativos ambientais em áreas selecionadas da Zona Costeira brasileira*, Brasília: Brazil, Ministério do Meio Ambiente, dos Recursos Hídricos e da Amazônia Legal.
- Dubois S., Commito J.A., Olivier F. and Retiere C.** (2006) Effects of epibionts on *Sabellaria alveolata* (L.) biogenic reefs and their associated fauna in the Bay of Mont Saint-Michel. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **68**(3-4), 635-646.
- Dubois S., Retiere C. and Olivier F.** (2002) Biodiversity associated with *Sabellaria alveolata* (Polychaeta : Sabellariidae) reefs: effects of human disturbances. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **82**(5), 817-826.

- Fanta E.A.** (1968) Sobre a biologia e ecologia de *Phragmatopoma lapidosa* (Sabellariidae, Polychaeta). *Ciência e Cultura*, **20**(2), 327-328.
- Faria R.S.** (2011) *Macrofauna bentônica associada aos recifes arenosos de Sabellaria wilsoni* (polychaeta, sabellariidae) na ilha de Algodoal-Maiandeuá (Pará, Brasil) Monografia, Graduação, Universidade Federal do Pará, Belém.
- Fausto-Filho J. and Furtado E.** (1970) Nota preliminar sobre a fauna das colônias de Sabellariidae do litoral do Estado do Ceará (Annelida, Sedentaria). *Revista Brasileira de Biologia*, **30**(2), 285-289.
- Filho P.W.M.S.** (2005) Costa de manguezais de macromarés da Amazônia: cenários morfológicos, mapeamento e quantificação de áreas usando dados de sensores remotos. *Revista Brasileira de Geofísica*, **23**(4), 427-435.
- Fournier J.** (2010) *Bibliography of coastal worm-reefs species of the world (1950-2010)* Dinard: CNRS/MNHN.
- Fournier J., Etienne S. and Le Cam J.-B.** (2010) Inter- and intraspecific variability in the chemical composition of the mineral phase of cements from several tube-building polychaetes. *Geobios*, **43**(2), 191-200.
- Fransozo A. and Bertini G.** (2001) Population structure and breeding period of *Pachycheles monilifer* (Dana) (Anomura, Porcellanidae) inhabiting sabellariid sand reefs from the littoral coast of São Paulo State, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **18**(1), 197-203.
- Franzinelli E.** (1990) Evolution of the geomorphology of the coast of the State of Para, Brazil. In T. P.M. (ed.) *Évolution des Littoraux de Guyaneet de la Zone CaraibeMérídonaleendant le Quaternaire*. Cyenne: Symposium PICG 274 /ORSTOM Editions, pp 203-230.
- Frith D.W.** (1976) Animals associated with sponges at North-Hayling, Hampshire. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **58**(4), 353-362.
- George C.L. and Warwick R.M.** (1985) Annual macrofauna production a hard-bottom reef community. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **65**(3), 713-735.
- Gherardi F. and Cassidy P.M.** (1994) Macrobenthic associates of bioherms of the polychaete *Sabellaria cementarium* from northern Puget-Sound, Washington. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **72**(3), 514-525.
- Gore R.H., Scotto L.E. and Becker L.J.** (1978) Community composition, stability, and trophic partitioning in decapod crustaceans inhabiting some sub-tropical sabellariid worm reefs - studies on decapod crustacea from indian river region of Florida. 4. *Bulletin of Marine Science*, **28**(2), 221-248.
- Gram R.** (1968) A Florida sabellariidae reef and its effect on sediment distribution. *Journal of Sedimentary Petrology*, **38**(3), 863-868.
- Gruet Y.** (1971) Morphologie, croissance et faune associée des récifs de *Sabellaria alveolata* (Linné) de la Bernerie-en-Retz (Loire Atlantique). *Tethys*, **3**(2), 321-380.
- Gruet Y.** (1972a) Aspects morphologiques et dynamiques de constructions del'Annélide Polychète *Sabellaria alveolata* (Linné). *Revue des Travaux del' Institut des Pêches Maritimes*, **36**(2), 131-161.
- Gruet Y.** (1972b) Faune associée de "récifs" d'Hermelles Polychète Sabellariidé: *Sabellaria alveolata* (Linné) : cas de récifs morts à Crève – Cœur (La Bernerie, Loire – Atlantique). *Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne*, **47**, 69-80.

- Gruet Y.** (1975) *Sabellaria alveolata* (Linné) en baie du Mont Saint-Michel: banc des Hermelles. *Mémoires de la Société Nationale des Sciences Naturelles et Mathématiques de Cherbourg*, **54**(71-93).
- Gruet Y.** (1984) Granulometric evolution of the sand tube in relation to growth of the polychaete annelid *Sabellaria alveolata* (Linne) (Sabellariidae). *Ophelia*, **23**(2), 181-193.
- Gruet Y.** (1986) Spatiotemporal changes of sabellarian reefs built by the sedentary polychaete *Sabellaria alveolata* (Linne). *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I*, **7**(4), 303-319.
- Gruet Y. and Lassus P.** (1983) Contribution à l'étude de la biologie reproductive d'une population naturelle de l'annélide polychète *Sabellaria alveolata* (Linné). *Annales de l'Institut Océanographique de Paris*, **59**(2), 127-140.
- Heip C.** On the significance of aggregation in some benthic marine invertebrates. In Harold B. (ed.) *Proceedings of the Ninth European Marine Biology Symposium, Aberdeen, 1975*. Aberdeen University Press, pp. 527-538.
- Hendrick V.J. and Foster-Smith R.L.** (2006) *Sabellaria spinulosa* reef: a scoring system for evaluating 'reefiness' in the context of the Habitats Directive. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **86**(4), 665-677.
- Hiscock K.** (2004) Ross worm *Sabellaria spinulosa* - notes on status and marine natural heritage importance. 1-2.
- Holt T.J., Rees E.I., Hawkins S.J. and Seed R.** (1998) Biogenic reefs (volume IX). an overview of dynamic and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. *Scottish Association for Marine Science (UK Marine SACs Project)*, 170.
- Hommeril P. and Larssonneur C.** (1963) Quelques effets morphologiques du gel intense de l'hiver 1963 sur le littoral bas-normand *Cahiers ORSTOM, séries Océanographic* **15**(9), 638-649.
- Horne D.J.** (1982) The ostracod fauna of an intertidal sabellaria reef at blue-anchor, Somerset, England. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **15**(6), 674-&.
- Jones C.G. and Gutiérrez J.L.** (2007) On the purpose, meaning, and usage of the physical ecosystem engineering concept. In Cuddington C., Byers J.E., Wilson H.G. and Hastings A. (eds) *Ecosystem engineers plants to protists*. vol. 4, Amsterdam: Elsevier-Academic Press, pp 3-20.
- Jones C.G., Lawton J.H. and Shachak M.** (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, **69**(3), 373-386.
- Jones C.G., Lawton J.H. and Shachak M.** (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, **78**(7), 1946-1957.
- Killeen I.J. and Light J.M.** (2000) *Sabellaria*, a polychaete host for the gastropods *Noemiamea dolioliformis* and *Graphis albida*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **80**(3), 571-573.
- Kirtley D.W.** (1967) Worm reefs as related to beach stabilization. *Shore and Beach*, **35**(2), 31-34.
- Kirtley D.W.** (1994) *A review and taxonomic revision of the family Sabellariidae Johnston, 1865 (Annelida; Polychaeta)*, Florida: Sabecon Press.
- Kirtley D.W. and Tanner W.F.** (1968) Sabellariid worms - builders of a major reef type. *Journal of Sedimentary Petrology*, **38**(1), 73-&.

- La Porta B. and Nicoletti L.** (2009) *Sabellaria alveolata* (Linnaeus) reefs in the central Tyrrhenian Sea (Italy) and associated polychaete fauna. In Maciolek N.J. and Blake J.A. (eds) *Proceedings of the 9th International Polychaete Conference*. vol. 2, pp 527-536. [Zoosymposia].
- Lana P.C. and Bremec C.S.** (1994) Sabellariidae (Annelida, Polychaeta) from south America In Dauvin J.C., Laubier L. and Reish D.J. (eds.) *Conférence internationale des Polychètes*. vol. 162, Paris: Mémoires Muséum National d'Histoire Naturelle, pp 211-222.
- Lana P.D. and Gruet Y.** (1989) *Sabellaria wilsoni* sp-n (Polychaeta, Sabellariidae) from the southeast coast of Brazil. *Zoologica Scripta*, **18**(2), 239-244.
- Levitan D.R.** (1993) The importance of sperm limitation to the evolution of egg size in marine-invertebrates. *American Naturalist*, **141**(4), 517-536.
- Lomônaco C., Santos A.S. and Martin C.L.** (2012) Effects of local hydrodynamic regime on the individual's size in intertidal *Sabellaria* (Annelida: Polychaeta: Sabellariidae) and associated fauna at Cabo Branco beach, north-east Brazil. *Marine Biodiversity Records*, **4**, 1-7.
- Main M.B. and Nelson W.G.** (1988) Sedimentary characteristics of sabellariid worm reefs (*Phragmatopoma lapidosa* Kinberg). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **26**(1), 105-109.
- Marchand Y. and Cazoulat R.** (2003) Biological reef survey using spot satellite data classification by cellular automata method - Bay of Mont Saint-Michel (France). *Computers & Geosciences*, **29**(4), 413-421.
- Martorano L.G., Pereira L.C., Cézar E.G.M. and Pereira I.C.B.** (1993) *Estudos climáticos do Estado do Pará: classificação climática (Köppen) e deficiência hídrica (Thornhtwhite, Mather)*, Belém: Sudam/Embrapa/SNLCS.
- McCarthy D.A., Young C.M. and Emson R.H.** (2003) Influence of wave-induced disturbance on seasonal spawning patterns in the sabellariid polychaete *Phragmatonoma lapidosa*. *Marine Ecology Progress Series*, **256**, 123-133.
- Mendes A.C.** (2005) Geomorfologia e sedimentologia. In Fernandes M.E.B. (ed) *Os manguezais da costa norte brasileira*. vol. 2, Belém: Fundação Rio Bacanga, pp 13-31.
- Mettam C.** (1992) The influence of *Sabellaria* reefs on sublittoral community structure. *Polychaete research newsletter*, **14**, 1-3.
- Micheletti-Flores C.V. and Negreiros-Fransozo M.L.** (1999) Porcellanid crabs (Crustacea, Decapoda) inhabiting sand reefs built by *Phragmatopoma lapidosa* (Polychaeta, Sabellaridae) at Paranapuã Beach, São Vicente, SP, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, **59**(1), 63-73.
- Moraes B.C., Costa J.M.N., Costa A.C.L. and Costa M.H.** (2005) Variação espacial e temporal da precipitação no Estado do Pará. *Acta Amazônica*, **35**(2), 207-214.
- Multer H.G. and Millimann J.D.** (1967) Geologic aspects of sabellariian reefs, southeastern Florida. *Bulletin of Marine Science*, **17**(1), 257-267.
- Narchi W. and Rodrigues S.A.** (1965) Observações ecológicas sobre *Phragmatopoma lapidosa* Kinberg. *Ciência e Cultura*, **17**(1), 228-229.
- Naylor L.A. and Viles H.A.** (2000) A temperate reef builder: an evaluation of the growth, morphology and composition of *Sabellaria alveolata* (L.) colonies on carbonate platforms in South Wales. *Carbonate Platform Systems: Components and Interactions*, **178**, 9-19.

- Nicoletti L., et al.** (2001) Biocostruzioni a *Sabellaria* delle coste del Lazio (Tirreno Centrale). *Societa Italiana di Biologia Marina*, **8**(1), 252-258.
- Nonato E. and Péres J.M.** (1961) Observations sur quelques peuplements intertidaux de substrat dur dans la région d'Ubatuba (Etat de São Paulo). . *Cahiers De Biologie Marine*, **2**, 263-270.
- Pará** (1990) Lei Estadual nº. 5.621 de 27/11/1990. Dispõe sobre a criação de Área de Proteção Ambiental de Algodual - Maiandeuá no Município de Maracanã. vol. 26.861, Belém: Diário Oficial do Estado do Pará, 06/12/1990.
- Pawlik J.R.** (1986) Chemical induction of larval settlement and metamorphosis in the reef-building tube worm *Phragmatopoma californica* (Sabelliidae, Polychaeta). *Marine Biology*, **91**(1), 59-68.
- Pawlik J.R.** (1988) Larval settlement and metamorphosis of sabelliid polychaetes, with special reference to *Phragmatopoma lapidosa*, a reef-building species, and *Sabellaria floridensis*, a non-gregarious species. *Bulletin of Marine Science*, **43**(1), 41-60.
- Pawlik J.R.** (1992) Chemical ecology of the settlement of benthic marine-invertebrates. *Oceanography and Marine Biology*, **30**, 273-335.
- Pawlik J.R. and Butman C.A.** (1993) Settlement of a marine tube worm as a function of current velocity - interacting effects of hydrodynamics and behavior. *Limnology and Oceanography*, **38**(8), 1730-1740.
- Pawlik J.R., Butman C.A. and Starczak V.R.** (1991) Hydrodynamic facilitation of gregarious settlement of a reef-building tube worm. *Science*, **251**(4992), 421-424.
- Pawlik J.R. and Faulkner D.J.** (1986) *Phragmatopoma californica* (Fewkes). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **102**(2-3), 301-310.
- Pawlik J.R. and Mense D.J.** (1994) Larval transport, food limitation, ontogenetic plasticity, and the recruitment of sabelliid polychaetes. *Reproduction and Development of Marine Invertebrates*, 275-286.
- Pinheiro M.A.A., Bertini G., Fernandes-Góes L. and Fransozo A.** (1997) Decapod Crustaceans associated to sand reefs of *Phragmatopoma lapidosa* (Kinberg, 1867) (Polychaeta, Sabelliidae), at Praia Grande, Ubatuba, SP, Brazil. *Nauplius*, **5**(2), 77-83.
- Pinto A.J.A.** (2011) *Biologia reprodutiva de Sabellaria wilsoni* (Polychaeta: Sabelliidae) na ilha de Algodual-Maiandeuá (Pará). Dissertação (Mestrado), Universidade Federal do Pará, Bragança.
- Pohler S.** (2004) The Sabelliid worm colonies of Suva Lagoon, Fiji. *South Pacific Journal of Nature*, **22**(1), 36-42.
- Porras R., Bataller J.V., Murgui E. and Torregrosa M.T.** (1996) Trophic structure and community composition of polychaetes inhabiting some *Sabellaria alveolata* (L) reefs along the Valencia Gulf Coast, Western Mediterranean. *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I*, **17**(4), 583-602.
- Posey M.H., Pregnall A.M. and Graham R.A.** (1984) A brief description of a subtidal sabelliid (Polychaeta) reef on the southern Oregon Coast. *Pacific Science*, **38**(1), 28-33.
- Rivosecchi E.T.** (1961) Osservazioni sulle biocenosi del banco a *Sabellaria* di Lavinio. *Rendiconti Accademia Nazionale dei XL, Serie IV*(12), 1-11.

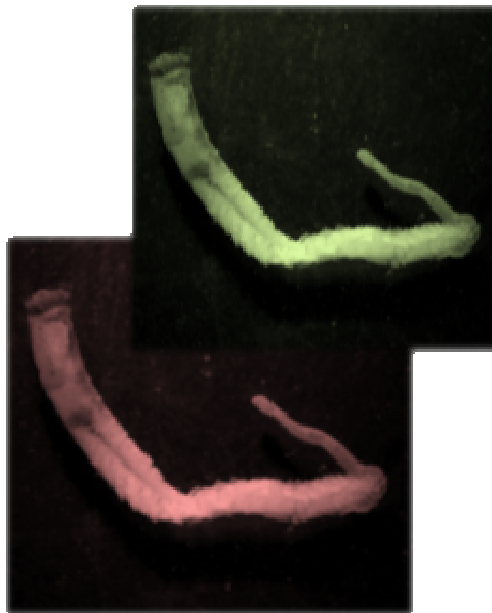
- Rosa Filho J.S., Gomes T.P., Almeida M.F. and Silva R.F.** (2011) Benthic fauna of macrotidal sandy beaches along a small-scale morphodynamic gradient on the Amazon coast (Algodoal Island, Brazil). *Journal of Coastal Research*, **64**, 435-439.
- Santos A.S., Brasil A.C.S. and Christoffersen M.L.** (2014) *Sabellaria* and *Lygdamis* (Polychaeta: Sabellariidae) from reefs off northeastern Brazil including a new species of *Sabellaria*. *Zootaxa*, **3881** (2), 125-144.
- Santos A.S., Riul P., Brasil A.C.d.S. and Christoffersen M.L.** (2011) Encrusting Sabellariidae (Annelida: Polychaeta) in rhodolith beds, with description of a new species of *Sabellaria* from the Brazilian coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **91**(Special Issue 02), 425-438.
- Sepúlveda R.D., Moreno R. and Carrasco F.D.** (2003) Diversidad de macroinvertebrados asociados a arrecifes de *Phragmatopoma moerchi* Kinberg, 1867 (Polychaeta: Sabellariidae) em El intermareal rocoso de Cocholgue Chile. *Gayana*, **67**(1), 45-54.
- Shepherd S. and Thomas I.** (1982) Marine Invertebrates of Southern Australia, Part II. Adelaide: South Australian Government Printing Division, pp 840.
- Silva N.I.S., et al.** (2011) Natural and social conditions of Princesa, a macrotidal sandy beach on the Amazon Coast of Brazil. *Journal of Coastal Research*, 1979-1983.
- Sousa L.N.** (2010) *Variação morfológica e sedimentar em praias da ilha de Algodoal (Litoral Amazônico)*. Graduation, Universidade Federal do Pará, Belém.
- Souza Filho P.W.M., Sales M.E.C., Prost M.T.R.C., Costa F.R. and Souza L.F.M.O.** (2005) Zona Costeira Amazônica: o cenário regional e os indicadores bibliométricos em C&T. In Souza Filho P.W.M., Cunha E.R.S.P., Sales M.E.C., Souza L.F.M.O. and Costa F.R. (eds) *Bibliografia da Zona Costeira Amazônica, Brasil*. vol. 1, Belém: Petrobrás, pp 9-20.
- Souza R.C.R.** (1989) *A fauna dos bancos de areia de Phragmatopoma lapidosa Kinberg, 1867, (Annelidae-Polychaeta), da região de Ubatuba, SP*. Dissertação (Mestrado), Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Stevens M.J., Steren R.E., Hlady V. and Stewart R.J.** (2007) Multiscale structure of the underwater adhesive of *Phragmatopoma californica*: A nanostructured latex with a steep microporosity gradient. *Langmuir*, **23**(9), 5045-5049.
- Stewart R.J., Weaver J.C., Morse D.E. and Waite J.H.** (2004) The tube cement of *Phragmatopoma californica*: a solid foam. *Journal of Experimental Biology*, **207**(26), 4727-4734.
- Thiel M. and Ullrich N.** (2002) Hard rock versus soft bottom: the fauna associated with intertidal mussel beds on hard bottoms along the coast of Chile, and considerations on the functional role of mussel beds. *Helgoland Marine Research*, **56**(1), 21-30.
- Thomas F.I.M.** (1994) Morphology and orientation of tube extensions on aggregations of the polychaete annelid *Phragmatopoma californica*. *Marine Biology*, **119**(4), 525-534.
- Toonen R.J. and Pawlik J.R.** (1994) Foundations of gregariousness. *Nature*, **370**(6490), 511-512.
- Uebelacker J.M.** (1984) Sabellariidae. In Uebelacker J.M. and Johnson P.G. (eds) *Taxonomic guide to the polychaetes of the northern Gulf of Mexico*. vol. 7, Louisiana: Vittor & Associates, pp 49.41-49.10. .

- Vidal M.R. and Mascarenhas A.L.** (2012) Dos componentes ambientais a realidade das formas de uso e ocupação no litoral paraense: pensando o caso da ilha de Algodoal-Maiandeuá-PA. *Revista Geonorte*, **3**(4), 911-920.
- Vorberg R.** (2000) Effects of shrimp fisheries on reefs of *Sabellaria spinulosa* (Polychaeta). *Ices Journal of Marine Science*, **57**(5), 1416-1420.
- Vovelle J.** (1965) Le tube de *Sabellaria alveolata* (L.). Annelide Polychete Hermellidae et son ciment: Étude écologique, expérimentale, histologique et histochimique. *Archives de zoologie experimentale et generale*, **106**, 1-187.
- Wilson D.P.** (1968a) Settlement behaviour of larvae of *Sabellaria alveolata* (L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **48**(2), 387.
- Wilson D.P.** (1968b) Some aspects of the development of eggs and larvae of *Sabellaria alveolata* (L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **48**, 367-386.
- Wilson D.P.** (1970a) Additional observations on larval growth and settlement of *Sabellaria alveolata*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **50**(1), 1-31.
- Wilson D.P.** (1970b) Larvae of *Sabellaria spinulosa* and their settlement behaviour. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **50**(1), 33.
- Wilson D.P.** (1971) *Sabellaria* colonies at Duckpool, North Cornwall, 1961-1970. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom*, **51**(3), 509-580.
- Wilson D.P.** (1974) *Sabellaria alveolata* (L.) at Duckpool, North Cornwall, 1971-1972, with a note for May 1973. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **54**(2), 393-436.
- Young P.S.** (1986) Qualitative and quantitative analysis of the fauna associated to hermatypic corals (Coelenterata, Scleractinia) on reefs of Joao Pessoa, Paraíba (Brazil). *Revista Brasileira de Biologia*, **46**(2), 99-126.
- Zhao H., C S., Stewart R.J. and Waite J.H.** (2005) Cement proteins of the tube building polychaete *Phragmatopoma californica*. *Journal of Biological Chemistry*, **280**(5), 42938-42944.

CAPÍTULO I

Biologia reprodutiva de *Sabellaria wilsoni* (Sabellariidae: Polychaeta): um importante engenheiro de ecossistema na Costa Amazônica

Reproductive biology of Sabellaria wilsoni (Sabellariidae: Polychaeta): an important ecosystem engineering in the Amazonian coast



ABSTRACT

The sabellariid worms are important ecosystem engineers in coastal zones, due to their ability to construct sandy reefs, modify environments, and structure biological communities. This article describes the reproductive biology of *Sabellaria wilsoni* on a beach of the Amazon Coast. Each month between May 2008 and April 2009, specimens were collected for morphometric and histological analyses for sexing and the identification of gonadal maturity. In the females, the number and diameter of the oocytes at different stages of vitellogenesis were also recorded. Results showed that the species is dioecious, with sexual reproduction and larger females than males, and a female-biased sex ratio (overall, 1.6♀: 1♂). Four distinct stages of gonadal maturation were identified in the males and females – (i) initial development, (ii) maturing, (iii) mature, and (iv) spawning. Sexual maturity is attained very rapidly, and reproduction is continuous, with two breeding peaks, one in the dry season, related to the increase in the intensity of the hydrodynamic conditions and the erosion of the reefs, and the other during the rainy season, when the availability of space and nutrients increases. The reproductive strategy presented by the species reinforces the classification of the sabellariids as *r* life history strategist, adapted for the colonization of habitats with unstable environmental conditions.

Keywords: reproduction, biogenic reef-forming worm, sabellariids, Amazon coast

1.1. INTRODUCTION

The worms of the family Sabellariidae are known for their ability to build cemented tubes of sand, which are typically fixed to hard substrates, such as rocks, gravel or shells (Kirtley, 1994). Most species have a gregarious lifestyle, forming extensive reefs in the shallow midlittoral and subtidal zones of beaches and estuaries, which are also inhabited by an ample diversity of organisms (Gruet, 1971, Porras *et al.*, 1996). These reefs may also function as sediment filters, altering local hydrodynamics and granulometry, and contributing to a reduction in coastal erosion (Gram, 1968). The ability of the sabellariids to modify the environment and structure biological communities has led to them being considered important ecosystem engineers (Ataíde *et al.*, 2014).

The sabellariids have aroused considerable scientific interest, and a number of different aspects of their reproductive biology are relatively well-known, especially for species found in temperate waters. Laboratory studies have provided descriptions of fecundation and/or gametal development in *Phragmatopoma lapidosa* Kinberg, 1866 (subjective synonym of *Phragmatopoma caudata* Krøyer in Mörch, 1863) (Wilson, 1968b, Eckelbarger, 1978b, Eckelbarger, 1979), *Sabellaria alveolata* (Linnaeus, 1767) (Fauré-Frémiet, 1924, Wilson, 1968b, Peaucellier, 1984), and *Sabellaria vulgaris* Verrill, 1873 (Waterman, 1934). Larval phase, metamorphosis and settlement have been described in *S. alveolata* (Wilson, 1968), *Sabellaria spinulosa* (Leuckart, 1849) (Wilson, 1970), *Neosabellaria cementarium* (Moore, 1906) (Smith & Chia, 1985), *Phragmatopoma californica* (Fewkes, 1889) (Eckelbarger, 1977), and *P. lapidosa* (Pawlik, 1988). Population-level studies have been conducted on *S. alveolata* (Wilson, 1974, Gruet & Lassus, 1983, Culloty *et al.*, 2010) and *S. spinulosa* (Curtis, 1978).

In general, the sabellariids reproduce sexually, with dioecious individuals but no marked sexual dimorphism, external fertilization and a planktonic larval phase (Giangrande,

1997). The reef-building forms are relatively long-lived, with average life spans of two to five years, high fecundity, larvae with a well-developed dispersal capacity, and gregarious settlement in response to chemical cues from the tubes of conspecifics (Gruet & Lassus, 1983, Gruet, 1986a, Pawlik, 1988, Ayata *et al.*, 2009). In temperate regions, reproductive patterns are associated with the seasonal variation in sunlight, temperature, and the availability of feeding resources (McCarthy *et al.*, 2003, Dubois *et al.*, 2007, Culot *et al.*, 2010), as well as extreme hydrodynamic disturbances (McCarthy *et al.*, 2003; Barry, 1989). In tropical regions, however, few data are available on the biology of these organisms.

In Brazil, researches on sabellariids are basically limited to notes on the occurrence of these organisms (Nonato & Péres, 1961, Narchi & Rodrigues, 1965, Fanta, 1968, Amaral, 1987) and occasional studies of the benthic organisms associated with the reefs they form (Micheletti-Flores & Negreiros-Fransozo, 1999, Bosa & Masunari, 2002ab, Ataíde *et al.*, 2014). Faroni-Perez and Zara (2014) recently described oogenesis in *P. caudata*. Using biometric techniques, Faroni-Perez (2014) studied the variation in the recruitment patterns of populations of this species, and Occhioni *et al.* (2009) evaluated the differentiation of subpopulations.

Sabellaria wilsoni Lana & Gruet, 1989 is endemic to the Atlantic Ocean, being found between French Guiana and Argentina (Lana & Gruet, 1989, Lana & Bremec, 1994). The species is found in the intertidal zone to depths of up to 25 m, inhabiting mixohaline and polyhaline environments in estuaries, beaches, and shallow bottoms of the continental shelf (Lana & Bremec, 1994, Lomônaco *et al.*, 2012, Ataíde *et al.*, 2014). *Sabellaria wilsoni* typically forms small aggregations (Lana & Gruet, 1989), but will also build reefs in association with other sabellariids (Lomônaco *et al.*, 2012). On the Amazon coast, this species constructs extensive reefs on sandy beaches, which significantly modify local benthic assemblages (Ataíde *et al.*, 2014). The reefs are subject to constant changes in structure resulting from

natural processes of erosion and reconstruction, a phenomenon also reported in other sabelleriids (Gruet, 1986a, Porras *et al.*, 1996).

The present study focused on the reproductive biology of *S. wilsoni*, analyzing the sex ratio and proposing a scale of gonadal development in males and females, and for the breeding season. Reproductive events were associated with the seasonal variations in climate and the structural conditions of the reefs built by these organisms.

1.2. MATERIAL AND METHODS

1.2.1. Study area

Algodoal-Maiandeuá Island is located on the Brazilian Amazon Coast (00°36' S, 47°34' W), and is surrounded on three sides by rivers and estuarine channels, with its northern portion being bathed by the Atlantic Ocean (Figure 1.1). The climate is humid tropical with a mean annual temperature of $27.7 \pm 1.1^\circ\text{C}$ (Martorano *et al.*, 1993) and the annual mean precipitation (thirty year record) ranges from 2300 to 2800 mm (Moraes *et al.*, 2005). Precipitation varies considerably over the course of the year, with a well-marked rainy between January and July, with total precipitation of around 1657 mm, and a dry season between August and December, with total rainfall of around 490 mm (Moraes *et al.*, 2005).

The region is dominated by semidiurnal macrotides with an amplitude of between 4 m and 7 m (Silva *et al.*, 2011). The island's beaches are characterized by their fine sand and ample midlittoral zone, with an extension of 200–400 m (Rosa Filho *et al.*, 2011), and the presence of rocky outcrops (lateritized sandstone) which are often colonized by *Sabellaria wilsoni*.

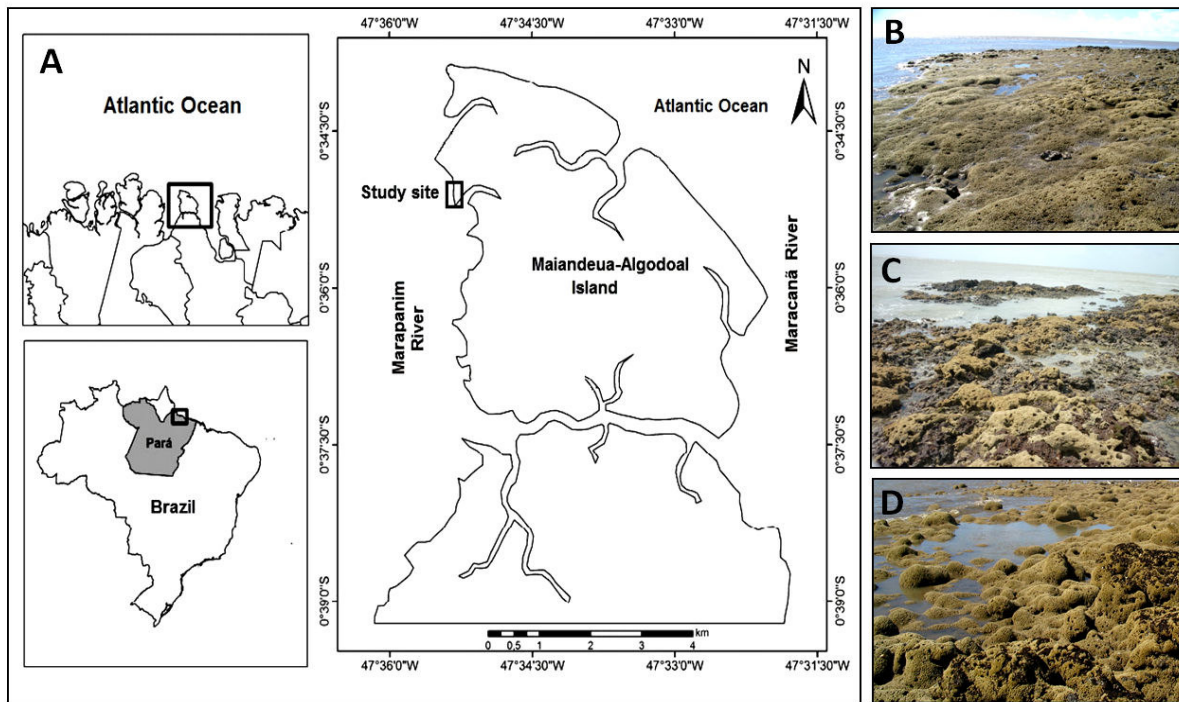


Figure 1.1. (A) Location of the *Sabellaria wilsoni* study reef on Algodoal-Maiandeu Island in Pará, northern Brazil. Reef conditions: (B) preserved; (C) eroded; (D) under reconstruction.

1.2.2. Sampling

Specimens were collected each month between May 2008 and April 2009 on a continuous platform-type reef (according to Gruet, 1971 classification) with a total area of 900 m², located on an estuarine beach on the island. Each month, fragments of approximately 2 l was extracted from the reef and fixed in a 10% formalin-saline solution for 24 h and then transferred to 70% ethanol. The samples were extracted from the central portion of the reef, based on the assumption of greater chance of finding adults and/or individuals of similar ages, especially given the constant settlement of juveniles on the eroded margins of the reef (Wilson, 1971, Culloty *et al.*, 2010).

In the laboratory, the animals were extracted from their tubes and the length of the thorax + abdomen (the caudal appendix was excluded because it can be lost easily) was measured for about 100 individuals, using a stereoscopic microscope. The specimens were allocated to one of seven body (thorax + abdomen) length classes (0–3 mm, 3–6 mm, 6–9 mm, 9–12 mm, 12–15 mm, 15–18 mm 18–21mm). Although Sabellariid have an opercular

crown which is considered a good proxy of individuals' size and age (Gruet, 1982), we not find a good quality regression ($R^2 = 0.27$; $F = 55.8$; $p < 0.05$) between the diameter of the opercular crown and the overall length (thorax + abdomen) to *Sabellaria wilsoni*. That was the main reason for the use of body length, despite knowing the possible effects of fixation on the contraction of organisms.

Whenever possible, at least three specimens from each size class were selected for histological analysis. The specimens were dehydrated in ethanol, diaphanized in xylene, infiltrated and included in paraffin, and then sectioned longitudinally with a thickness of $5\text{ }\mu\text{m}$ for mounting on slides, stained with hematoxylin-eosin. These slides were examined under a photomicroscope for the determination of the sex of each specimen, and its gonadal development, based on the classification of Culloty *et al.* (2010), proposed for *Sabellaria alveolata*. Three different segments of the abdomen of each specimen (anterior, middle, and posterior) were observed. The individual was considered to be in reproductive condition when the majority of the segments were mature or spawning. In the specific case of the females, three segments were selected for the quantification of the number of oocytes in pre-vitellogenesis, early vitellogenesis, and late vitellogenesis. Approximately 30 females were selected randomly from the total sample for the measurement of the diameter of the oocytes at different stages of development. These measurements were obtained using Image Tools 2.0, based on images obtained from the optical microscope. A scaled microscope slide was used to calibrate the equipment at magnifications of 40 x and 100 x.

Samples of the surface water were collected each month during the ebb tide to determine salinity levels, using a refractometer. Data on air temperatures, precipitation levels, and wind speeds and direction were obtained from the meteorological station in Salinópolis (approximately 30 km from the study site), ceded by the Brazilian National Meteorological Institute (INMET). Information on significant wave heights (H_s) and the

bottom shear stress of the waves was produced by numerical modeling in the Physical Oceanography Laboratory (LOF) at the Federal University of Pará (UFPA) in Belém, Brazil. These data were used to characterize the variations in local hydrodynamics. This modeling focused on the northwestern portion of Algodoal-Maiandeuá Island – where the reefs are found – and was based on bathymetric readings and *in situ* bottom rugosity measurements, in addition to the harmonic constants (FERMAR-Brasil), and the wind and rainfall data from Salinópolis (INMET). The simulation covered the two year two-year period between 2008 and 2009, and the results were validated and filtered for the specific study period.

As the reefs on Algodoal-Maiandeuá Island suffer structural modifications related to natural erosive and reconstructive processes, typical of those found in other species (Gruet, 1986a, Porras *et al.*, 1996), the condition of the reefs was recorded each month, and classified as (i) preserved, with a compact, continuous construction (Figure 1.1B), (ii) eroded, with open spaces within the reef, and detached blocks (Figure 1.1C), and (iii) under reconstruction, characterized by a low reef of limited extension (Figure 1.1D).

1.2.3. Statistical analysis

The sex ratio was analyzed using Chi-square with Yates' correction (when at least one class of the table has an expected count smaller than five) for the study period as a whole, each month of sampling, and each body length class. The length of the male and female specimens collected each month was compared using the *t* test. An Analysis of Variance (ANOVA) was used to compare body length in males and females (whole study period) and the variation in the diameter of the oocytes among the different vitellogenic phases. Tukey's *a posteriori* test was used to compare pairs of means. All analyses were run in BioEstat 5.0® (Ayres *et al.*, 2007), considering $\alpha = 0.05$.

1.3. RESULTS

1.3.1. Environmental characteristics

Mean monthly precipitation during the rainy season (January–July) was 403 mm, versus 30 mm in the dry season, when temperatures and salinity were at their highest. Between January and July, the winds were predominantly northeasterly, and relatively weak (mean 2.1 m.s^{-1}) in comparison with the strong easterlies (mean 3.9 m.s^{-1}) that predominated between August and December (Table 1.1). The height and especially the bottom shear stress of the waves were greater during the dry season, reaching maximum values in September and October, 2008 (Table 1.1). The reef was well-preserved between May and July, 2008 (Figure 1.1B), but began to erode in August, and had almost completely disappeared by December (Figure 1.1C). Recuperation began in January 2009, when the majority of the bottom of the reef was already covered by new constructions (Figure 1.1D) (Table 1.1).

Table 1.1. Environmental characteristics and condition of the *Sabellaria wilsoni* reefs monitored between May, 2008, and April, 2009, on Algodual-Maiandeuá Island (Brazil). Temp. = mean monthly temperature; Rainfall = total monthly precipitation; Velocity = mean monthly wind velocity; Hs = mean monthly significant wave height; Shear stress = mean monthly and maximum wave-induced bottom shear stress.

Month	Temp. (°C)	Rainfall (mm)	Salinity	Wind		Wave			Reef condition
				Predominant Direction	Velocity (m.s ⁻¹)	Hs (m)	Shear stress (N.m ⁻²)		
							Mean	Maximum	
2008									
May	26.4	456	14	NE	1.5	0.02	0.000	0.064	Preserved
June	26.9	278	18	NE	1.6	0.02	0.000	0.062	Preserved
July	27.0	273	27	NE	2.3	0.04	0.004	0.066	Preserved
Aug	28.0	77	30	E	3.5	0.07	0.024	0.703	Eroded
Sept	28.7	17	30	E	4.0	0.09	0.043	0.812	Eroded
Oct	29.0	32	35	E	4.2	0.08	0.032	0.849	Eroded
Nov	29.6	0	33	E	3.9	0.07	0.025	0.738	Eroded
Dec	29.3	28	34	E	3.6	0.06	0.015	0.732	Eroded
2009									
Jan	27.8	173	24	NE	3.1	0.04	0.010	0.072	Recuperation
Feb	26.4	603	15	NE	2.2	0.04	0.005	0.561	Recuperation
Mar	26.5	527	11	NE	2.3	0.04	0.001	0.061	Recuperation
Apr	26.3	508	7	NE	2.0	0.04	0.002	0.053	Recuperation

1.3.2. Sex ratio and length

The species is dioecious, and no hermaphrodites were observed. The majority (62%) of the 255 specimens that could be sexed were female, with only 38% males. The smallest individual for which the sex could be determined was 1.6 mm in length. The population was female dominated (1.6 female: 1 male) during most months, with significant deviations being recorded during the study period as a whole ($\chi^2 = 15.6$, d.f. = 1, $p < 0.001$), as well as in May, August, October and November 2008, and February 2009 (Figure 1.2A).

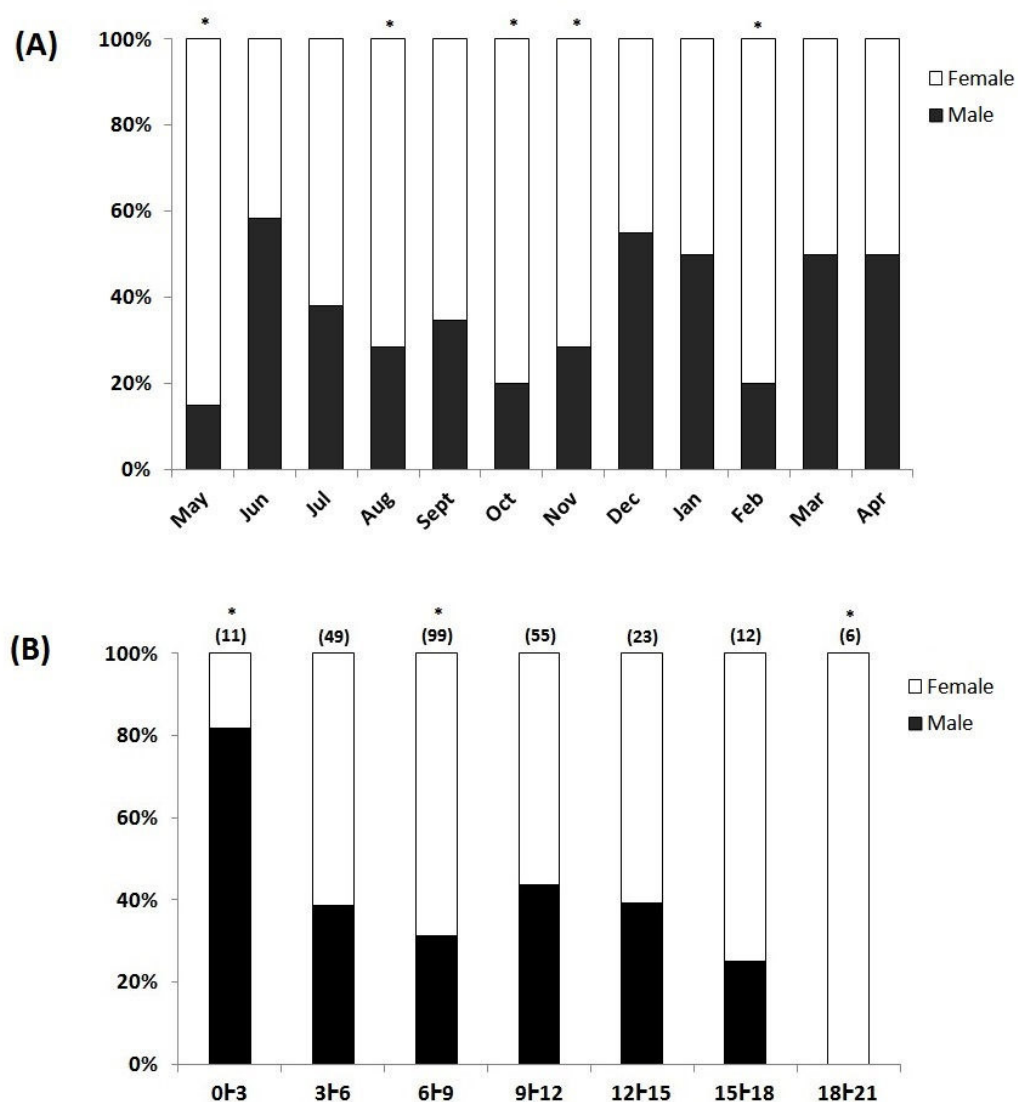


Figure 1.2. (A) Proportion of male and female *Sabellaria wilsoni* specimens collected between May 2008 and April 2009 on Algodual-Maiandeuá Island, in Pará, Brazil. (B) Sex ratio by body length class. The asterisks indicate a significant deviation from a ratio of 1:1 and the numbers on the bars represent the number of individuals for each class.

The females ($\bar{x} = 8.8 \pm 0.3$ mm, $\pm$ SE) were larger than the males ($\bar{x} = 7.8 \pm 0.3$ mm, $\pm$ SE) in practically all months, with significant differences being recorded in July, December, February, March (Figure 1.3) and for the period as a whole ($F = 4.37$, d.f.=1, $p = 0.04$). Males predominated significantly in the smallest size class (0–3 mm), whereas the females predominated in all other size classes, with significant differences being recorded in the 6–9 mm and 9–12 mm classes (Figure 1.2B).

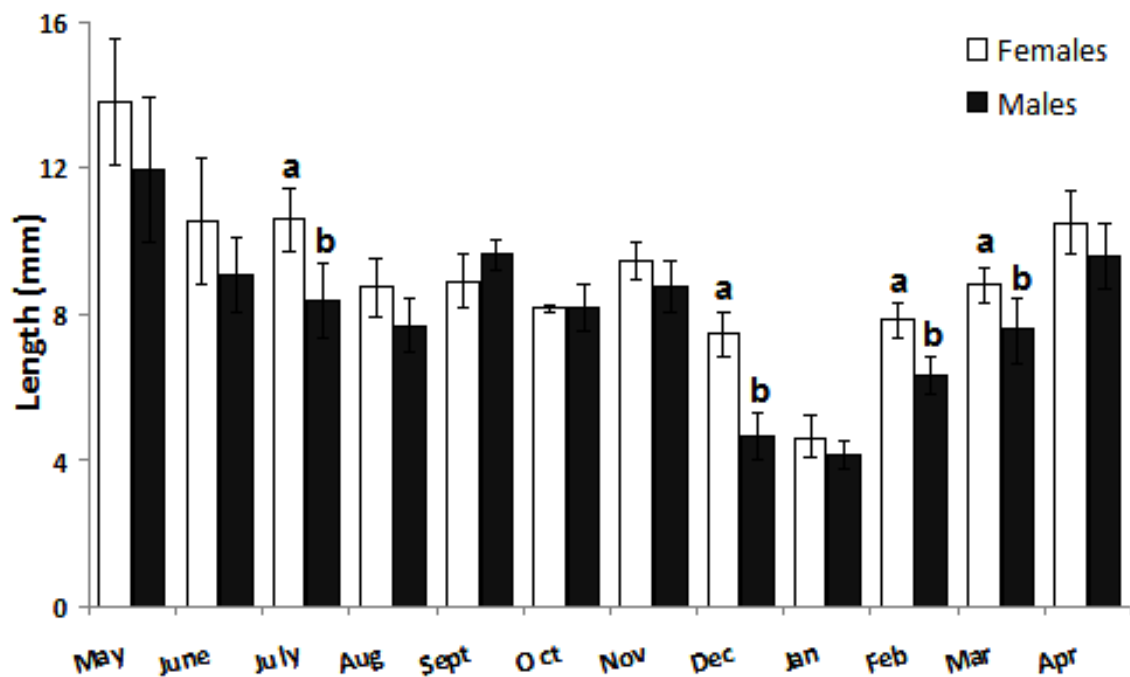


Figure 1.3. Mean body length (thorax + abdomen) of the male and female *Sabellaria wilsoni* specimens collected between May 2008 and April 2009 on Algodoal-Maiandeuá Island, in Pará, Brazil. The vertical lines represent the standard error. Distinct letters represent significant differences between sexes ($\alpha = 0.05$).

The distribution of individuals in size classes (Figure 1.4), evaluating specimens sexed and unsexed, indicates that *S. wilsoni* aggregates were formed by individuals of different age groups (youth and adults). From September to November (erosion phase), there was a reduction in juveniles input, while December and January, there was a well marked recruitment period (Figure 1.3).

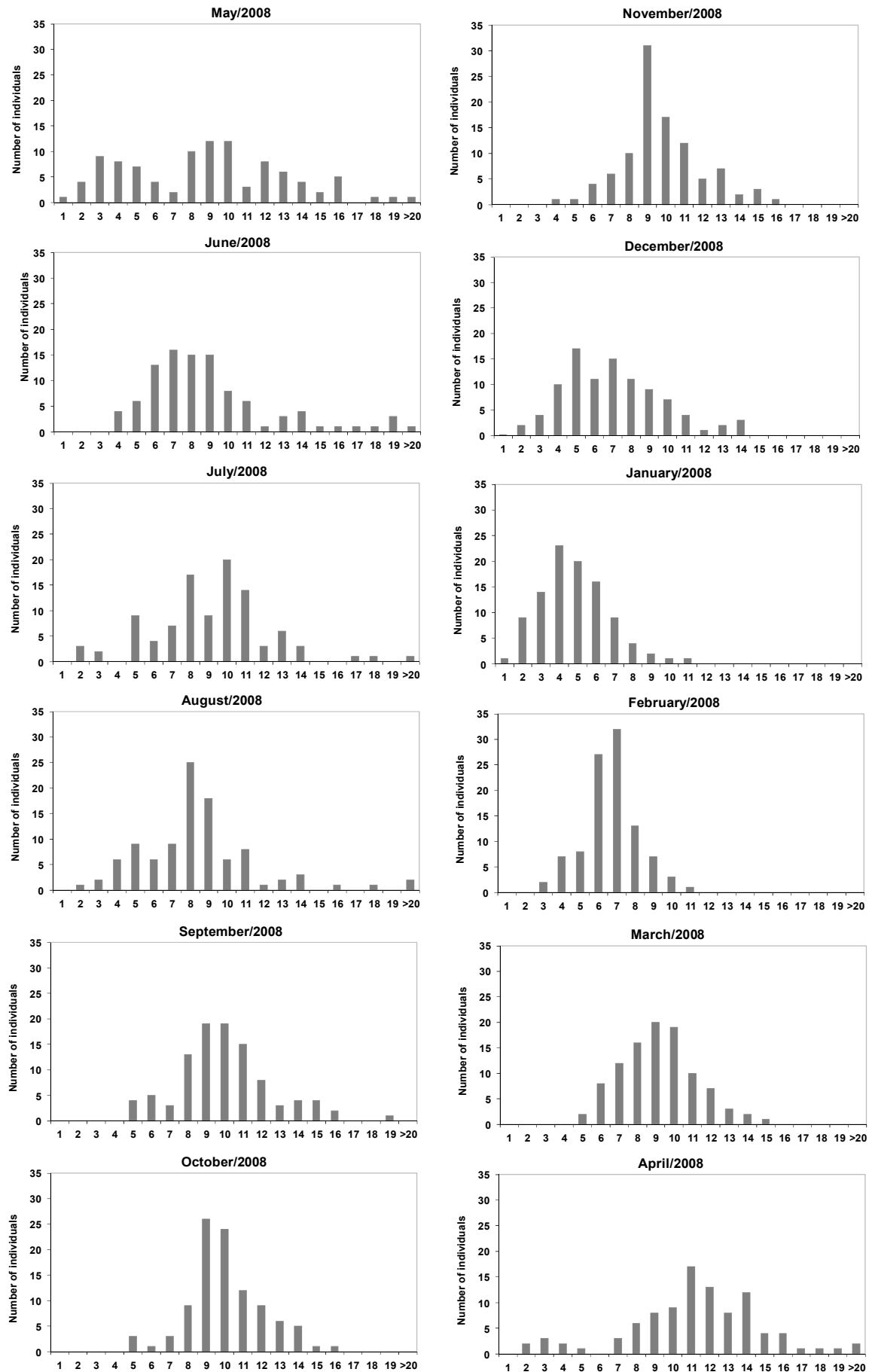


Figure 1.4. Size-class frequency based on the measurement of the body length (thorax + abdomen) of the *Sabellaria wilsoni* specimens collected between May 2008 and April 2009 on Algodoal-Maiandeuá Island, in Pará, Brazil. N=100 (in each month).

1.3.3. Gonadal development

The reproductive system is restricted to the abdominal region of the body in both sexes.

The gonadal development of the specimens was classified in four stages in both males and females: (I) initial development, (II) maturing, (III) mature, and (IV) spawning. The stages are shown in Figure 1.5 and described in Table 1.2.

Table 1.2. Description of the stages of gonadal development in female and male *Sabellaria wilsoni* observed through histological examination.

Stage	Female	Male
I - Initial development	Presence of oogonia and pre-vitellogenic oocytes adhered to the projections of the inter-segmental septa. Coelom practically empty.	Presence of spermatogonia adhered to the projections of the inter-segmental septa. Free-standing spermatocytes found in the coelom.
II - Maturing	Accentuated projections of the inter-segmental septa, containing a larger quantity of pre-vitellogenic and early vitellogenic oocytes. The coelom is occupied with a larger quantity of oocytes in early vitellogenesis and some mature oocytes.	Accentuated projections of the inter-segmental septa. Coelom containing larger quantities of spermatocytes than in the previous stage.
III - Mature	Coelom completely full, containing a large quantity of free-standing mature oocytes and some early vitellogenic oocyte. Few oocytes on the parapodia, when present.	Coelom filled completely with sperm. When present, few sperm on the parapodia.
IV - Spawning	Coelom partly emptied containing mature oocytes and a few oocytes in vitellogenesis. Parapodial lumen filled with mature oocytes.	Coelom partly emptied, occupied by sperm and support cells. Lumen of the parapodia filled with sperm.

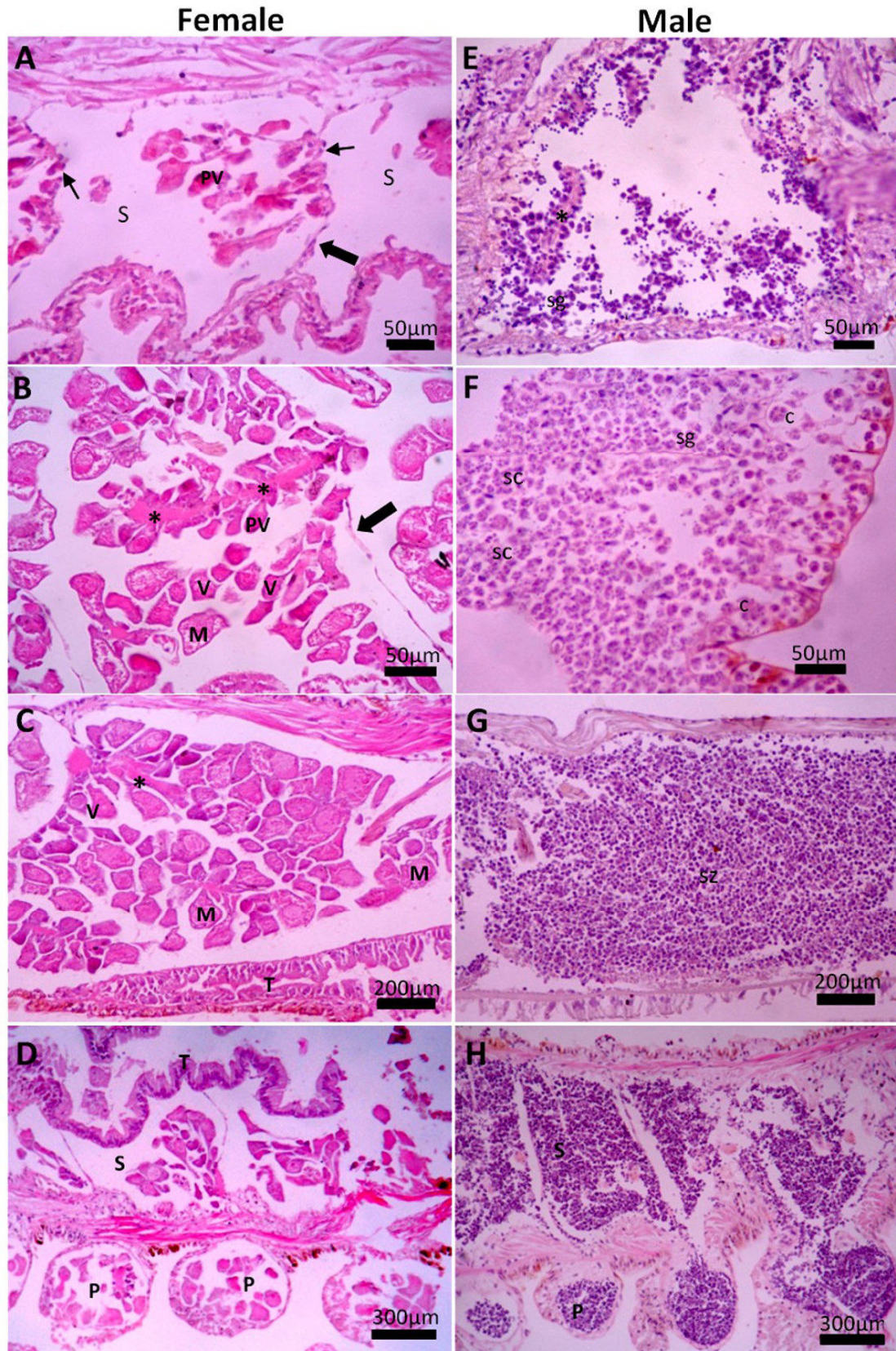


Figure 1.5. Stages of gonadal development in male and female *Sabellaria wilsoni* specimens collected from Algodoal-Maiandeuá Island, in Pará, Brazil. (A and E) Initial development; (B and F) maturing; (C and G) mature; (D and H) spawning. (*) Blood vessel; (S) inter-segmental septum; (T) gut wall; (P) parapodium; (PV) pre-vitellogenic oocyte; (V) oocyte in early vitellogenesis; (M) mature oocyte, late vitellogenetic stage; (sg) spermatogonia; (sc) spermatocyte; (sz) sperm; (c) somatic cell, (thin arrow) oogonia; (thick arrow) inter-segmental septum.

1.3.4. Reproductive events in the females

The ovaries are associated with the blood vessels of the inter-segmental septa, which extend as far as the coelom (Figure 1.5A-D). Oocytes in different vitellogenic phases are present in the ovaries, although only oocytes in the final phase were released into the coelom. The oocytes increase progressively and significantly ($F = 397.9$, d.f. = 2, $p < 0.01$) in size over the course of the vitellogenic development, with a mean diameter of $16.1 \pm 2.9 \mu\text{m}$ in the previtellogenic phase, $34.4 \pm 9.2 \mu\text{m}$ in the early, and $61.1 \pm 1.1 \mu\text{m}$ in the late vitellogenic phases.

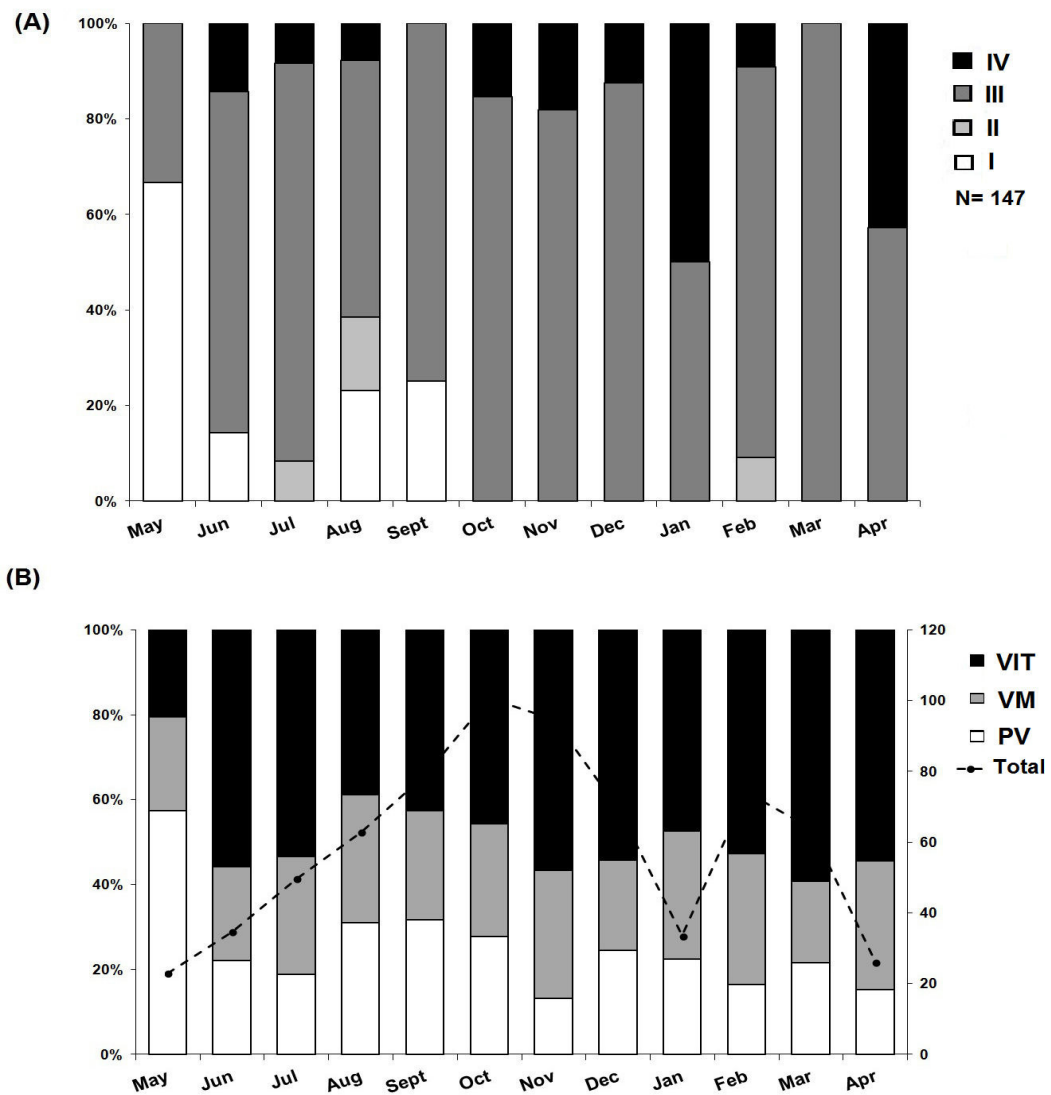


Figure 1.6. Reproductive events observed in female *Sabellaria wilsoni* collected between May 2008 and April 2009 on Algodual-Maiandeuá Island, in Pará, Brazil. (A) gonadal stages: (I) initial development; (II) maturing; (III) mature; (IV) spawning. (B) number of oocytes in: (PV) previtellogenesis; (VM) early vitellogenesis; (VIT) late vitellogenesis; (Total) mean of the total number of oocytes per female.

Mature females presented body lengths of between 2.3 mm and 21.7 mm, and were observed in all the months of the study period, with peaks in October–December 2008 and January–April 2009, when 100% of the females were mature or reproductive (Figure 1.6A). The quantitative analysis of the oocytes in different vitellogenic phases confirmed the occurrence of these two reproductive peaks (Figure 1.6B).

1.3.5. Reproductive events in the males

The testes are small structures arranged bilaterally, linked to the walls of the blood vessels that project from the inter-segmental septa found within each abdominal segment (Figure 1.5E-H). The spermatogonia are stored in the testes and released into the coelomic cavity, together with coelomic support cells (Figure 1.5E), where spermatogenesis probably begins. The stages that precede the sperm were often observed in a cordonal arrangement (Figure 1.5F). The smaller male had a body length of 1.6 mm, and the largest, 15.1 mm. As for the females, mature males were observed throughout the year, with peaks in October and November 2008 and March 2009, when more than 80% of the specimens were mature or reproducing (Figure 1.7).

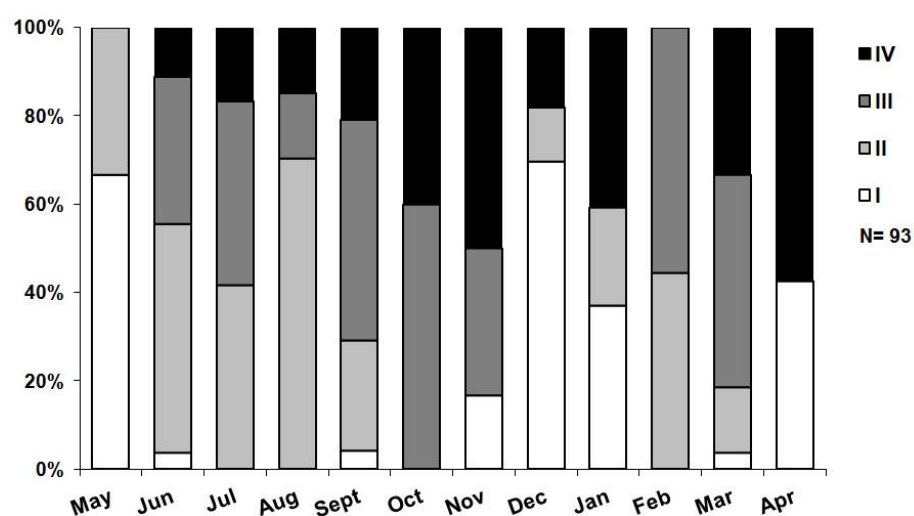


Figure 1.7. The stages of gonadal development observed in male *Sabellaria wilsoni* collected between May 2008 and April 2009 on Algodoal-Maiandeuá Island, in Pará, Brazil. (I) initial development; (II) maturing; (III) mature; (IV) spawning.

1.6. DISCUSSION

The reefs of *Sabellaria wilsoni* found on Algodoal-Maiandeuá Island suffered extreme changes in their structure during the course of the study period. Initially (between May and August 2008), they were well-developed, but were then eroded heavily, almost disappearing completely, between September and December 2008, and then being reconstructed between January and April 2009. The destruction of sabellariid reefs may be related to the maturity of the construction, which breaks and erodes when the reef reaches its maximum possible height and breadth. It may then be rebuilt by either surviving worms and/or new recruits.

A complete cycle of colonization (growth to destruction) may take 10 years in *Sabellaria alveolata* (Gruet, 1986b), but in regions with strong hydrodynamics, the reefs may be relatively short-lived, disappearing and being rebuilt in a matter of months (Porrás *et al.*, 1996, Desroy *et al.*, 2011). Extreme hydrodynamic conditions may have a negative effect on the reefs by increasing erosion rates, causing siltation (Gruet, 1971, Wilson, 1971), and possibly, a reduction in the efficiency of the filtering of sediments (Vovelle, 1965, Wilson, 1971, Pawlik & Butman, 1993) and recruitment (Wilson, 1974). In the midlittoral zone, the wind and waves are the principal physical phenomena that damage the reefs, with extreme events causing the destruction of these formations (Gruet, 1986b, Barry, 1989, McCarthy *et al.*, 2003).

The hydrodynamics of Algodoal-Maiandeuá Island appears to be the principal factor determining the construction-reconstruction cycle of the local *S. wilsoni* reefs. The reefs are destroyed during the dry season, when the easterly trade winds are more intense, generating higher and more frequent waves, with a greater capacity for the re-suspension of bottom sediments (Pereira *et al.*, 2009, Matos *et al.*, 2012). The beginning of the reef

erosion process (September–October) also coincides with the equinoctial spring tides, which have a height of up to 5.3 m (DHN-Brasil, 2008), contributing to unusually strong tidal currents during this period (Pereira *et al.*, 2012). During the rainy season, when the winds are weaker, and the waves less dynamic, the reefs were growing or being reconstructed.

Reproduction in *S. wilsoni* was exclusively sexual, with all individuals being dioecious, but presenting no clear sexual dimorphism, which is typical of the sabellariids (Giangrande, 1997, Capa *et al.*, 2012). In broad terms, the reproductive biology of the species is similar to that of other sabellariid species, in terms of both morphological features (e.g., the form and location of the sexual organs and gametes) and physiological characteristics (e.g., gametogenesis), as might be expected for one of the most specialized polychaete groups (Dales, 1952, Capa *et al.*, 2012). However, some of the features observed during the present study had not previously been recorded in the Sabellariidae.

In previous studies of sabellariids, the sex and maturity of the specimens has normally been determined based on their external coloration (Wilson, 1971, Eckelbarger, 1976, McCarthy, 2001, Faroni-Perez, 2014). While ovigerous female *S. wilsoni* presented the typical purplish abdomen and spermiated males have whitish abdomens, this distinction was only apparent in the larger (> 4 mm) mature individuals.

The females *S. wilsoni* were significantly larger than the males, a pattern not found previously in sabellariids, but not unusual in either errant (Van Dover *et al.*, 1999, Britaev & Fauchald, 2005) or sedentary polychaetes (Zajac, 1991, Cotter *et al.*, 2003). The females are also larger than the males in a wide range of egg-laying marine species, especially given that larger body may confer greater reproductive success due to the potential for the production of larger numbers of eggs (Berglund, 1986, Premoli & Sella, 1995). In addition to being larger, female *S. wilsoni* were also more abundant than males during most months of the present study period. Based only on the criterion of external coloration, similar numbers of

males and females have been recorded in populations of *Phragmatopoma lapidosa* (Eckelbarger, 1976, McCarthy, 2001). Gruet and Lassus (1983) also recorded a 1:1 sex ratio for *S. alveolata* in France, based on the presence of gametes in the coelomic liquid. By contrast, Culloty *et al.* (2010) recorded a male-biased sex ratio (1.4:1) in Irish *S. alveolata*, based on histological data.

In theory, a 1:1 sex ratio would be expected where male and female investment in the offspring is equal, and mortality rates are similar in the two sexes over the different stages of the life cycle (Warner, 2010). In polychaetes, a female-biased sex ratio may be related to a series of factors, including (i) mate competition, where breeding groups are small (Premoli & Sella, 1995), (ii) age-specific differences in survivorship determined by variable recruitment or life history patterns (Werren & Charnov, 1978, Werren & Taylor, 1984), (iii) sequential hermaphroditism in the males (Premoli & Sella, 1995), (iv) differences in the potential for distinguishing males and females (Zajac, 1991), and (v) differential production of females due to the lower cost of producing daughters and/or the possibility of enhancing reproductive success (Premoli & Sella, 1995).

As hermaphroditism is not known in sabellariids, an increase in the mortality of males during competition for breeding partners seems unlikely in tubicolous species with external fertilization and sexing by histological techniques eliminates the possibility of errors in the sexing; the larger size and greater abundance of the female *S. wilsoni* indicates the allocation of a considerable amount of energy to the reproductive process. This strategy, together with precocious sexual maturity and continuous breeding, is common in species found in unstable and stressful environments (Zajac, 1991).

The reproductive structures of *S. wilsoni* are similar to those observed in *S. alveolata* (Fauré-Frémiet, 1924, Wilson, 1968b, Peaucellier, 1984, Culloty *et al.*, 2010), *Sabellaria vulgaris* (Waterman, 1934), and *P. lapidosa* (Eckelbarger, 1978b, Eckelbarger,

1984) and *Phragmatopoma caudata* (Faroni-Perez & Zara, 2014). The ovaries and testes are simple structures associated with the blood vessels of the inter-segmental septa found in the abdominal segments. Oogenesis is of the intra-ovarian type, with the oocytes being linked to the ovaries until the final stages of the vitellogenic process (Eckelbarger, 1978b). As in other sabellariids (Waterman, 1934, Eckelbarger, 1978b, Culloty *et al.*, 2010, Faroni-Perez & Zara, 2014), oogenesis is unsynchronized and all the different developmental stages are normally found in the ovary, while the spermatogonia are released into the coelom to mature together with the support cells. The concentration of the mature gametes in abdominal parapodia indicates that they are released into the environment through parapodial nephridiopores, given the absence of specialized gonoducts (Fauré-Frémiet, 1924, Eckelbarger, 1984).

Four stages of gonadal maturity were identified in the present study – (i) initial development, (ii) maturation, (iii) mature, and (iv) spawning. The gametogenetic stage was observed throughout the individual, as in *S. alveolata* (Culloty *et al.*, 2010), although six stages were described in this species, two of which were not observed in the present study – an inactive stage (worms with no signs of sexuality) and resting or recuperating (spent worms, recently spawned). The absence of inactive individuals in *S. wilsoni* may have been the result of a sampling effect, indicating the need for the collection of a larger sample of specimens of smaller body size. The smallest individual sexed in the present study had a body length of 1.6 mm, while observations in the field and unpublished data confirm the existence of recently-settled worms smaller than 1 mm.

The evidence indicates that the individuals of *S. wilsoni* reach sexual maturity very rapidly, a characteristic typical of other reef-building sabellariids. Eckelbarger (1976) noted that the first signs of sexual traits are observed in *P. lapidosa* between six and eight weeks after settling. In *P. californica*, sexual maturation occurs between one and three months

after settling (Barry, 1989). In southeastern Brazil, Faroni-Perez (2014) observed gametes in *P. caudata* of approximately 4 mm (length of thorax + abdomen), while recently-settled juveniles measured around 3 mm. No precise data are available on sexual maturation in other *Sabellaria* species, although the process is known to occur during the first year of life (Wilson, 1971, Gruet & Lassus, 1983).

The presence of mature *S. wilsoni* throughout the year, and the lack of evidence of a resting gonadal phase, indicates that this species breeds continuously on Algodóal-Maiandeuá Island. This is a typical pattern in tropical organisms, given the relatively high and stable temperatures encountered throughout the year, which support relatively constant levels of productivity (Longhursts & Pauly, 1987). Mature individuals have also been observed throughout the year in sabellariids from the northern hemisphere, such as *S. alveolata* in France (Gruet & Lassus, 1983), *P. lapidosa* in Florida (Eckelbarger, 1976, McCarthy *et al.*, 2003), and *P. californica* in California (Barry, 1989). Despite these findings, marked seasonal patterns have been observed in spawning (Culloty *et al.*, 2010), the abundance of larvae (Curtis, 1978, Dubois *et al.*, 2007), and recruitment and settling (Wilson, 1971, Eckelbarger, 1976, Dubois *et al.*, 2007). Wilson (1971) monitored populations of *S. alveolata* over a nine-year period in Cornwall (United Kingdom), and found that spawning occurred over a short period, of only a few days, in mid-July, in the boreal summer. However, Gruet and Lassus (1983) recorded two long spawning periods in the same species in France, one in the spring and one in the summer. Geographic variation in spawning patterns and sexual maturation appears to be common in polychaetes, related primarily to environmental factors, such as temperature, photoperiod, and the availability of feeding resources (Bhaud, 1972).

In temperate waters, the reproductive peaks of the sabellariids tend to occur during the spring and summer, when the days are longer, temperatures are higher, and primary productivity peaks (Wilson, 1971, Wilson, 1974, McCarthy, 2001, Dubois *et al.*, 2007, Culloty

et al., 2010)). Reproductive patterns in sabellariids may also be affected by extreme hydrodynamic disturbances, which destroy their colonies, eliminating adults and providing new opportunities for the settlement of juveniles (Barry, 1989). Observing recruitment patterns in *P. californica* in Florida, Barry (1989) recorded facultative breeding peaks following major storms, apparently as an adaptive response to the severe damage caused by the waves. This response would maximize reproductive output in the context of an increase in the probability of mortality, and potential recruitment success resulting from the reduction in competition and increase in available space. In a study of the influence of wave-related disturbance on the biology of *P. lapidosa*, McCarthy (2003) also recorded shifts in spawning patterns, which appeared to be a response to sub-lethal damage.

The findings of Barry (1989) and McCarthy (2003) appear to be consistent with the life history of *S. wilsoni* which, while reproducing continuously throughout the year, presented two primary reproductive peaks. The first occurred during the dry season, between October and December, 2008, when the reefs were suffering from maximum levels of erosion. The second peak occurred during the rainy season, between January and March, 2009, when the reefs were being recuperated and recolonized. This appears to indicate that, on the Amazon coast of Pará, the *S. wilsoni* reefs pass through periods of erosion and reconstruction associated with seasonal fluctuations in the local climate, which appear to modulate the reproductive strategies of the species.

During the first reproductive peak, less than one month after the principal period of reef erosion, 100% of the specimens analyzed were mature or spawning. Hydrodynamic disturbances are known to cause modifications of the reproductive cycle, anticipating or delaying the breeding period (Giese & Kanatani, 1987). The rapid production and release of mature gametes occurs in sabellariids such as *P. lapidosa*, in which vitellogenesis and the production of mature eggs may take only a few days (Eckelbarger, 1979). Both *P. californica*

and *P. lapidosa* are known to release their gametes immediately when disturbed or removed from their tubes (Eckelbarger, 1976, McCarthy *et al.*, 2003).

The morphometric results (Figure 1.4), despite the small spatial scale measured on the reef, indicate that the population of *S. wilsoni* presented constant recruitment throughout the studied period, with higher number between May and August 2009. In the following months after that and until November 2008 the recruitment was reduced. However, it increased from December to January (early recuperation). Although no data are available on the duration of the planktonic larval stage in *S. wilsoni*, this period lasts between two weeks and three month in most other sabellariids (Eckelbarger, 1978a). This would be consistent with the conclusion that the December-January recruits were produced during the preceding October-November spawning peaks. However, the confirmation of any such conclusion would require more reliable data on the duration of larval development in this species, the possible connectivity among local populations, and the regional oceanographic processes involved in the retention and dispersal of the larvae.

The second reproductive peak in *S. wilsoni* occurred when space was most available. Competition for space is one of the principal factors controlling the biological characteristics of benthonic communities that inhabit hard substrates (Menge & Branch, 2001). Physical disturbances of the substrate may permit colonization by new recruits in habitats that were fully occupied prior to the disturbance (Sousa, 1979). In this case, surviving individuals may increase reproductive effort in an attempt to occupy the available space (Sousa, 1979, Pawlik & Chia, 1991).

The conditions prevailing during the rainy season may be favorable for the development of reefs in the study region, when the more amenable hydrodynamics facilitates the persistence of aggregates of individuals. While salinity is low (7–18) during this period, the species is known to be euryhaline. As *S. wilsoni* feeds on suspended particles,

resources may also be more abundant during this period, when the seasonal increase in runoff and fluvial discharge results in a larger input of nutrients, suspended organic material, and chlorophyll-*a* (da Costa *et al.*, 2011). In southeastern Brazil, Faroni-Perez (2014) also recorded higher densities of juvenile *P. caudata* during the rainy season, associated with the increased input of nutrients from the adjacent estuarine system.

The results of the present study on *Sabellaria wilsoni* are consistent with the known capacity of the sabellariids to tolerate unstable environmental conditions, presenting a life history typical of opportunistic *r*-strategists, adapted for survival in unpredictable, short-lived habitats.

1.7. REFERENCES

- Ayres M., Ayres Jr M., Ayres D.L. and Santos A.S.** (2007) BioEstat - Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Belém: Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá/MCT/CNPq.
- Amaral A.C.Z.** (1987) Breve caracterização de *Phragmatopoma lapidosa* Kinberg, 1867 (Polychaeta, Sabellariidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 3, 471-474.
- Ataide M.B., Venekey V., Filho J.S.R. and dos Santos P.J.P.** (2014) Sandy reefs of *Sabellaria wilsoni* (Polychaeta: Sabellariidae) as ecosystem engineers for meiofauna in the Amazon coastal region, Brazil. *Marine Biodiversity* 44, 403-413.
- Ayata S.D., Ellien C., Dumas F., Dubois S. and Thiebaut E.** (2009) Modelling larval dispersal and settlement of the reef-building polychaete *Sabellaria alveolata*: role of hydroclimatic processes on the sustainability of biogenic reefs. *Continental Shelf Research* 29, 1605-1623.
- Barry J.P.** (1989) Reproductive response of a marine annelid to winter storms - an analog to fire adaptation in plants. *Marine Ecology Progress Series* 54, 99-107.
- Berglund A.** (1986) Sex change by a polychaete: effects of social and reproductive costs. *Ecology* 67, 837-845.
- Bhaud M.** (1972) Quelques données sur le déterminisme écologique de la reproduction des annélides polychètes. *Marine Biology* 17, 115-136.
- Bosa C.R. and Masunari S.** (2002a) Crustáceos decápodos associados aos bancos de *Phragmatopoma caudata* (Kroeyer) (Polychaeta, Sabellariidae) na praia de Caiobá, Matinhos, Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia* 19, 117-133.
- Bosa C.R. and Masunari S.** (2002b) Peracáridos associados aos bancos de *Phragmatopoma caudata* (Kröyer) (Polychaeta, Sabellariidae) na praia de Caiobá, Matinhos, Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia* 19, 135-147.

- Britaev T.A. and Fauchald K.** (2005) New species of symbiotic scaleworms *Asterophilia* (Polychaeta, Polynoidae) from Vietnam. *Invertebrate Zoology* 2, 20-28.
- Capa M., Hutchings P. and Peart R.** (2012) Systematic revision of Sabellariidae (Polychaeta) and their relationships with other polychaetes using morphological and DNA sequence data. *Zoological Journal of the Linnean Society* 164, 245-284.
- Cotter E., O'Riordan R.M. and Myers A.A.** (2003) A histological study of reproduction in the serpulids *Pomatoceros triqueter* and *Pomatoceros lamarckii* (Annelida : Polychaeta). *Marine Biology* 142, 905-914.
- Culloty S.C., Favier E., Ni Riada M., Ramsay N.F. and O'Riordan R.M.** (2010) Reproduction of the biogenic reef-forming honeycomb worm *Sabellaria alveolata* in Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 90, 503-507.
- Curtis L.A.** (1978) Aspects of the population dynamics of the polychaete *Sabellaria vulgaris* Verrill, in the Delaware Bay. *Estuaries* 1, 73-84.
- da Costa V.B., de Sousa E.B., Pinheiro S.C.C., Pereira L.C.C. and da Costa R.M.** (2011) Effects of a high energy coastal environment on the structure and dynamics of phytoplankton communities (Brazilian Amazon littoral). *Journal of Coastal Research* SI 64, 354-358.
- Dales R.P.** (1952) The development and structure of the anterior regions of the body in the Sabellariidae with special reference to *Phragmatopoma californica*. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 93, 435-452.
- Desroy N., et al.** (2011) The conservation status of *Sabellaria alveolata* (L.) (Polychaeta: Sabellariidae) reefs in the Bay of Mont-Saint-Michel. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* 21, 462-471.
- DHN-Brasil** (2008) Tábuas de maré para o fundeadouro de Salinópolis (Estado do Pará). Brasil, Diretoria de Hidrografia e Navegação.
- Dubois S., Comtet T., Retiere C. and Thiebaut E.** (2007) Distribution and retention of *Sabellaria alveolata* larvae (Polychaeta: Sabellariidae) in the Bay of Mont-Saint-Michel, France. *Marine Ecology Progress Series* 346, 243-254.
- Eckelbarger K.J.** (1976) Larval development and population aspects of reef-building polychaete *Phragmatopoma lapidosa* from east coast of Florida. *Bulletin of Marine Science* 26, 117-132.
- Eckelbarger K.J.** (1977) Larval development of *Sabellaria floridensis* from florida and *Phragmatopoma californica* from Southern-California (Polychaeta-Sabellariidae), with a key to sabellariid larvae of Florida and review of development in family. *Bulletin of Marine Science* 27, 241-255.
- Eckelbarger K.J.** (1978a) Metamorphosis and Settlement in the Sabellariidae. In Rice M.E. and Chia F.S. (eds) *Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae*. Amsterdam: Elsevier B.V., pp 145-164.
- Eckelbarger K.J.** (1978b) Oogenesis in polychaete *Phragmatopoma lapidosa* unique mode of yolk formation in a spiralian. *American Zoologist* 18, 646.
- Eckelbarger K.J.** (1979) Ultrastructural evidence for both autotrophic and heterotrophic yolk formation in the oocytes of an annelid (*Phragmatopoma lapidosa*, Polychaeta). *Tissue & Cell* 11, 425-443.

- Eckelbarger K.J.** (1984) Ultrastructure of spermatogenesis in the reef-building polychaete *Phragmatopoma lapidosa* (Sabellariidae) with special reference to acrosome morphogenesis. *Journal of Ultrastructure Research* 89, 146-164.
- Fanta E.A.** (1968) Sobre a biologia e ecologia de *Phragmatopoma lapidosa* (Sabellariidae, Polychaeta). *Ciência e Cultura* 20, 327-328.
- Faroni-Perez L.** (2014) Variação sazonal no recrutamento de *Phragmatopoma caudata* (Polychaeta, Sabellariidae) na costa sudeste do Brasil: biometria e validação de metodologia para categorização de classes etárias. *Iheringia, Série Zoologia* 104, 5-13.
- Faroni-Perez L. and Zara F.J.** (2014) Oogenesis in *Phragmatopoma* (Polychaeta: Sabellariidae): Evidence for morphological distinction among geographically remote populations *Memoirs of Museum Victoria* 71, 53-65.
- Fauré-Frémiet E.** (1924) L'oeuf de *Sabellaria alveolata* L. *Archives d'anatomie microscopique* 20, 211-342.
- Giangrande A.** (1997) Polychaetes reproductive patterns, life cycles and life histories: an overview. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 35, 323-386.
- Giese A.C. and Kanatani H.** (1987) Maturation and spawning. In Giese A.C., Pearse J.S. and Pearse V.B. (eds) *Reproduction of marine invertebrates*, IX. Palo Alto, CA: Blackwell Scientific Publishers, pp 252-313.
- Gram R.** (1968) A Florida sabellariidae reef and its effect on sediment distribution. *Journal of Sedimentary Petrology* 38, 863-868.
- Gruet Y.** (1971) Morphologie, croissance et faune associée des récifs de *Sabellaria alveolata* (Linné) de la Bernerie-en-Retz (Loire Atlantique). *Tethys* 3, 321-380.
- Gruet Y.** (1986) Spatio-temporal changes of sabellarian reefs built by the sedentary polychaete *Sabellaria alveolata* (Linne). *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I* 7, 303-319.
- Gruet Y. and Lassus P.** (1983) Contribution à l'étude de la biologie reproductive d'une population naturelle de l'annélide polychète *Sabellaria alveolata* (Linné). *Annales de l'Institut Océanographique de Paris* 59, 127-140.
- Kirtley D.W.** (1994) *A review and taxonomic revision of the family Sabellariidae Johnston, 1865 (Annelida; Polychaeta)*, Florida: Sabecon Press.
- Lana P.C. and Bremec C.S.** (1994) Sabellariidae (Annelida, Polychaeta) from south America In Dauvin J.C., Laubier L. and Reish D.J. (eds.) *Conférence internationale des Polychètes*. vol. 162, Paris: Mémoires Muséum National d'Histoire Naturelle, pp 211-222.
- Lana P.D. and Gruet Y.** (1989) *Sabellaria wilsoni* sp-n (Polychaeta, Sabellariidae) from the southeast coast of Brazil. *Zoologica Scripta* 18, 239-244.
- Lomônaco C., Santos A.S. and Martin C.L.** (2012) Effects of local hydrodynamic regime on the individual's size in intertidal *Sabellaria* (Annelida: Polychaeta: Sabellariidae) and associated fauna at Cabo Branco beach, north-east Brazil. *Marine Biodiversity Records* 4, 1-7.
- Longhurts A. and Pauly D.** (1987) *Ecology of tropical oceans*, San Diego: Academic Press.

- Martorano L.G., Pereira L.C., Cézar E.G.M. and Pereira I.C.B.** (1993) *Estudos climáticos do Estado do Pará: classificação climática (Köppen) e deficiência hídrica (Thornhtwhite, Mather)*, Belém: Sudam/Embrapa/SNLCS.
- Matos J.B., Silva N.I.S.d., Pereira L.C.C. and Costa R.M.d.** (2012) Caracterização quali-quantitativa do fitoplâncton da zona de arrebenção de uma praia amazônica. *Acta Botanica Brasilica* 26, 979-990.
- McCarthy D.A.** (2001) *Life-history patterns and the role of disturbance in intertidal and subtidal populations of the polychaete Phragmatopoma lapidosa lapidosa (Kinberg, 1867) in the tropical Western Atlantic*. PhD thesis, University of London, London.
- McCarthy D.A., Young C.M. and Emson R.H.** (2003) Influence of wave-induced disturbance on seasonal spawning patterns in the sabellariid polychaete *Phragmatonoma lapidosa*. *Marine Ecology Progress Series* 256, 123-133.
- Menge B.P. and Branch G.M.** (2001) Rocky intertidal communities. In Bertness M.D., Gaines S.D. and Hay M.E. (eds) *Marine community ecology*. Massachusetts: Sinauer Associates, pp 221-251.
- Micheletti-Flores C.V. and Negreiros-Fransozo M.L.** (1999) Porcellanid crabs (Crustacea, Decapoda) inhabiting sand reefs built by *Phragmatopoma lapidosa* (Polychaeta, Sabellaridae) at Paranapuã Beach, São Vicente, SP, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 59, 63-73.
- Moraes B.C., Costa J.M.N., Costa A.C.L. and Costa M.H.** (2005) Variação espacial e temporal da precipitação no Estado do Pará. *Acta Amazônica* 35, 207-214.
- Narchi W. and Rodrigues S.A.** (1965) Observações ecológicas sobre *Phragmatopoma lapidosa* Kinberg. *Ciência e Cultura* 17, 228-229.
- Nonato E. and Péres J.M.** (1961) Observations sur quelques peuplements intertidaux de substrat dur dans la région d'Ubatuba (Etat de São Paulo). *Cahiers De Biologie Marine* 2, 263-270.
- Occhioni G.E., Brasil A.C.S. and Araujo A.F.B.** (2009) Morphometric study of *Phragmatopoma caudata* (Polychaeta: Sabellida: Sabellariidae). *Zoologia* 26, 739-746.
- Pawlik J.R.** (1988) Larval settlement and metamorphosis of two gregarious sabellariid polychaetes *Sabellaria alveolata* compared with *Phragmatopoma lapidosa*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 68, 101-124.
- Pawlik J.R. and Butman C.A.** (1993) Settlement of a marine tube worm as a function of current velocity - interacting effects of hydrodynamics and behavior. *Limnology and Oceanography* 38, 1730-1740.
- Pawlik J.R. and Chia F.S.** (1991) Larval settlement of *Sabellaria cementarium* Moore, and comparisons with other species of sabellariid polychaetes. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 69, 765-770.
- Peaucellier G.** (1984) Ultrastructural study of oocyte maturation in the polychaete annelid *Sabellaria alveolata*. *International Journal of Invertebrate Reproduction and Development* 7, 33-42.
- Pereira L.C.C., Mendes C.M., Monteiro M.d.C. and Asp N.E.** (2009) Morphological and sedimentological changes in a macrotidal sand beach in the Amazon Littoral (Vila Dos Pescadores, Para, Brazil). *Journal of Coastal Research* SI 56, 113-117.
- Pereira L.C.C., Sozinho da Silva N.I., da Costa R.M., Asp N.E., da Costa K.G. and Vila-Concejo A.** (2012) Seasonal changes in oceanographic processes at an equatorial macrotidal beach in northern Brazil. *Continental Shelf Research* 43, 95-106.

- Porras R., Bataller J.V., Murgui E. and Torregrosa M.T.** (1996) Trophic structure and community composition of polychaetes inhabiting some *Sabellaria alveolata* (L) reefs along the Valencia Gulf Coast, Western Mediterranean. *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I* 17, 583-602.
- Premoli M.C. and Sella G.** (1995) Sex economy in benthic polychaetes. *Ethology Ecology & Evolution* 7, 27-48.
- Rosa Filho J.S., Gomes T.P., Almeida M.F. and Silva R.F.** (2011) Benthic fauna of macrotidal sandy beaches along a small-scale morphodynamic gradient on the Amazon coast (Algodoal Island, Brazil). *Journal of Coastal Research SI* 64, 435-439.
- Shuker D.M., Moynihan A.M. and Ross L.** (2009) Sexual conflict, sex allocation and the genetic system. *Biology Letters* 5, 682-685.
- Silva, N. I. S., Pereira, L. C. C., Gorayeb, A., Vila-Concejo, A., Sousa, R. C., Asp, N. E. and Costa, R. M.** (2011) Natural and social conditions of Princesa, a macrotidal sandy beach on the Amazon Coast of Brazil. *Journal of Coastal Research SI* 64, 1979-1983.
- Smith P.R. and Chia F.S.** (1985) Larval development and metamorphosis of *Sabellaria cementarium* Moore, 1906 (Polychaeta: Sabellariidae). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 63, 1037-1049.
- Sousa W.P.** (1979) Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky inter-tidal algal community. *Ecological Monographs* 49, 227-254.
- Van Dover C.L., Trask J., Gross J. and Knowlton A.** (1999) Reproductive biology of free-living and commensal polynoid polychaetes at the Lucky Strike hydrothermal vent field (Mid-Atlantic Ridge). *Marine Ecology Progress Series* 181, 201-214.
- Vovelle J.** (1965) Le tube de *Sabellaria alveolata* (L.). Annelide Polychete Hermellidae et son ciment: Étude écologique, expérimentale, histologique et histochimique. *Archives de zoologie experimentale et generale* 106, 1-187.
- Warner D.A.** (2010) Sex allocation. Stuart West. *Integrative and Comparative Biology* 50, 476-477.
- Waterman A.J.** (1934) Observations on reproduction, prematuration and fertilization in *Sabellaria vulgaris*. *Biological Bulletin* 67, 97-114.
- Werren J.H. and Charnov E.L.** (1978) Facultative sex ratios and population dynamics. *Nature* 272, 349-350.
- Werren J.H. and Taylor P.D.** (1984) The effects of population recruitment on sex-ratio selection. *American Naturalist* 124, 143-148.
- Wilson D.P.** (1968a) Settlement behaviour of larvae of *Sabellaria alveolata* (L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 48, 387-435.
- Wilson D.P.** (1968b) Some aspects of the development of eggs and larvae of *Sabellaria alveolata* (L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 48, 367-386.
- Wilson D.P.** (1970) Larvae of *Sabellaria spinulosa* and their settlement behaviour. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 50, 33-52.
- Wilson D.P.** (1971) *Sabellaria* colonies at Duckpool, North Cornwall, 1961-1970. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom* 51, 509-580.

Wilson D.P. (1974) *Sabellaria alveolata* (L.) at Duckpool, North Cornwall, 1971-1972, with a note for May 1973. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 54, 393-436.

Zajac R.N. (1991) Population ecology of *Polydora ligni* (Polychaeta, Spionidae). I. Seasonal variation in population characteristics and reproductive activity. *Marine Ecology Progress Series* 77, 197-206.

CAPÍTULO II

Recifes arenosos de *Sabellaria wilsoni* (Polychaeta, Sabellariidae) na Costa Amazônica (Pará, Brasil): dinâmica estrutural e seus efeitos sobre a macrofauna bentônica associada



RESUMO

Os Sabellariidae são poliquetos conhecidos pela capacidade de formar extensos recifes arenosos na linha de costa de várias partes do mundo. Essas construções são sistemas dinâmicos, que passam naturalmente por período de crescimento e destruição. O estudo acompanhou a fauna macrobentônica associada a recifes de *Sabellaria wilsoni* ao longo de um ano de amostragem (maio de 2008 a abril de 2009) na Ilha de Algodoal-Maiandeuá (Atlântico, Brasil). Foi investigado o papel das variações ambientais sazonais sobre a estrutura dos recifes e como essas afetam as assembléias macrobentônicas associadas. As mudanças nas condições hidrodinâmicas determinaram os momentos de destruição (período seco) e crescimento dos recifes (período chuvoso), sendo consideradas cinco fases morfológicas para descrição da fauna. De forma geral, a destruição e o crescimento dos recifes conduziram a macrofauna para dois caminhos inversos, enquanto o primeiro levou a um aumento (em número de organismos) e diversificação na fauna (em número de espécies), o outro resultou em seu significativo empobrecimento. A destruição do recife foi correlacionada com o aumento da complexidade do habitat e amenização da competição com sabelarídeos, favorecendo o estabelecimento de organismos associados. O presente estudo é um primeiro passo para entender o funcionamento do habitat na região costeira amazônica e abre um amplo campo de discussões sobre o papel dos distúrbios físicos naturais na permanência dos recifes e na manutenção da sua diversidade.

Palavras-chaves: recifes de Sabellariidae, variação sazonal, distúrbios naturais, fauna associada.

2.1. INTRODUÇÃO

Sabellariidae são poliquetos sedentários que vivem em tubos arenosos fixos a substratos rochosos, ou outros fundos duros, como algas, conchas de moluscos ou trocos e raízes de vegetais (Gruet, 1972, Pohler, 2004). Algumas espécies de vida gregária, notadamente de *Sabellaria* e *Phragmatopoma*, formam extensos recifes em praias arenosas de regiões temperadas e tropicais da Europa (Wilson, 1971, Dias & Paula, 2001), Américas (Gore *et al.*, 1978, McCarthy *et al.*, 2003, Sepúlveda *et al.*, 2003), Ásia (Achary, 1969, Pohler, 2004) e Austrália (Shepherd & Thomas, 1982). Esses recifes são ocupados por uma grande variedade de organismos bentônicos, sendo especialmente importantes em locais de alta rigidez ambiente, como as zonas de arrebentação de praias (Gore *et al.*, 1978, Sepúlveda *et al.*, 2003).

Desde sua implantação no substrato até o desenvolvimento de grandes aglomerados, os recifes de sabelarídeos passam por profundas alterações na sua morfologia. Gruet (1972, 1986) classifica e descreve as transformações dos recifes de *Sabellaria alveolata* em longo prazo, em quatro fases: (1) implantação, com assentamento gregário de larvas e início da construção de tubos por juvenis; (2) crescimento com a formação de construções em cogumelos, os quais podem coalescer dando origem a barreiras e plataformas; (3) estagnação, quando as construções deixam de crescer; e por fim, (4) destruição, momento em que ocorre a morte massiva dos vermes e as construções são erodidos pelas ondas e ventos, podendo desaparecer por completo ou parcialmente. Depois de destruídos os recifes podem passar por novos períodos de implantação, de acordo com a disponibilidade de larvas e condições hidrodinâmicas favoráveis. Nem todas as fases podem estar presentes na evolução de um recife, algumas vezes a destruição ocorre durante o crescimento, muito antes da estagnação (Gruet, 1986).

A dinâmica morfológica dos recifes de Sabellariidae tem sido citada como um fator importante para o estabelecimento da fauna bentônica associada em regiões temperadas (Gruet, 1971, Porras *et al.*, 1996, Dias & Paula, 2001, Dubois *et al.*, 2002, Dubois *et al.*, 2006, La Porta & Nicoletti, 2009). Em geral, construções erodidas e em fase de destruição são mais propícias à fauna do que aquelas bem preservadas. Tais resultados têm sido relacionados a fatores como disponibilidade e heterogeneidade espacial (Gruet, 1971, Dubois *et al.*, 2002, La Porta & Nicoletti, 2009), oxigenação no interior das construções (Anádon, 1981, Dias & Paula, 2001) e interações biológicas como competição e predação (Porras *et al.*, 1996).

Em regiões tropicais os recifes de sabelarídeos são ainda pouco estudados e não existem descrições dos ciclos de colonização das espécies, nem tão pouco, relatos a respeito da influência sobre a fauna associada. Os estudos realizados, com poucas exceções, são apenas levantamentos pontuais de diversidade (Achary, 1969, De Leon-Gonzalez & Diaz Castaneda, 2006). No Brasil as associações de crustáceos em recifes de *Phragmatopoma* foram descritas por Pinheiro *et al.* (1997), Micheletti-Flores e Negreiros-Françoso (1999) e Bosa e Masunari (2002a, 2002b). Fausto-Filho e Furtado (1970), Lomônaco *et al.* (2012) e Ataíde *et al.* (2014) realizaram estudos sobre as comunidades bentônicas associadas aos recifes de *Sabellaria*.

Sabellaria wilsoni Lana e Gruet, 1989 ocorre em águas tropicais e subtropicais do Atlântico (da Guiana Francesa até Argentina e, possivelmente, a partir do Golfo do México), habitando ambientes mixo a polihalinos, como estuários e fundos rasos da plataforma continental (Lana & Gruet, 1989, Lana & Bremec, 1994, Santos *et al.*, 2011, Lomônaco *et al.*, 2012, Santos *et al.*, 2014). Na zona costeira amazônica a espécie constrói recifes sobre afloramentos rochosos em praias e estuários, os quais são erodidos e reconstruindo ao longo do ano, podendo até desaparecer completamente em certas áreas.

Essas observações conduziram o presente estudo a acompanhar durante um ano os recifes de *S. wilsoni* na Ilha de Algodoal-Maiandeuá (Norte do Brasil), com objetivo de: 1. Caracterizar as modificações estruturais nos recifes em resposta às variações ambientais; e, 2. Avaliar a relação entre as variações morfológicas dos recifes e a densidade de seus construtores, assim como dessas com a estruturação das comunidades macrobentônicas associadas.

2.2. MATERIAIS E METODOS

2.2.1. Área de estudo

A ilha de Algodoal-Maiandeuá (00°35'03" W e 00°38'29" S) está localizada no município de Maracanã (Estado do Pará) na região norte do Brasil, sendo circundada por rios e canais estuarinos e banhada apenas ao norte pelo Oceano Atlântico (Fig. 2.1). A região é dominada por macromarés semi-diurnas, com amplitudes de 3,5 m (máres de quadratura) a 7 m (máres de sizígia) (Araujo da Silva *et al.*, 2009). As praias da ilha apresentam correntes da ordem de 1 a 2 m.s⁻¹ e ondas de cerca de 1 m de altura (Silva *et al.*, 2011a). As ondas têm maior influência nas praias oceânicas em virtude da direção dos ventos alísios vindos de ENE, enquanto que a parte oeste (voltada para o continente) é mais protegida (Santos, 1996). As praias são constituídas por areias muito finas quartzosas (Rosa Filho *et al.*, 2011b) e nas zonas do médiolitoral inferior, onde há ocorrência de afloramentos rochosos (matacões e fragmentos de arenito lateritizados), existem frequentemente recifes de *S. wilsoni*.

O clima da região é do tipo tropical úmido, a temperatura média anual fica em torno de 27,7°C, com pequena amplitude térmica ao longo do ano (até 5°C) (Martorano *et al.*, 1993). A precipitação pluviométrica anual é da ordem de 3.000 mm, com valores médios de 1657 mm no período chuvoso (janeiro a junho) e de 487 mm no meses seguintes (período seco) (Moraes *et al.*, 2005).

2.2.2. Coleta da macrofauna

As coletas ocorreram mensalmente entre maio de 2008 e abril de 2009 em uma mancha contínua de recife ($\approx 900 \text{ m}^2$), localizada na região do médiolitoral inferior de uma praia arenosa estuarina da ilha, conhecida como Caixa D'água (Figura 2.1). No recife foram determinados dois transectos perpendiculares à linha da praia, nos quais foram delimitadas duas subáreas amostrais, uma mais próxima da linha d'água (cerca 5 m) e outra mais afastada (cerca 10 m), como forma de garantir a amostragem por toda a extensão dos recifes. A amostragem ocorreu sempre durante as marés de sizígia de lua nova, momento de maior exposição dos recifes.

A cada mês foram retiradas de cada subárea quatro amostras de recife, totalizando 16 amostras por mês. Utilizou-se um amostrador do tipo cilíndrico (10 cm de diâmetro e 40 cm de altura). Durante a coleta cada amostra teve seu volume e altura (do topo até a base fixada ao substrato) aferidos. Em laboratório os fragmentos de recife foram desintegrados sob água corrente e passados por malha de nylon de 0,3 mm de abertura. O material retido na malha foi triado sob microscópio estereoscópico, sendo os organismos identificados ao menor nível taxonômico possível, contados e conservados em álcool etílico a 70%.

Sempre que possível, os organismos foram classificados em grupos funcionais, levando em conta os modos de alimentação (carnívoros, herbívoros, suspensívoros, comedores de depósito e onívoros) e sua distribuição espacial no recife: epifauna sésil (que ocupam superfícies do recife); endofauna (tubícolas, escavadores e organismos associados ao sedimento que é capturado dentro dos recifes); fauna de fendas (formas móveis menos ativas, que vivem em cavidades profundas no recife); vágeis diversos (móveis que habitam a superfície e/ou movem-se entre as cavidades dos recifes). A classificação espacial dos

organismos foi feita com base nas observações de campo e laboratório e adaptações de literatura pertinente (Gruet, 1971, Gherardi & Cassidy, 1994).

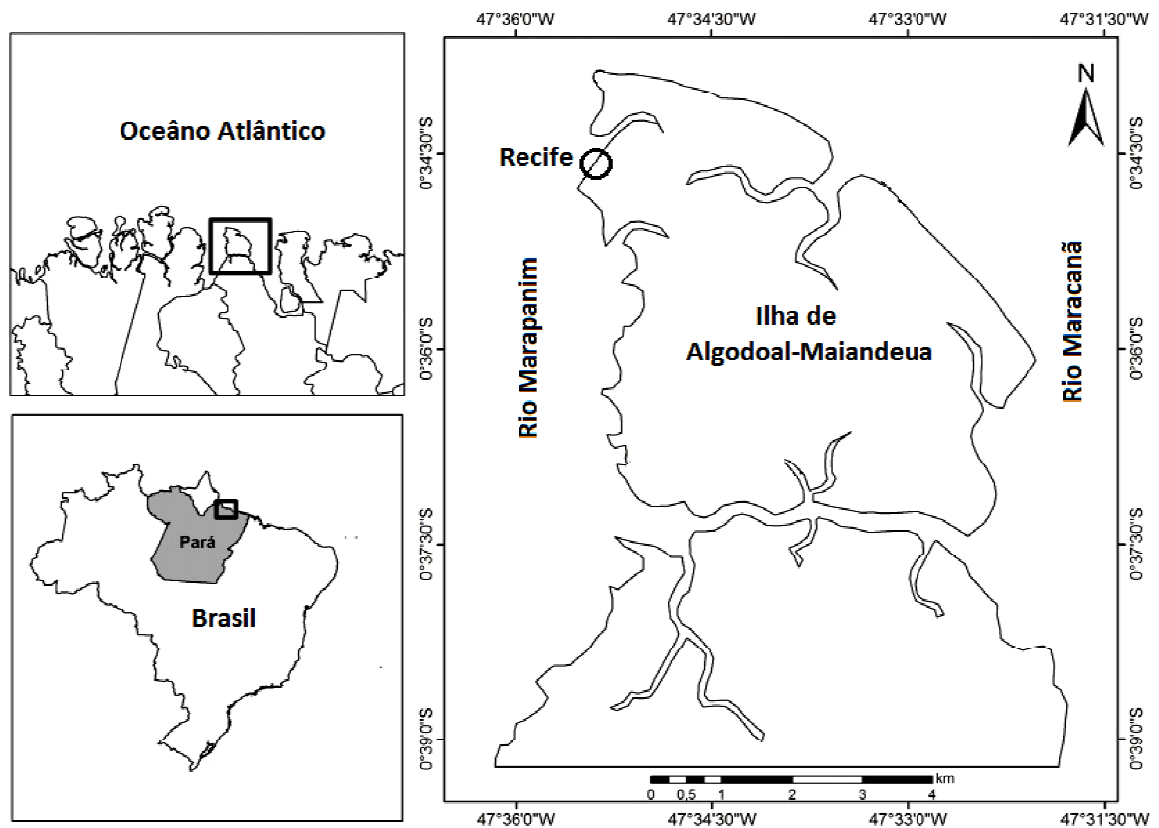


Figura 2.1 – Localização da ilha de Algodoal-Maiandeu (Costa Norte do Brasil) e da área de estudo - recife de *Sabellaria wilsoni*.

2.2.3. Amostragem de dados ambientais

Foram coletadas mensalmente amostras de água superficial durante a maré vazante para a determinação da salinidade (através de refratômetro portátil) e da concentração de material em suspensão (filtros de 47 mm de diâmetro e porosidade de 0.3 mm). Dados de temperatura do ar, índices de precipitação pluviométrica e velocidade e direção dos ventos foram obtidos junto ao Instituto Nacional de Meteorologia da estação Salinópolis (cerca de 30 km da área de estudo). Informações sobre altura significativa de ondas (H_s) e sua tensão oscilatória com o fundo sobre a área de recife foram geradas utilizando o modelo de propagação de onda do SisBaHiA® (Sistema Base de Hidrodinâmica Ambiental -

COPPE/UFRJ)(Rosman, 2001, Rosman, 2013). O domínio do modelo abrangeu a toda a região da praia da Caixa D'Água e foi alimentado com dados de batimetria, correntes e rugosidade de fundos medidos *in situ*, além de dados de constantes harmônicas da maré (FERMAR-Brasil), ventos e pluviosidade (INMET-Brasil) para o Município de Salinópolis.

2.2.4. Análise de dados

Foram calculadas para cada amostra biológica a densidade (ind. L^{-2}), riqueza (nº. táxons), diversidade (índice de Simpson, λ^{-1}) e equitatividade (índice J de Pielou). Os descritores foram comparados utilizando-se análises de variância (ANOVA), seguida do teste de contraste de médias de Tukey, sempre que a hipótese nula foi rejeitada. A ANOVA seguiu dois modelos de análises, sendo o primeiro misto tri-fatorial, com período climático (seco e chuvoso) e fase estrutural (aninhado em período climático) (plataforma, destruição inicial, destruição avançada, implantação e crescimento) como fatores fixos e mês de amostragem (aninhado em fase estrutural e período climático) como fator aleatório. O segundo modelo uni-fatorial testou isoladamente o efeito do fator fase estrutural, visando à comparação dos níveis par a par (*pair-wise*). Devido o número de observações para os tratamentos (período climático e fase do ciclo estrutural) serem naturalmente desiguais, as análises de variâncias seguiram designs desbalanceados, utilizando-se soma parcial dos quadrados Tipo III (Yates, 1934). A densidade de *S. wilsoni* e o volume e altura das amostras de recifes foram testados quanto aos mesmos tratamentos. Os descritores da fauna associada (abundância, riqueza e índices de diversidade) foram correlacionados com a densidade de *S. wilsoni* e o volume e altura do recife através do coeficiente de correlação de Spearman. Para os testes paramétricos, anterior às análises, os dados foram testados quanto à normalidade da distribuição (teste de Shapiro-Wilk) e a homocedasticidade das variâncias (teste de Cochran) e quando necessário foram transformados pelo $\log(x+1)$.

A partir de dados de densidade transformados por raiz quarta, foram produzidas matrizes de similaridade, utilizando-se o índice de Bray Curtis. As matrizes foram utilizadas para as análises de ordenação do tipo *Non-Metric Multidimensional Scaling* (NMDS) e de variância multivariada permutacional (PERMANOVA)(Anderson, 2005). A PERMANOVA seguiu modelos similares aos utilizado nas análises de variância, com opção de 9999 permutações irrestritas dos dados. A rotina *Similarity Percentage* (SIMPER) foi utilizada para identificar os táxons mais importantes para os agrupamentos identificados.

Utilizou-se a *Canonical Analysis of Principal coordinates* (CAP)(Anderson & Willis, 2003) para maximizar as diferenças entre agrupamentos definidos *a priori* e confirmar os resultados do MDS e da PERMANOVA. O número (m) de eixos PCO incluídos na análise CAP foi de 4 ($q=(g-1)$, onde g= número de grupos) (Anderson *et al.*, 2008). O teste de "leave-one-out" foi realizado para determinar o erro de classificação incorreta e validade do modelo gerado (Lachenbruch & Mickey, 1968). A CAP também testou a hipótese nula de nenhuma diferença entre os grupos por meio de permutações (Anderson & Willis, 2003). A função vetor do PRIMER foi utilizada para ilustrar a correlação das espécies (Coeficiente de Spearman) com os eixos da CAP, sendo plotadas apenas aquelas com correlações > 0,6. Esta função também foi usada para a densidade de *Sabellaria wilsoni* e altura e volume dos recifes. As análises foram realizadas nos pacotes estatísticos STATISTICA 8.0 e PRIMER 6.1.13/PERMANOVA+ 1.0.3. Para todas as análises se considerou nível de significância de 95% ($\alpha=0,05$).

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Condições ambientais

Nos meses do período chuvoso (de janeiro a julho), além de maiores índices de precipitação pluviométrica, ocorreram os menores valores de temperatura do ar, salinidade e materiais em suspensão na água (Figura 2.2). No período seco (de agosto a dezembro), a temperatura, salinidade e quantidade de materiais em suspensão foram mais elevadas e ventos tornaram-se mais intensos e com direção predominantemente de leste (Figura 2.2C). Os dados da modelagem numérica indicam que a Praia da Caixa D'Água é um ambiente com pouca influência de ondas, principalmente durante o período chuvoso (Figura 2.2 C-D); ainda que no período seco os ventos de leste gerem ondas mais energéticas (maior altura e tensão oscilatória com o fundo).

2.3.2. Fases estruturais dos recifes

O recife, que no início da amostragem era uma plataforma bem desenvolvida, passou por mudanças marcantes na sua morfologia ao longo do ano (Figura 2.3 A-E), com um claro período de destruição (agosto a dezembro de 2008) e reconstrução (janeiro a abril de 2009). Para fins de comparação da fauna foram consideradas cinco fases estruturais com base na condição morfológica geral do recife: (PL) plataforma (maio a julho), condição mais preservada; (D1) destruição inicial (agosto a setembro), quando os primeiros sinais de erosão foram observados, mas maior parte dos conglomerados ainda estava presa ao substrato; (D2) destruição avançada (outubro a dezembro), com perda de grandes extensões do recife e blocos desprendidos do substrato; (IM) implantação (janeiro), com o surgimento de uma fina camada (≈ 1 cm) de novos tubos sobre o substrato rochoso ou recifes destruídos; e (GR) crescimento (fevereiro a abril), com desenvolvimento de grandes estruturas em forma de bola (Figura 2.3).

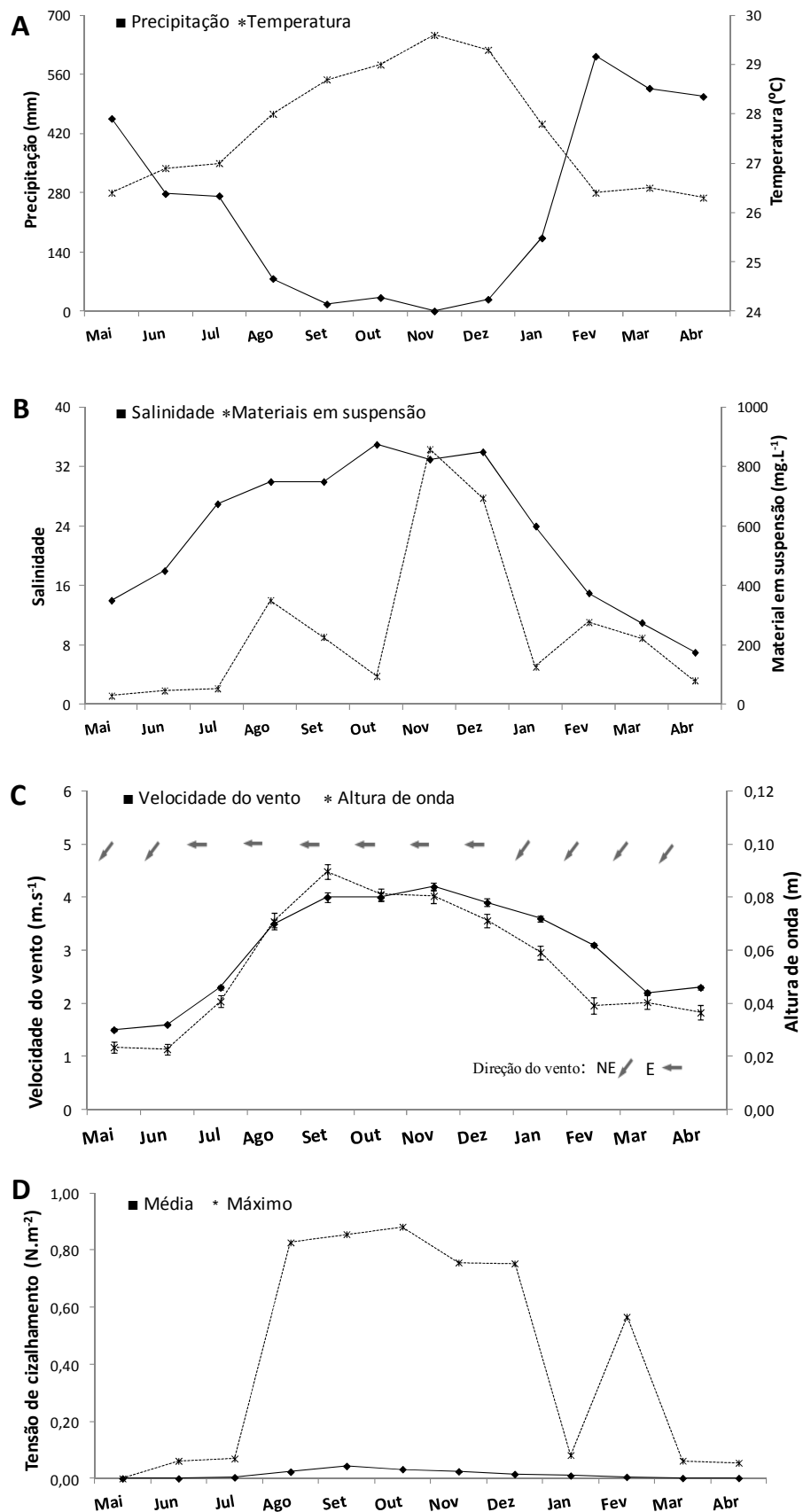


Figura 2.2. Características ambientais entre maio de 2008 e abril de 2009 na Ilha de Algodoal-Maiandeu: (A) Precipitação pluviométrica total e temperatura média do ar; (B) Salinidade e concentração de material em suspensão na água; (C) Velocidade média e direção predominante dos ventos e altura média de ondas; (D) Tensão de cisalhamento das ondas.

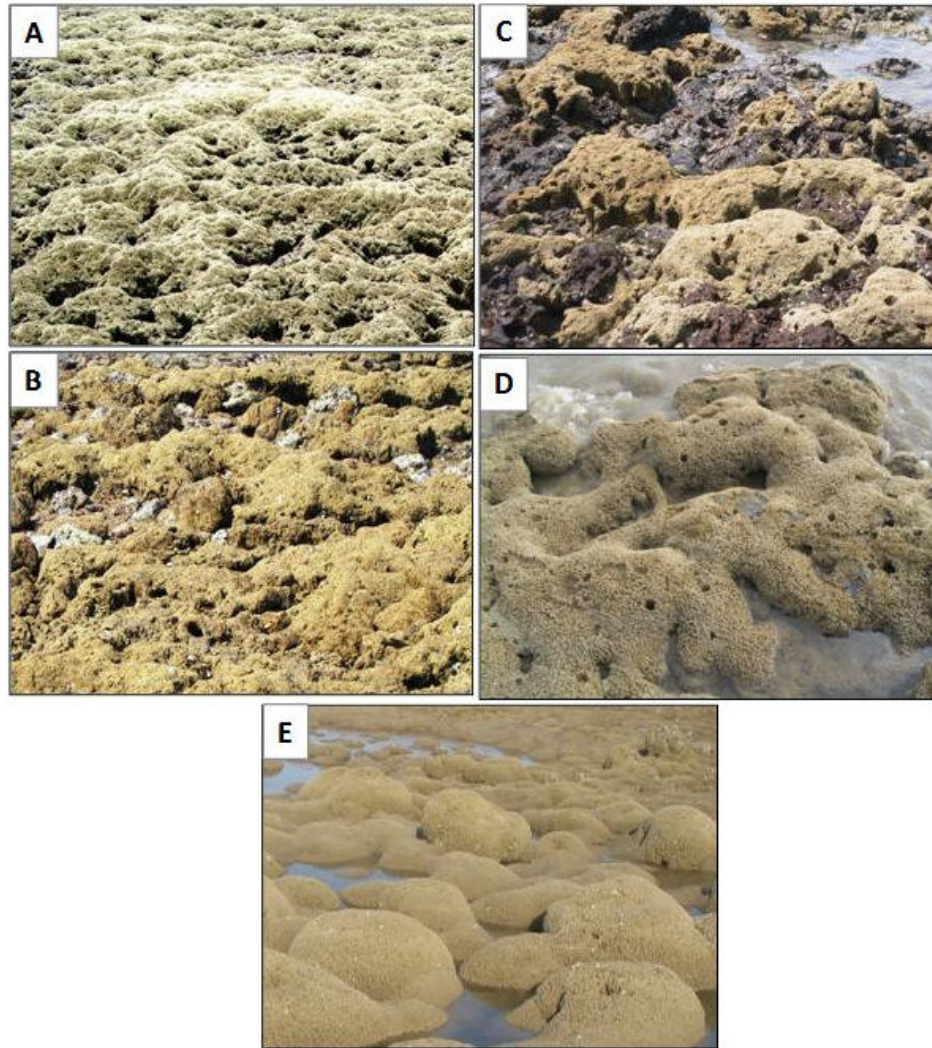


Figura 2.3. Fases estruturais dos recifes de *Sabellaria wilsoni* na Ilha de Algodão-Maiandeuca entre maio de 2008 e abril de 2009. (A) plataforma - PL; (B) início de destruição - D1; (C) destruição avançada - D2; (D) implantação - IM (E); crescimento - GR.

2.3.3. Altura e volume dos recifes

De maio a setembro a altura e o volume das amostras de recifes aumentaram (Figura 2.4 A), passando de valores médios de 9,8 cm e 0,8 L para 16,6 cm e 1,2 L, respectivamente. Nas fases destruição (outubro a dezembro de 2008) ocorreu diminuição nos valores, os quais retornaram a crescer a partir de janeiro de 2009 (Figura 2.4). Para nenhuma das variáveis, foram encontradas diferenças significativas para as comparações entre períodos climáticos e fases estruturais, apenas entre meses (Altura→ $F = 2,7$, $p < 0,01$; Volume→ $F = 4,2$, $p < 0,05$), sendo significativamente maiores em agosto e setembro, quando comparados a maio, junho, dezembro, janeiro e fevereiro (Figura 2.4 A).

2.3.4. Abundância de *Sabellaria wilsoni*

Ocorreram dois picos de abundância de *Sabellaria wilsoni*, o primeiro mais intenso se estendeu de junho (plataforma preservada) a agosto de 2008 (início da destruição) e o segundo ocorreu de janeiro (implantação) a fevereiro (crescimento) de 2009 (Figura 2.4 B). A abundância de sabelarídeos apresentou variação significativa apenas para as comparações entre fases do ciclo estrutural ($F = 6,73$, $p < 0,01$ - $PL \approx IM \approx GR > D1 \approx D2$) e meses ($F = 13,45$, $p < 0,01$), sendo significativamente menor nas fases e meses de destruição (Figura 2.4).

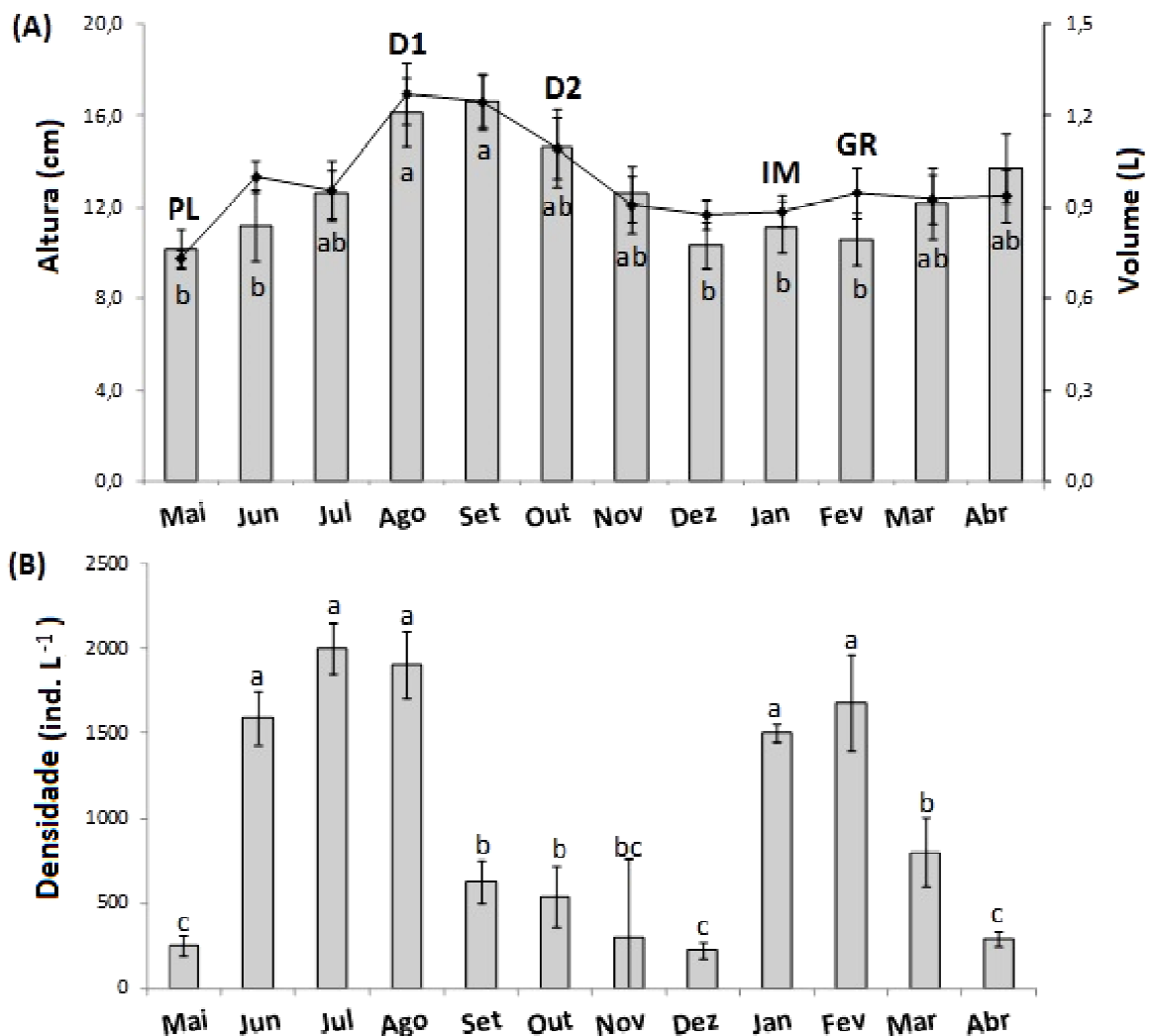


Figura 2.4. (A) Média mensal (±SE) da altura (linha) e do volume (barras) das amostras de recife. (B) Média mensal (±SE) da densidade de *Sabellaria wilsoni* entre maio de 2008 e abril de 2009. É indicado o início de cada fase estrutural: PL= plataforma; D1= destruição inicial; D2= destruição avançada; IM= implantação; GR= crescimento. Letras (a, b, c) nas barras representam diferenças significativas (Teste de Tukey, $p < 0,05$).

2.3.4. Macrofauna associada

Composição taxonômica e grupos funcionais

Foram identificados 129073 organismos distribuídos em 176 táxons. Dentre esses, apenas 34 ocorreram em mais de 25% das amostras, representando 95% dos organismos coletados (Tabela 2.2). A fauna foi dominada por anelídeos (71 táxons), crustáceos (57 táxons) e moluscos (43 táxons) (Tabela 2.1 e Figura 2.5 A). Alguns grupos somente tiveram abundância elevada em ocasiões específicas, como cnidários, nas fases plataforma e crescimento, e insetos nos meses de finais do processo de destruição (Tabela 2.1 e Figura 2.5 A).

Maior parte dos organismos registrados são endofaunais (Figura 2.5 B). Comparativamente, formas endofaunais e epifaunais sésseis foram mais abundantes durante as fases de plataforma e crescimento, enquanto a fauna vágil e de fendas aumentaram sua participação nas fases de destruição (G1 e G2) (Figura 2.5 B). Com exceção aos exclusivamente herbívoros, as demais formas de alimentação foram bem representadas no recife (Figura 2.5 C). Na plataforma os táxons foram principalmente onívoros, carnívoros e comedores de depósito. Ao longo da destruição ocorreu aumento na quantidade de suspensívoros. Na fase de crescimento, onívoros foram os dominantes nos meses iniciais e comedores de depósito em abril (Figura 2.5 C).

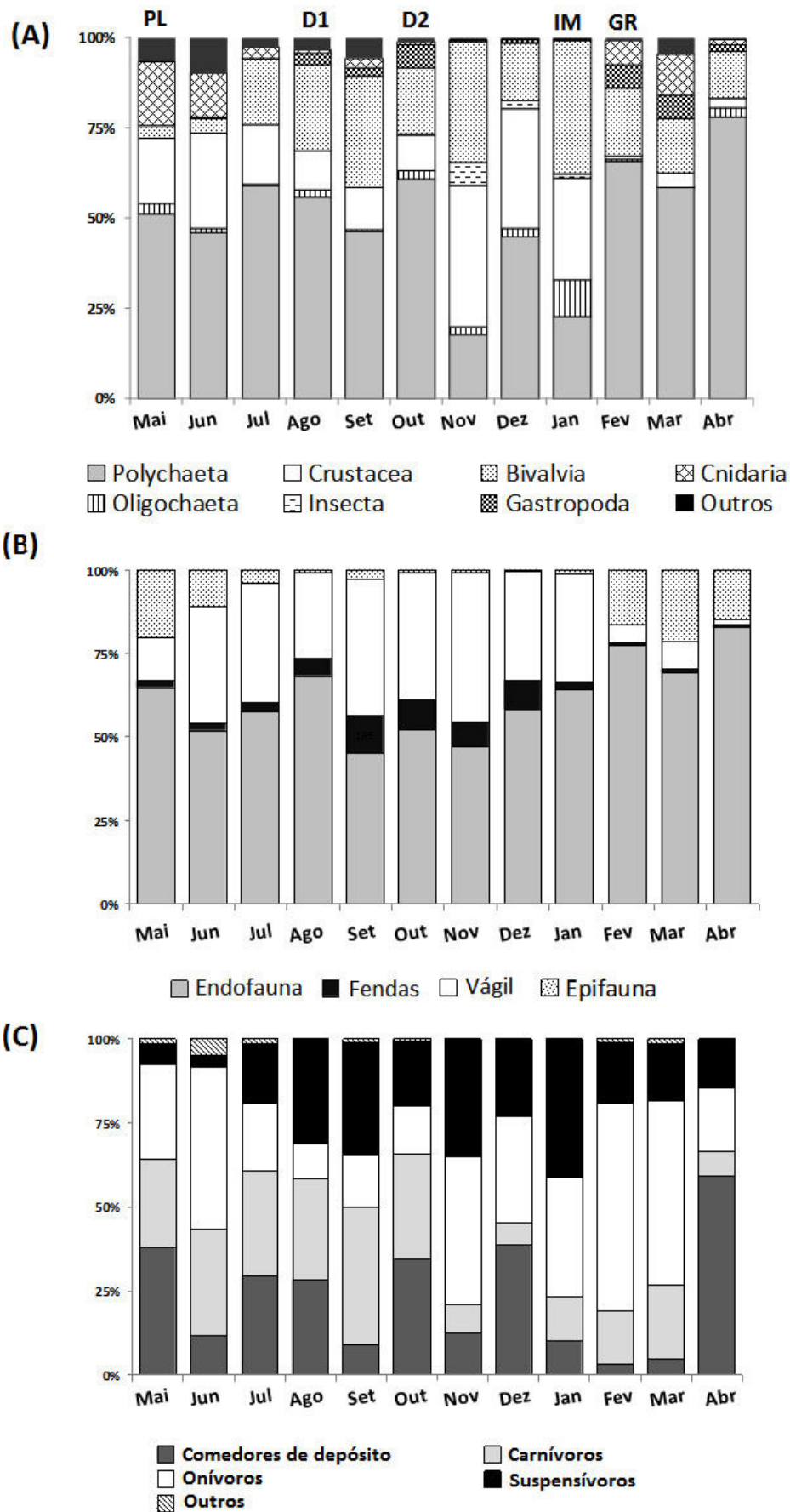


Figura 2.5. Distribuição da abundância entre diferentes grupos taxonômicos e modos de vida para macrofauna associados a recifes de *Sabellaria wilsoni*, entre maio de 2008 e abril de 2009. As letras indicam o início de cada fase estrutural: PL= plataforma; D1= destruição inicial; D2= destruição avançada; IM= implantação; GR= crescimento.

Tabela 2.1. Táxons mais abundantes (> 1% do total) da macrofauna associada aos recifes de *Sabellaria wilsoni* entre maio de 2008 e abril de 2009. São apresentados a densidade média (ind. L⁻¹) e o erro padrão. EP= epifaunais sésseis; END= endofaunais; FEN= ocupantes de fendas; MD= organismos móveis, com localização diversa no recife; DEP= depositívoros; CAR= carnívoros; SUS= suspensívoros; HER= herbívoros; OMN= onívoros; ECT= ectoparasita.

Taxa	Plataforma			Destruição inicial		Destruição avançada			Implantação	Crescimento			Modo de vida	
	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar	Abr		
<i>Hiatella arctica</i> (Bivalvia)	0,3±0,2		5,8±2,8	50,8±17,6	36,6±13,4	83,9±18,3	410,2±123,6	322,9±85,9	1321,2±194,2	10,3±2,9	1,7±1	1,7±1	END	DEP
<i>Elasmopus rapax</i> (Amphipoda)	2,9±1,9	5,6±3,9	1,1±0,8	0,5±0,3	13,5±8,3	22,1±18,6	296,6±113,2	484,4±158,9	513,8±214			1,1±0,6	MD	DEP
<i>Capitella</i> sp. (Polychaeta)	1,3±0,5	3,7±1,2	3,4±3,1	28,3±8,2	43,1±11,3	124,8±30,6	122,3±53,3	759,3±352,6	234,4±88,2	0,4±0,2	1,5±0,6	3,5±1,4	END	DEP
<i>Alitta succinea</i> (Polychaeta)	33,9±10,8	13±3,3	7±2,3	11,4±2,4	12,5±2,5	13,3±2,8	4,7±1,2	41±7,7	274,6±43	181,3±20,9	58,7±14,7	155,7±32,2	END	OMN
<i>Boccardiella</i> sp. (Polychaeta)	58,9±19,2	1,2±0,8	1,6±0,9	15,9±5,1	13,9±5,3	13±3,5	4,6±1,6	5,1±1,6	11,5±2,4	1,0±0,5	0,6±0,5	490,7±102,1	END	DEP
<i>Parhyale</i> sp. (Amphipoda)						0,4±0,4	126,7±61,9	64,7±36,7	188,6±73,4				MD	HER
<i>Syllis garciai</i> (Polychaeta)	0,2±0,1	0,5±0,3	1,5±1,2		1,3±0,6			68,7±17,3			1,1±0,4		MD	CAR
<i>Paradella diana</i> (Amphipoda)	0,1±0,1		0,7±0,6		0,3±0,3	3±2	31,9±11,5	64±25,1	239,8±85,7	0,6±0,3		0,3±0,2	MD	OMN
Tubificinae (Oligochaeta)	6,1±2,5	0,9±0,4	0,3±0,3	5,5±3,7	2±1,2	12,8±10	25±7	6,2±3,9	240,1±61,7	1,4±0,6	0,1±0,1	23,4±11,5	END	DEP
<i>Eulalia viridis</i> (Polychaeta)	0,1±0,1	10,5±5,2	32,9±11,6	41,6±8	93,7±27,3	61,1±12,2	15,5±5,6	23,3±4,2	12,1±1,9	8,8±3,1	0,4±0,3	0,1±0,1	MD	CAR
<i>Petrolisthes armatus</i> (Decapoda)	2,5±1,4	0,1±0,1	7,5±4,4	12,1±7	6,9±3,6	11,6±4,3	33,1±10,7	88,7±16,3	77,2±12,5	1,5±0,9	0,7±0,6	1,4±1	FEN	SUS
Enchytraeidae (Oligochaeta)							0,8±0,7	45,8±27	147,5±66,1			0,1±0,1	END	DEP
Collembola (Insecta)						1,9±1,8	83,6±33,3	51,3±27,2	42,6±10,7	0,1±0,1		0,1±0,1	MD	OMN
Mytilidae (Bivalvia)	4,9±2,7	0,4±0,3		0,9±0,4	2,1±0,9	0,2±0,2	2,5±1,2	0,4±0,4	9,1±1,2	31,2±11,5	10,7±6,5	106±18,1	EPI	SUS
<i>Nereis oligohalina</i> (Polychaeta)	2,6±1,3	1,9±0,8	1,9±0,8	3,9±2,4	4,4±3	9,3±2,1	17,1±2,9	12,1±3,1	86±14,6	14,3±6,5	1,4±0,7	0,5±0,3	END	DEP
<i>Cyrtopleura costata</i> (Bivalvia)	1,7±0,9	0,3±0,2	5,9±2,8	1,4±0,7	50,7±29,3	14,1±3,5	5,3±1,7	9,3±3,4	12,6±2,7	21,2±7,8	5±2,1	4,8±0,9	END	SUS
<i>Sphenia fragilis</i> (Bivalvia)	0,1±0,1	0,1±0,1	3,2±1,3	13,4±4,1	13,6±6,4	6,7±2	10,4±4,3	19,6±6,3	57,1±21,6	0,3±0,2			END	SUS
<i>Bunodosoma cangicum</i> (Cnidaria)	35,2±9,6	5,6±1,5	6,1±1,8	2±0,8	1,9±0,9	3,8±1,4	4,2±2,4	2,2±1,0	5,1±1,7	19,1±6,5	11±4,6	11,8±3	EPI	CAR
<i>Mediomastus</i> sp. (Polychaeta)	2,9±1	2,7±1,0	0,4±0,3	2,7±1,3	3,5±1,7	24,8±6	6,3±2,5	20,7±10,2	11,8±8,2	1,4±0,4	0,4±0,4	4,2±1,1	END	DEP
<i>Grandidierella</i> sp. (Amphipoda)	15,7±11,5	2,4±1,2	1,3±0,7	10,4±5,8	15±5,5	12,6±4,2	5,6±2,4	8,1±4,4	0,8±0,5	0,1±0,1	3±3	2,2±2,1	END	DEP
Nemertea	8,2±1,2	13,8±2,7	21±7,1	6,2±2,2	2±0,7	2±0,4	1,9±0,8	1,1±0,2	2,7±0,7	2,2±0,7	5,3±1,7	2,5±0,7	MD	CAR
<i>Lepidonotus</i> sp. (Polychaeta)	0,1±0,1	0,5±0,2	6,9±2,6	10,7±4,2	4,1±2,3	10,7±3,7	6,3±2,6	8,9±3,2	1,1±0,3	0,1±0,1	0±0		MD	CAR
Oniscidea sp. (Isopoda)						1,5±0,6	6,3±2,9	8,9±2,8	39,0±8,2				MD	OMN
<i>Crassostrea</i> sp. juveniles (Bivalvia)			0,1±0,1	0,7±0,4	0,1±0,1	0,3±0,1	3,1±0,9	9±3,7	30,4±7,6	0,4±0,3		0,1±0,1	EPI	SUS
<i>Marphysa sanguinea</i> (Polychaeta)	0,5±0,2	0,7±0,2	1,7±0,9	4,2±1,5	1,2±0,7	15±2,9	5,4±1,6	9±1,9	4,1±0,9	0,2±0,2	0,2±0,1	0,1±0,1	END	OMN
<i>Schistomeringos</i> sp. (Polychaeta)		0,4±0,3	2,7±0,9	16,2±4,1	0,1±0,1	12,5±3,7	0,3±0,2	8,7±5,7		0,7±0,2	0,3±0,2		END	OMN
<i>Leukoma pectorina</i> (Bivalvia)	0,1±0,1	2,4±2,1	27,2±9,6	3,1±1,3	2,7±1,8	3,3±1,1	0,4±0,2	1,1±0,6	0,5±0,3	0,1±0,1	0,3±0,2	0,1±0,1	END	SUS
<i>Heteromastus</i> sp. (Polychaeta)	3,2±1,5	2,4±0,6	1,6±0,6	0,5±0,2	0,1±0,1	0,6±0,4	0,6±0,4	23,3±10		0,2±0,1		7,1±1,8	MD	DEP
<i>Chrysallida bushiana</i> (Gastropoda)			3,2±1,8	0,8±0,3		1,2±3,3	0,2±0,1	0,2±0,2	2,3±0,8	6,3±2,5	3,6±1,5	2,4±0,8	END	ECT
Actiniaria sp. (Cnidaria)	3,3±1,2	4,8±1,2	1,1±0,2	0,1±0,1	5,7±1,3	1,2±0,4	0,3±0,1	0,4±0,1	0,4±0,1	3,9±0,7	2,1±0,5	1,9±0,1	EPI	?
<i>Panopeus americanus</i> (Decapoda)	1,9±0,8	0,1±0,1	4,2±1,1	1,8±0,7	0,4±0,2	2,1±0,9	1,2±0,3	3,2±1	1,8±0,6	0,6±0,3	0,3±0,2	7,1±4,8	FEN	OMN
<i>Corophium</i> sp. (Amphipoda)	1,0±0,3	12,1±12,1		0,2±0,1	0,3±0,1	0,4±0,3	0,9±0,3		1,3±0,7	7,3±2,5		0,1±0,1	END	DEP
<i>Trochochaeta</i> sp. (Polychaeta)			0,2±0,1	9,9±4,3	1,1±0,8	5,7±2,1	0,6±0,4	3,7±1,4	1,4±0,5	0,4±0,3			END	DEP
<i>Miralda robertisoni</i> (Gastropoda)			1,9±1,0	2,4±1,3	0,1±0,1	3,9±1,0	0,7±0,3	2,3±0,7	1,1±0,4	4,5±1,5	1,4±0,7	3,0±0,8	END	ECT

Estruturação das assembléias

A configuração obtida pela NMDS confirmou uma gradual modificação da macrofauna ao longo do ano. Ainda que seja observada uma tendência de agrupamento das amostras dos distintos períodos climáticos (Figura 2.6 A), os grupos melhor representados foram aqueles com as fases estruturais do recife (Figura 2.6 B). A estrutura das assembléias variou significativamente entre períodos climáticos, mês de amostragem e fase do ciclo do recife (Tabela 2.2).

Tabela 2.2. Resultado da análise permutacional multivariada (PERMANOVA) para as comparações da macrofauna bentônica associada. *Design I* – Trifatorial misto: período climático (fixo), fase estrutural do recife (fixo, aninhado em período climático) e meses (aninhado em fase estrutural). *Design II* – Unifatorial: fase do ciclo estrutural do recife (PL=plataforma, D1= destruição inicial, D2=destruição avançada, IM= implantação, GR = crescimento).

Factores	df	MS	Pseudo-F	P
<i>Design I</i>				
Período	1	17715	3,34	0,030
Fase do ciclo (Período)	3	33320	3,16	0,001
Mês (Fase do ciclo (Período))	7	24582	2,82	0,001
Resíduos	180	44778		
<i>Design II</i>				
Fase do ciclo	4	14252	8,21	0,001
Resíduos	187	1736		
<i>Post hoc comparison (t, p)</i>				
	PL	D1	D2	IM
D1	2,15**			
D2	3,11**	2,13*		
IM	2,92**	2,92*	2,13*	
GR	2,13**	2,91**	3,40**	3,10*

* p<0.05; **p<0.01



Figura 2.6. Representação bidimensional da MDS para macrofauna de recifes de *Sabellaria wilsoni* na Ilha de Algodoal-Maiandeuá ao longo dos meses de amostragem. (A) Agrupamento das amostras por períodos climáticos. (B) Agrupamento das amostras por fases do ciclo estrutural (PL=plataforma; D1=destruição inicial; D2= destruição avançada; IM= implantação; GR=crescimento).

Na fase de plataforma o recife teve densidade e riqueza significativamente mais baixas, e diversidade e equitatividade significativamente mais altas (Figura 2.7 e Tabela 2.3). Anelídeos poliquetas representaram maior parte da fauna (Figura 2.5), sendo *Boccardiella* sp. a espécie mais abundante, seguida de *Allita succinea*, *Eulalia viridis*, *Nereis oligohalina*, *N. pseudomoniliformis*, *Capitella* sp. e *Mediomastus* sp. (Tabela 2.1). Essas espécies, juntamente com a anêmona *Bunodosoma cangicum* e *Actiniaria* sp., os vermes Nemertea e o anfípode *Grandidierella* sp., foram os táxons mais importantes para a similaridade (média de 57,2%) das amostras dessa fase estrutural (Tabela 2.1 e 2.4).

O processo de destruição do recife levou a um significativo aumento na abundância e riqueza de táxons (Figura 2.7 e Tabela 2.3). Embora táxons presentes na fase de plataforma tenham importante participação na estrutura da fauna nas fases de destruição (Tabela 2.4), ocorreu uma gradual mudança na distribuição da abundância (Tabela 2.1). Grande parte das espécies presente na plataforma aumentou a densidade ao longo do processo de destruição (por ex. *Capitella* sp., *Elasmopus rapax*, *E. viridis*, *Hiatella artica*, *Lepidonotus* sp., *Marphysa sanguinea*, *Mediomastus* sp., *Syllis garciai* e *Petrolisthes armatus*). Outras, como os queliceriformes (acaros e picnogonidas), insetos (Chironomidae, Coleoptera e Collembola) e isópodes Oniscidea somente ocorreram no recife na fase avançada de destruição. Na fase de destruição inicial a fauna ainda esteve dominada por poliquetas (Figura 2.5 A e Tabela 2.1), contudo, crustáceos (por ex. *E. rapax* e *P. armatus*) e bivalves (por ex. *H. artica* e *Sphenia fragilis*) aumentaram suas densidades. O final do processo de destruição foi marcado pela redução na participação de poliquetas e domínio numérico de crustáceos e bivalves (Figura 2.5 A).

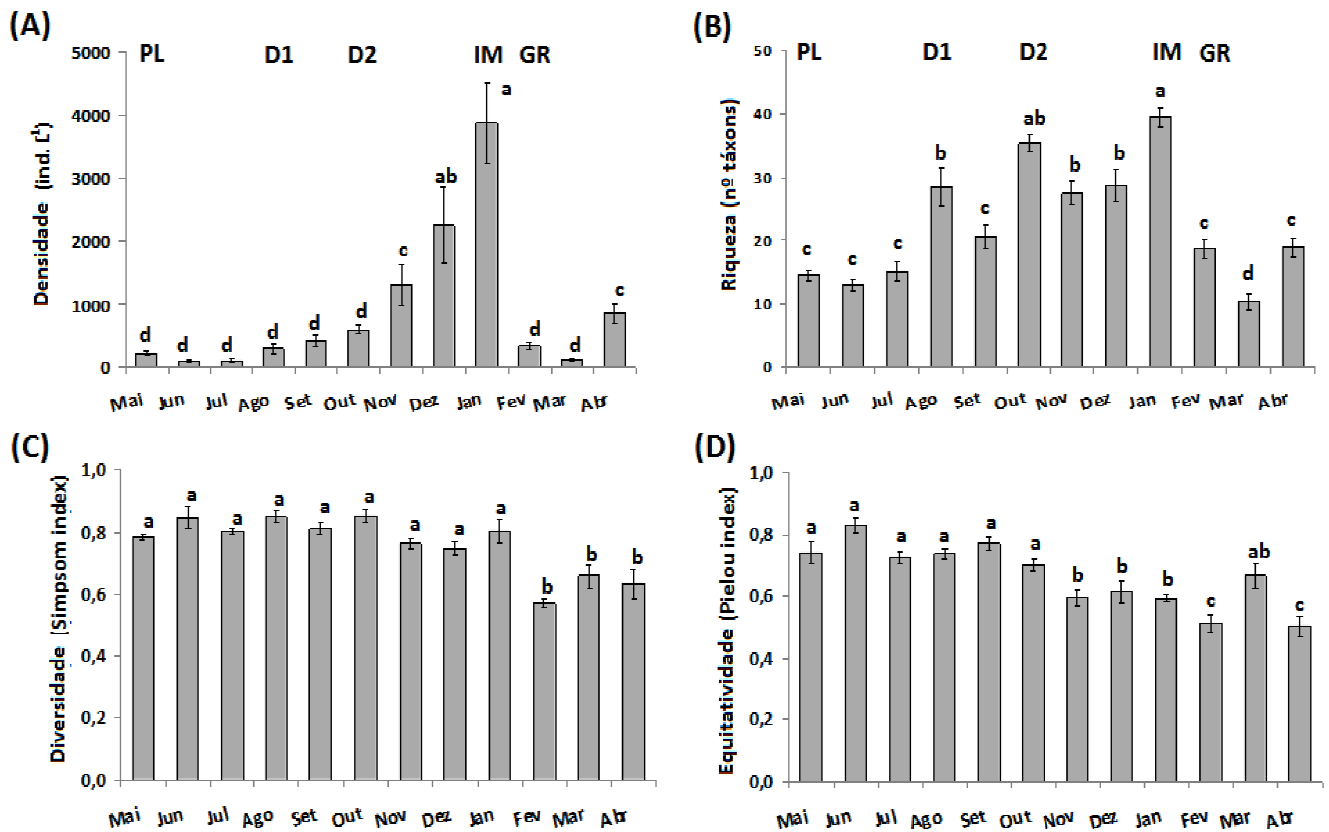


Figura 2.7. Descritores biológicos (média $\pm$ SE) da macrofauna associada a recifes de *Sabellaria wilsoni*, entre maio de 2008 e abril de 2009. (A) Riqueza; (B) Densidade; (C) diversidade de Simpson; (D) equitatividade de Pielou. É indicado o início de cada fase estrutural do recife (PL=plataforma, D1=destruição inicial, D2=destruição avançada, IM= implantação, GR = crescimento). Letras (a, b, c, d) nas barras representam diferenças significativas (Teste de Tukey, $p < 0,05$).

Tabela 2.3. Resultado da análise de variância (ANOVA) para a comparação dos descritores da macrofauna associada. *Design I* – trifatorial misto: período climático (fixo), fase estrutural do recife (fixo, aninhado em período climático) e meses (aleatório, aninhado em período e fase estrutural). *Design II* – unifatorial: fase do ciclo estrutural do recife e teste Tukey para as comparações aos pares, (PL=plataforma, D1= destruição inicial, D2=destruição avançada, IM= implantação, GR = crescimento).

Fatores - Design I	df	Densidade		Riqueza		Diversidade		Equitatividade	
		MS	F	MS	F	MS	F	MS	F
Período	1	0,47	1,29	0,36	3,14	0,10	33,2**	0,21	9,71*
Fase do ciclo (Período)	3	12,43	33,82**	0,71	6,21**	0,05	17,25**	2,11	28,38**
Mês (Fase do ciclo (Período))	7	2,90	6,23**	0,11	4,49*	0,01	3,16*	0,72	2,89*
Resíduos	180	0,40		0,02		0,00		0,11	
Fatores - Design II	df	Densidade		Riqueza		Diversidade		Equitatividade	
		MS	F	MS	F	MS	F	MS	F
Fase do ciclo	4	12,47	19,36**	0,97	26,1**	0,09	25,75**	1,49	16,07**
Resíduos I	187	0,64		0,04		0,00		0,09	
		IM $\approx$ D2>D1 $\approx$ GR>PL		IM $\approx$ D2 $\approx$ D1>GR $\approx$ PL		PL $\approx$ D1 $\approx$ D2 $\approx$ IM>GR		PL $\approx$ D1 $\approx$ D2 $\approx$ IM>GR	

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$

Na fase de implantação a fauna foi semelhante àquela observada nos meses finais da destruição (Figura 2.5 e Tabela 2.1), sendo observado aumento de densidade, riqueza e diversidade (Figura 2.7). Entre os táxons com maior contribuição para a similaridade das amostras dessa fase estiveram bivalves juvenis (*Crassostrea* sp., *H. artica* e *S. fragilis*), alguns poliquetas (*A. succinea*, *N. oligohalina*, *Syllis garciai* e *Capitella* sp.), oligoquetos (Tubificinae e Enchytraeidae) e o isópode *Paradella diana*e (Tabela 2.4).

O recife em crescimento quando comparado com a fase de implantação, apresentou uma profunda alteração na estrutura da fauna associada, com redução no número de organismos e espécies (Figura 2.7 e Tabela 2.3). Ocorreu uma diminuição na participação de crustáceos e moluscos e a macrofauna foi novamente dominada por anelídeos (Figura 2.5). Espécies típicas da fase de plataforma como *A. succinea*, *Boccardiella* sp., *B. cangicum* e Nemertea foram as mais abundantes e que mais contribuíram para similaridade das amostras dessa fase, além dos bivalves *Cyrtopleura costata*, juvenis de Mytillidae e os gastrópodes *Chrysallida bushiana* e *Miralda robertsoni* (Tabela 2.1 e 2.4).

A análise CAP apoiou os resultados da MDS e PERMANOVA, com eixos canônicos capazes de separar as assembléias de espécies em distintos agrupamentos, conforme as fases estruturais do recife (Figura 2.8). O resultado do teste de hipótese da CAP foi significativo ($p < 0,01$) e ocorreu baixo erro de classificação incorreta ($m=4$; PL = 83%; D1 = 100%; D2 = 70%; IM = 100%; GR= 92%), com cerca de 80% de certeza para o modelo. O primeiro eixo canônico separou as assembléias da fase de crescimento, assim como as de início de erosão. O segundo eixo permite a diferenciação entre as demais fases. Vinte e nove espécies apresentaram correlações superiores a 60% com os eixos da CAP (Figura 2.8 A) e pela orientação dos vetores foi possível identificar aquelas mais bem correlacionadas com cada fase estrutural do recife (Figura 2.8 A).

Tabela 2.4. Resultado da análise SIMPER para macrofauna associada nas diferentes fases do ciclo estrutural dos recifes de *Sabellaria wilsoni*. Os táxons que contribuíram com cerca de 60% da similaridade e estão ordenados em ordem decrescente de contribuição. A= anêmonas; C= crustáceos; M = moluscos; P= poliquetas; O= oligoquetos.

Plataforma (Similaridade média: 48,7%)	Sim/SD	% Contribuição	% Acumulada
<i>Alitta succinea</i> (P)	5,0	9,9	9,9
Nemertea	4,2	8,7	18,5
<i>Bunodosoma cangicum</i> (A)	3,5	7,8	26,3
<i>Actiniaria</i> sp. (A)	2,1	6,1	32,4
<i>Eulalia viridis</i> (P)	1,0	5,1	37,5
<i>Capitella</i> sp. (P)	1,7	4,8	42,3
<i>Nereis oligohalina</i> ((P)	1,6	4,4	46,7
<i>Bocardiella</i> sp. (P)	1,0	4,2	50,9
<i>Mediomastus</i> sp. (P)	1,3	4,2	55,1
<i>Grandidierella</i> sp. (C)	1,2	4,1	59,3
Destruição inicial (Similaridade média: 55,8%)			
<i>Eulalia viridis</i> (P)	8,7	8,8	8,8
<i>Hiatella artica</i> (M)	4,1	6,5	15,3
<i>Capitella</i> sp. (P)	3,4	6,0	21,3
<i>Alitta succinea</i> (P)	5,8	5,6	26,9
<i>Bocardiella</i> sp. (P)	7,0	5,5	32,4
Nemertea	6,1	5,2	37,6
<i>Grandidierella</i> sp. (C)	3,2	4,7	42,4
<i>Leokoma pectorina</i> (M)	4,3	4,7	47,1
<i>Lepidonotus</i> sp. (P)	11,1	4,7	51,7
<i>Schistomeringos</i> sp. (P)	3,1	4,5	56,2
<i>Sphenia fragilis</i> (M)	1,7	3,9	60,1
Destruição avançada (Similaridade média: 67,7%)			
<i>Hiatella artica</i> (M)	5,6	8,6	8,6
<i>Capitella</i> sp. (P)	3,0	6,6	15,2
<i>Petrolisthes armatus</i> (C)	4,4	5,2	20,4
<i>Elasmopus rapax</i> (C)	1,9	5,1	25,5
<i>Eulalia viridis</i> (P)	4,7	5,0	30,5
<i>Nereis oligohalina</i> (P)	6,1	4,4	34,9
<i>Alitta succinea</i> (P)	5,5	4,3	39,1
<i>Marphysa sanguinea</i> (P)	4,8	3,9	43,0
<i>Mediomastus</i> sp. (P)	2,8	3,9	46,9
<i>Cyrtopleura costata</i> (M)	3,5	3,7	50,6
<i>Sphenia fragilis</i> (M)	3,0	3,4	54,1
<i>Bocardiella</i> sp. (P)	2,9	3,2	57,3
<i>Syllis garciai</i> (P)	1,0	3,1	60,4
Implantação (Similaridade média: 84,5%)			
<i>Hiatella artica</i> (M)	25,6	8,9	8,9
<i>Alitta succinea</i> (P)	11,3	6,3	15,2
<i>Elasmopus rapax</i> (C)	19,2	5,9	21,1
<i>Syllis garciai</i> (P)	25,7	5,9	27,0
<i>Capitella</i> sp. (P)	11,5	5,2	32,2
Tubificinae (O)	5,9	5,1	37,3
<i>Nereis oligohalina</i> (P)	13,7	4,8	42,1
<i>Crassostrea</i> sp. (M)	11,2	4,3	46,4
<i>Parhyale</i> sp. (C)	19,2	4,2	50,6
Enchytraeidae (O)	3,8	3,9	54,5
<i>Paradella diana</i> (C)	2,4	3,6	58,1
<i>Sphenia fragilis</i> (M)	5,5	3,5	61,6
Crescimento (Similaridade média: 56,4%)			
<i>Alitta succinea</i> (P)	7,5	16,5	16,5
Mytilidae (M)	3,3	9,8	26,3
<i>Bunodosoma cangicum</i> (A)	5,0	8,7	35,0
<i>Cyrtopleura costata</i> (M)	5,4	7,0	42,0
Nemertea	2,9	6,3	48,3
<i>Chrysallida bushiana</i> (M)	1,7	5,1	53,4
<i>Miralda robertsoni</i> (M)	1,9	4,8	58,3
<i>Hiatella artica</i> (M)	1,9	4,7	63,0

Sim/SD = similaridade média pelo desvio padrão;

2.3.5. Correlações entre a fauna e variáveis estruturais do recife

Os valores dos coeficientes de correlação de Spearman foram baixos para todas as relações realizadas, mas significativos para algumas situações (Tabela 2.5). A abundância de *S. wilsoni* foi negativamente correlacionada com a abundância e riqueza geral da fauna associada, assim como com a abundância da fauna de fendas e suspensívoros. Opostamente, a endofauna teve relação positiva com a abundância de *S. wilsoni*. Por fim, a abundância da fauna de fendas e carnívoros apresentou correlações positivas com a altura e volume.

Em relação à estrutura das assembléias, a densidade de *S. wilsoni*, volume e altura das amostras apresentou baixa correlação com os eixos CAP (Tabela 2.5). Apesar disso, podemos constatar que maiores densidades de *S. wilsoni* foram mais bem correlacionadas com a estrutura faunística da fase plataforma, enquanto as maiores alturas e volumes de recifes estão associados às fases de destruição (Figura 2.8).

Tabela 2.5. Coeficientes de Spearman para as correlações entre as variáveis biológicas e as medidas estruturais do recife (altura, volume e densidades de *Sabellaria wilsoni*). * $p < 0,05$

Variáveis	Altura	Volume	<i>Sabellaria wilsoni</i>
Riqueza	0,14	0,15	-0,25*
Densidade	-0,11	-0,14	-0,29*
Diversidade	0,12	0,15	0,04
Equitatividade	0,03	0,08	0,18
Endofauna	-0,04	0,07	0,24*
Fendas	0,22*	0,27*	-0,27*
Vágil	0,08	0,08	0,23
Epifauna sésil	-0,21*	-0,20*	0,11
Carnívoros	0,18*	0,10*	0,04
Onívoros	0,10	0,04	-0,10
Suspensívoros	-0,00	0,10	-0,26*
Comedores de depósito			
<i>Sabellaria wilsoni</i>	-0,10	-0,08	
Eixo 1 CAP	0,31	0,20	0,10
Eixo 2 CAP	0,20	0,20	0,30

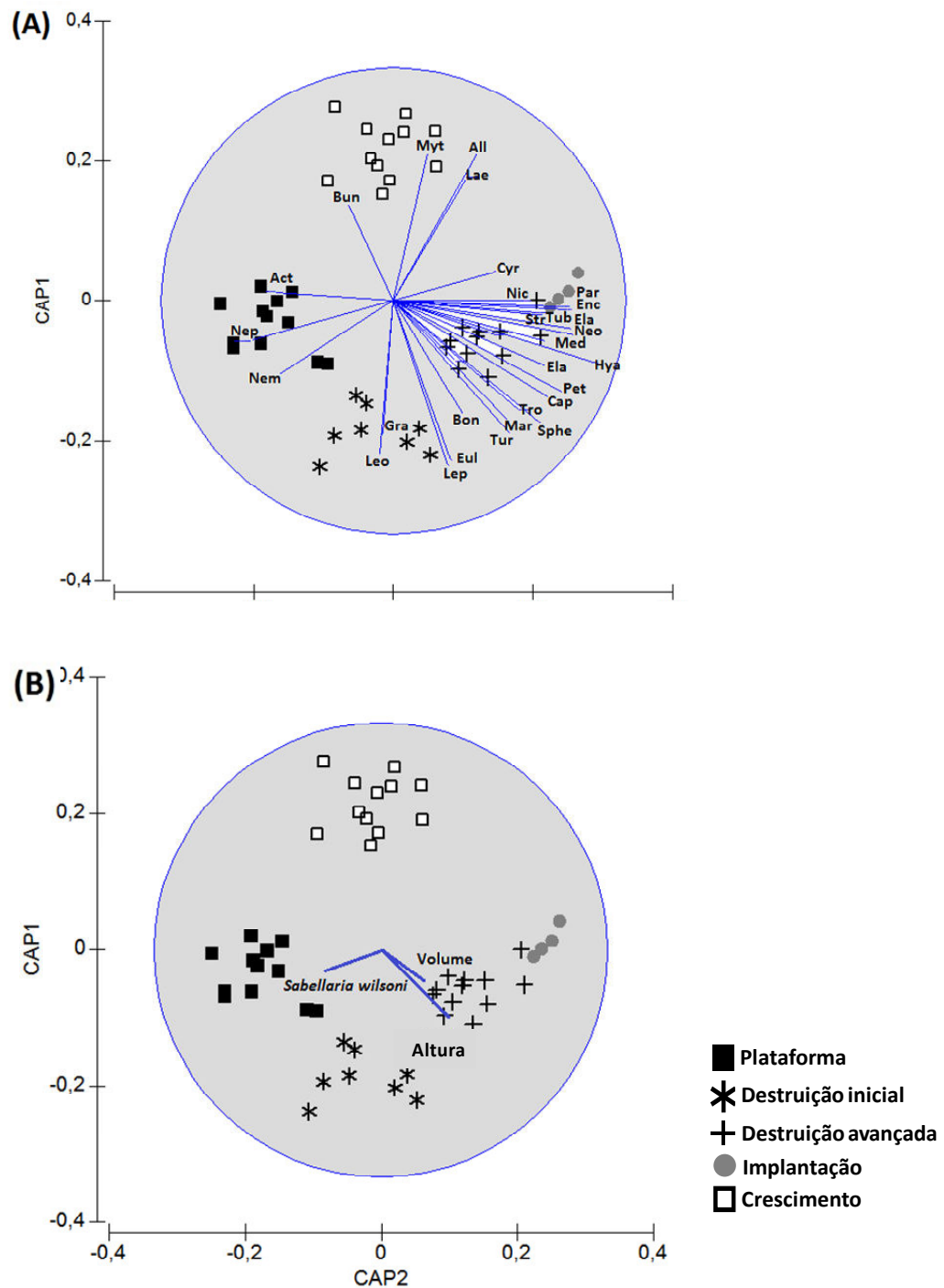


Figura 2.8. Análises de Principais Componentes Canônicos (CAP) para dados de abundância da macrofauna bentônica associada aos recifes de *Sabellaria wilsoni*. (A) Vetores direcionais com espécies mais bem correlacionadas (Spearman > 0.6) com os eixos da CAP; (B) Vetores direcionais com correlações entre eixos CAP e abundância de *Sabellaria wilsoni*, altura e volume das amostras de recifes. Act= Actinaria sp.; All= *Allita succinea*; Bon= *Bonuanina* sp.; Bun= *Bunodosoma cangicum*; Cap= *Capitella* sp.; Cyr= *Cyrtopleura costata*; Ela= *Elasmopus rapax*; Enc= *Enchytraeidae*; Eul= *Eulalia viridis*; Gra= *Grandidierella* sp.; Hya= *Hyatella artica*; Lae= *Laeonereis* sp.; Leo= *Leukoma pectorina*; Lep= *Lepidonotus* sp.; Mar= *Marphysa sanguinea*; Med= *Mediomastus*; Myt= *Mytillidae*; Nem= *Nemertea*; Neo= *Neoleprea* sp.; Nep= *Nereis pseudomoniliformis*; Nic= *Nicon* sp.; Par= *Parhyale* sp.; Pet= *Petrolisthes armatus*; Sphe= *Sphenia fragilis*; Stre= *Streblosoma* sp.; Tro= *Trochochaeta* sp.; Tub= *Tubificinae*; Tur= *Turbellaria*.

2.4. DISCUSSÃO

Dinâmica temporal dos recifes

Na Amazônia, ambientes costeiros são extremamente dinâmicos devido ao regime de macromarés semidiurno, influência de grandes rios e distribuição desigual das chuvas ao longo do ano, a qual acarreta em marcantes alterações na salinidade (Dittmar & Lara, 2001) e nos materiais carreados para a costa (Jaeger & Nittrouer, 1995). Além disso, modificações sazonais nas condições hidrodinâmicas são marcantes devido às mudanças na vazão fluvial e na direção e intensidade dos ventos alísios que atingem a costa (Souza-Filho *et al.*, 2009).

Na ilha de Algodual-Maiandeuá as modificações ambientais que mais claramente, afetaram *S. wilsoni* e seus agregados são as da hidrodinâmica. Os recifes mais desenvolvidos da espécie na ilha se estabelecem na Praia da Caixa D'Água um ambiente tipicamente estuarino, protegido do ataque frontal de ondas oceânicas. Os dados de ondas obtidos pela modelagem numérica ratificaram a condição abrigada da praia. No entanto, no período seco as mudanças na direção e velocidade de ventos são capazes de aumentar consideravelmente a energia das ondas, principalmente sua tensão com o fundo. Nossos resultados concordam com dados de outras praias amazônicas, que mostram uma associação direta entre a energia máxima de ondas e as mais altas velocidades do vento (Geyer *et al.*, 1991, Monteiro *et al.*, 2009). O cenário hidrodinâmico do período seco acarretou na destruição física do recife, o qual foi posteriormente reconstruído durante o período chuvoso, quando apesar das chuvas intensas e baixa salinidade, as condições hidrodinâmicas foram mais amenas.

Apesar de escassas as informações ecológicas sobre a distribuição de *S. wilsoni* ao longo da costa do Atlântico, dados indicam a preferência da espécie por ambientes mixohalinos e polihalinos de menor energia (Lana & Gruet, 1989, Lana & Bremec, 1994), embora sejam capazes de habitar costas expostas (Santos *et al.*, 2011, Lomônaco *et al.*,

2012). Tal preferência é reforçada pela ocorrência de extensos recifes na Ilha de Algodão-Maiandeuá, nunca antes descritos para a espécie, indicando que as condições ambientais encontradas possam ser as ideais. Esse não é um fato isolado entre sabelarídeos, *S. vulgaris*, abundante na costa atlântica dos EUA, é geralmente referida como não gregária (Pawlik & Faulkner, 1988), vivendo em tubos isolados ou pequenos aglomerados. E até onde se sabe, forma recifes apenas no intermaré de praias da Baía de Delaware, onde são adequados o substrato de fixação, salinidade, disponibilidade de grãos e, sobretudo, sob condições hidrodinâmicas específicas (Curtis, 1975, Brown & Miller, 2011).

A hidrodinâmica é, sem dúvida, um dos principais fatores a afetar a distribuição e desenvolvimento de recifes de sabelarídeos, contudo seu papel ainda não é claro, principalmente quando se trata de limites de tolerância e variabilidade interespecíficas. O modo de vida de sabelarídeos depende de certo grau agitação da água, pois essa é necessária para a suspensão de grãos de areia e partículas alimentares, tornando-as passíveis de captura e utilização (Vovelle, 1965, Wells, 1970). No entanto, condições hidrodinâmicas extremas podem afetar negativamente os recifes por causar erosão, levar ao assoreamento por lama e areia (Wilson, 1971, Gruet, 1972) e possivelmente, diminuir a eficiência da captura de grãos (Vovelle, 1965, Wilson, 1971) e o assentamento e recrutamento larval (Wilson, 1970, Pawlik & Butman, 1993). Nos recifes subtidais as correntes são os principais agentes do hidrodinamismo, papel que no médiolitoral é representado por ventos e ondas (McCarthy *et al.*, 2003, Brown & Miller, 2011).

Os longos períodos de observações dos recifes de *S. alveolata* apontam que após/durante o período de crescimento, as condições hidrodinâmicas e a deficiência no assentamento são os principais responsáveis por iniciar a fase de destruição (Gruet, 1972, Gruet, 1986). Por ocupar ambientes de alto grau de impacto hidrodinâmico, como as zonas

de arrebentação de praias, recifes de sabelarídeos são constantemente erodidos (Wilson, 1971). Individualmente, vermes estão sempre capturando areia e reconstruindo seus tubos (Vovelle, 1965). Em termos de colônia, danos devido ao aparecimento de fendas e quebra de blocos podem ser minimizados por sucessivos assentamentos larvais, que ocorrem nas áreas deterioradas (Wilson, 1971, Gruet, 1972). Esses mecanismos têm um papel fundamental no crescimento (vertical e horizontal) dos recifes (Gruet, 1986).

Acreditamos que na Ilha de Algodoal-Maiandeuá as mudanças na hidrodinâmica e a intensificação do processo erosivo, que mecanicamente destrói os recifes e elimina os vermes construtores, também afetem o assentamento e/ou recrutamento de juvenis, que poderiam minimizar os impactos causados. Os dados de biologia reprodutiva e morfometria da espécie (Capítulo I, pag. 25), para o mesmo recife e período de estudo, apóiam essa hipótese. A plataforma preservada foi habitada por vermes de diferentes idades, com presença de adultos e entrada constante de juvenis. Contudo, na destruição (de setembro a novembro de 2008) essa entrada parece ser interrompida (Capítulo I, Figura 1.4, pag. 36) e de dezembro de 2008 a janeiro de 2009 um novo evento de recrutamento inicia a recuperação dos recifes. A observação de que a espécie tem desova contínua na ilha, leva a crer que a produção de larvas seja constante e que mecanismos pré e pós-assentamento possam estar envolvidos na interrupção dos novos recrutas.

Uma das possibilidades mais prováveis é que nas condições de forte hidrodinamismo, larvas de *S. wilsoni* possam não assentar (Pawlik & Butman, 1993) e/ou juvenis possam não sobreviver após o assentamento, por serem arrastados pela força de ondas e correntes, assim como mortos por choques mecânicos, um fato já sugerido para *S. alveolata* (Wilson, 1974). Estudos têm indicado que no assentamento, larvas de sabelarídeos formadores de recifes têm a habilidade de reconhecer o sedimento adequado (Wilson, 1968,

Pawlik, 1986), respondendo tanto ao estímulo químico (presença de adultos ou recifes mortos), quanto ao físico (hidrodinâmica) (Wilson, 1968, Pawlik, 1986, Pawlik *et al.*, 1991, Pawlik & Butman, 1993). Experimentos desenvolvidos em flumes sugerem que as larvas de *P. californica* primeiro respondem às condições do fluxo da água, e em seguida aos estímulos químicos que induzem a metamorfose (Pawlik *et al.*, 1991, Pawlik & Butman, 1993). Esses autores propõem que as larvas de *P. californica* evitam comportamentalmente o assentamento em fluxos mais baixos e preferem fluxos mais rápidos, mas apenas quando a energia hidráulica permite o contato e exploração física.

Mudanças na hidrodinâmica poderiam ter efeitos também no suprimento larval, ora a dispersão e transportes de larvas para áreas de recifes é fortemente influenciada por processos oceanográficos regionais (Dubois *et al.*, 2007). Os sabelarídeos, apesar do potencial de dispersão por suas larvas permanecem um longo período no plâncton (2 a 10 semanas)(Eckelbarger & Chia, 1976), serem capazes de adiar a metamorfose e suportar períodos de inanição (Wilson, 1968, Jensen & Morse, 1984), mostram padrões de endemismo e restrições geográficas (Lana & Bremec, 1994). Na Baía de Saint Michel (França), as larvas de *S. alveolata* permanecem perto das áreas de assentamento, evitando a dispersão *offshore*, sendo essenciais para isso as correntes de marés residuais (Dubois *et al.*, 2007). Na mesma baía, Ayata *et al.* (2009) modelando a distribuição das larvas da espécie sob condições hidrodinâmicas realistas, observaram que o sucesso do auto-recrutamento é dependente da direção dos ventos que promovem condições de circulação ideais, com situações adversas levando a dispersão das larvas para áreas distantes de seus recifes de origem (até 15 km de distância). Faroni-Peres (2014), estudando a variação sazonal no recrutamento de *P. caudata* na costa sudeste do Brasil, associou a baixa densidade de juvenis com a dispersão e transporte de larvas por correntes marinhas, resultantes de fortes

ventos durante o período seco. Embora informações específicas sobre o estuário de Marapanim inexistam, sabe-se que a mudanças sazonais nos aportes fluviais, direção e intensidade de ventos alísios e o deslocamento da Zona de Convergência Intertropical, alteram significativamente os padrões de circulação na zona costeira amazônica (Nittrouer & DeMaster, 1996, Silva *et al.*, 2009).

O período de observação do nosso estudo não permite falar sobre o tempo de persistência do recife antes da erosão, tampouco se a fase plataforma foi novamente atingida. Infelizmente após abril de 2009, o ciclo parece ter sido interrompido devido à instalação de currais de pesca sobre o recife, levando a deterioração e soterramento da maior parte das construções (*pern. obs.*). Os currais são armadilhas (feitas com varas de madeira, telas de náilon, redes e cabos de amarração) utilizadas na pesca artesanal e edificadas em solo marinho, em regiões de mar tranquilo e baixa declividade (Tavares *et al.*, 2005).

A longevidade e persistência dos recifes é outra questão pouco elucidada para sabelarídeos. Existem indícios de que suas agregações são naturalmente temporárias e variáveis no tempo e que recifes mais duradouros sejam produtos de uma condição mais estável do substrato (Holt *et al.*, 1998, Hendrick & Foster-Smith, 2006). Recifes desenvolvidos são resultados da sucessão de várias gerações de vermes e podem, portanto, ter uma idade bem maior que a sua população atual vivente (Wilson, 1971, Gruet, 1986). Um ciclo morfológico completo pode levar cerca de dez anos para recifes *S. alveolata* (Gruet, 1986) na França e ciclos decenais são também sugeridos para *S. vulgaris* na Baía Delaware (Brown & Miller, 2011). Contudo, há relatos de recifes das espécies com aparecimento e declínio em poucos anos (Wilson, 1974, Gruet, 1985, Gruet, 1986, Brown & Miller, 2011). Para *S. spinulosa* os recifes parecem ser sempre de curta duração, entre um ou dois anos,

conforme condições físicas e biológicas favoráveis (Schäfer & Craig, 1972, Hendrick & Foster-Smith, 2006).

Embora se faça necessário o conhecimento de outros aspectos da história de vida de *S. wilsoni* – como duração da fase larval e expectativa de vida dos adultos, conectividade entre subpopulações locais e dos processos oceanográficos envolvidos – para se tecer discussões menos sugestivas, um padrão sazonal local parece ser bem claro e dão alguma estimativa dos limites de energia toleráveis pela espécie, os quais deverão ser a base para elaboração de futuras hipóteses de estudos.

Macrofauna associada – Composição geral

A macrofauna bentônica associada aos recifes de *Sabellaria wilsoni* foi dominada por poliquetas, crustáceos e moluscos, com a presença de grupos típicos de substrato consolidado, como formas epifaunais sésseis (por exemplo, cracas, mexilhões, briozoários, anêmonas etc.) e errantes de fendas (por exemplo, caranguejos porcelanídeos e xantídeos), além de endofaunais comuns de substrato areno-lamoso (por exemplo, capitelídeos e tubificídeos). Quando comparada com a fauna associada aos recifes de outros sabelarídeos, sejam de águas temperadas (Gruet, 1971, Dias & Paula, 2001, Dubois *et al.*, 2002), tropicais ou subtropicais (Fausto-Filho & Furtado, 1970, Anádon, 1981, Bosa & Masunari, 2002a, Bosa & Masunari, 2002b, Lomônaco *et al.*, 2012), a composição do recife de *S. wilsoni* foi bem semelhante, com compartilhamento de algumas espécies (15 espécies) (Apêndice I) e alto nível de equivalência ecológica.

Embora a composição seja diferente daquela encontrada nas praias arenosas locais (Rosa Filho *et al.*, 2009, Rosa Filho *et al.*, 2011a), o recife reúne espécies comuns em outros fundos duros (Aviz *et al.*, 2009, Beasley *et al.*, 2010, Morais & Tony Lee, 2013) e ambientes areno-lamosos e lamosos amazônicos (Beasley *et al.*, 2005, Beasley *et al.*, 2010, Silva *et al.*,

2011b, Braga *et al.*, 2013). Isso foi importante para o aumento da riqueza, ora o número de táxons registrado no recife fora muito superior (de duas a nove vezes) do que os de outros ambientes costeiros amazônicos, como praias (Rosa Filho *et al.*, 2009), marismas (Braga *et al.*, 2011), manguezais (Rosa Filho *et al.*, 2006) e áreas rochosas sem a formação de recifes (Morais & Tony Lee, 2013). Da mesma forma, recifes de outros sabelarídeos são considerados ambientes únicos e diversos não pela presença de uma fauna particular, mas por possibilitar a justaposição de espécies pertencentes a comunidades circundantes (Mettam, 1992, Gherardi & Cassidy, 1994, Dubois *et al.*, 2002).

Por outro lado, é de considerar que maior parte da diversidade registrada nos recifes de *S. wilsoni* é ocasional e poucas espécies são abundantes e constantes (Tabela 2.1 e Apêndice I). A dominância de um pequeno número de espécies bem adaptadas ao estresse ambiental é um padrão comum para estuários tropicais (Flint & Younk, 1983), sobretudo nos amazônicos (Silva *et al.*, 2011b, Rosa Filho & Aviz, 2013), onde variações ambientais são marcantes devido à ocorrência de macromarés semidiurnas e flutuações diárias e sazonais da salinidade. Contudo, mesmo habitats que são utilizados de forma efêmera por organismos, podem ter um importante papel na sua história de vida, representando áreas de forrageamento, refúgios contra predadores, ou ainda, utilizados como locais de reprodução e berçários (Pederson & Peterson, 2002). O registro de juvenis e fêmeas ovígeras de várias espécies de crustáceos (Apêndice I) alude para essa última função dos recifes de *S. wilsoni*.

Macrofauna associada- dinâmica temporal

A macrofauna associada aos recifes foi fortemente influenciada pela sua dinâmica estrutural, corroborando os diversos estudos com construções de sabelarídeos em águas temperadas (Gruet, 1971, Porras *et al.*, 1996, Dias & Paula, 2001, Dubois *et al.*, 2002, La Porta & Nicoletti, 2009). De forma geral, a destruição e o crescimento dos recifes

conduziram a macrofauna para dois caminhos inversos, enquanto o primeiro levou a um aumento (em número de organismos) e diversificação na fauna (em número de espécies), o outro resultou em seu significativo empobrecimento.

Nossos resultados e as diversas observações de que recifes de sabelarídeos erodidos suportam uma fauna mais rica em táxons do que os íntegros e desenvolvidos (Gruet, 1971, Porras *et al.*, 1996, Dias & Paula, 2001, Dubois *et al.*, 2002, La Porta & Nicoletti, 2009), sugere que a destruição funcione como um mecanismo que naturalmente mantém alta a diversidade biológica nesses, concordando com clássicas teorias ecológicas sobre distúrbios e diversidade em comunidades (Connell, 1978, Huston, 1979, Sousa, 1984b, Ricklefs, 1987, Wu & Loucks, 1995). Distúrbios físicos e outras flutuações ambientais são vistos como peças fundamentais na estruturação de comunidades por afastar o sistema de um equilíbrio e evitar efeitos deletérios da competição e outras interações antagônicas dependentes de densidade (Connell, 1978).

Áreas de fragmentos rochosos intermares sujeitos a ação de ondas são um dos ambientes marinhos mais próximos dos modelos de não equilíbrio (Sousa, 1979a). Nesses ambientes o espaço é considerado o principal fator regulador e na ausência de distúrbios a diversidade geralmente declina devido à monopolização do recurso por competidores dominantes (Sousa, 1979b, Sousa, 1984a). Distúrbios agem, abruptamente ou temporalmente, matando ou deslocando indivíduos, ou resultam em perda de biomassa, criando novas oportunidades para espécies que seriam excluídas pela competição (Connell, 1978). Distúrbios podem também aumentar a complexidade do hábitat, eliminar ou diminuir o número de predadores ou parasitas e reciclar nutrientes no sistema, através da decomposição de organismos mortos (Sousa, 1984b, Sousa, 2001)

As correlações entre as densidades *S. wilsoni* e os descritores faunístico indicaram um papel negativo da presença dos construtores. Sabelarídeos são grupos altamente competitivos, por assentarem em massa e crescerem rapidamente, suprimindo outras espécies e tornando-se facilmente dominantes (Sveshnikov, 1985). Investigações sobre associações de poliquetas em recifes de *S. alveolata* têm revelado que altas densidades de sabelarídeos, além de resultar no aumento pela competição por espaço, provêm pouca oportunidade para outros comedores de suspensão (Porras *et al.*, 1996, La Porta & Nicoletti, 2009), uma tendência também observada no nosso estudo (Tabela 2.5 e Figura 2.5 B). A constante atividade de filtração do verme poderia ainda consumir larvas planctônicas e/ou juvenis de outros invertebrados diminuindo seu assentamento (Porras *et al.*, 1996), como observado em outras assembléias bentônicas com filtradores dominantes (Cowden *et al.*, 1984, Andre *et al.*, 1993).

As plataformas preservadas de sabelarídeos são referidas como ambientes com alta densidade de vermes construtores, grande acúmulo de finos e pouca oxigenação dos agregados (Gruet, 1972, Gruet, 1986). Em Algodual-Maiandeuá as fases preservadas do recife (plataforma e crescimento) ocorrem ainda no período chuvoso, quando rios transportam para estuários maiores cargas de sedimento fino, que podem se depositar em áreas de menor energia, como a praia da Caixa D'água (Araujo da Silva *et al.*, 2009). Todas essas condições podem explicar a estrutura da fauna da plataforma de *S. wilsoni*, com as mais baixas densidade e riqueza de táxons, domínio de vermiformes e outros endofaunais. Comedores de depósito como capitelídeos (*Capitella* sp., *Mediomastus* sp. e *Heteromastus* sp.) e spionídeos (*Boccardiella* sp.), e anfípodes tubícolas (*Corophium* sp., *Grandierella* sp.), certamente aproveitam os detritos, material orgânico alóctone capturado, o acúmulo de organismos mortos e as fezes do próprio sabelarídeo para sobrevivência (Porras *et al.*, 1996).

Outros vermes, embora não se alimentem obrigatoriamente de depósitos orgânicos, tem seu modo de vida garantido na plataforma. *Eulalia viridis* e Nemertea, ativos predadores da macrofauna (crustáceos, moluscos e poliquetas)(Emson, 1977, Thiel & Kruse, 2001), têm variedade de presas entre a fauna associada e presumivelmente os sabelarídeos. *A. succinea*, assim como a maioria dos nereidídeos, é um oportunista na sua alimentação, que primariamente consome depósitos no sedimento, mas também é capaz de pastar microalgas e facultativamente capturar pequenos invertebrados (Fauchald & Jumars, 1979, Gutiérrez *et al.*, 2000). Esses táxons, embora relativamente abundantes na plataforma, estiveram presentes em todas as ocasiões de amostragem, confirmando seu generalismo e adaptabilidade ao ambiente.

O processo de destruição levou a um gradativo aumento na complexidade estrutural dos recifes, ora eliminou parte de vermes construtores, deixando livres seus tubos, abriu buracos e fendas e fragmentou a plataforma em pequenas manchas. A macrofauna associada respondeu a essas modificações com um aumento no número de organismos e espécies, em geral, por uma adição e não substituição dos táxons. Esse é um padrão semelhante ao observado por Porras *et al.* (1996) para associações de poliquetas em recifes, que admitem que a destruição funcione como um mecanismo de variabilidade ambiental, que aumenta o espaço de nicho do hábitat, diminui a exclusão competitiva e permite a coexistência de espécies.

A complexidade de hábitat é amplamente utilizada para explicar o aumento da diversidade entre e dentro de diversos ambientes marinhos (Warfe *et al.*, 2008, Hunter & Sayer, 2009, Tokeshi & Arakaki, 2012). Embora estruturas biogênicas sejam potencialmente favoráveis ao aumento da diversidade local, não apenas sua presença é importante para a fauna, mas também sua heterogeneidade de tamanho-espaço (extensão de superfícies,

variação no número e forma de seus elementos e tamanho de cavidades) (Bell, 1985, Tokeshi & Arakaki, 2012). Estruturas mais heterogênea podem fornecer hábitat para organismos com uma ampla variedade de tamanhos corporais e graus de mobilidade, aumentando a riqueza de espécies (Bell, 1985, Tokeshi & Arakaki, 2012). Confirmando essas afirmações, a desestruturação do recife levou a um aumento na fauna de fendas e de organismos de alta mobilidade no recife, principalmente de crustáceos (e.g. isópodes, anfípodes, caranguejos) e poliquetos errantes (e.g. *E. viridis*, *Lepidonotus* sp., *Syllis garciai*. etc.). Esses partilharam o recife com várias formas sedentárias (e.g. *Capitella* sp., *Marphysa sanguinea*, *Trochochaeta* sp., *Neoleprea* sp., *Streblosoma* sp., etc., *Sphenia fragilis*.) e outros endofaunais, como os bivalves escavadores *Cyrtopleura costata* (Gustafson *et al.*, 1991) e *Hiatella artica* (Khalaman, 2005).

A fauna de fendas foi representada, sobretudo, por decápodes como os caranguejos porcelanídeos (*Petrolisthes armatus*, *Pachycheles greeleyi* e *Porcellana sayanna*) e xantídeos (*Panopeus americanus*, *P. rugosus*, *Mennipe nodifrons* etc.), organismos abundantes nas áreas de fragmentos rochosos do estuário de Marapanim (Morais & Tony Lee, 2013, Oliveira *et al.*, 2013). Na fase de plataforma estes eram geralmente encontrados em cavidades abaixo dos recifes, entre os tubos e o substrato rochoso. É certo que a fragmentação do recife permitiu a ocupação mais efetiva do ambiente por esses organismos. Gore *et al.* (1978) estudando a fauna de decápodes em agregados de *P. caudata* indicaram que abundância e diversidade de organismos é máxima nos recifes desenvolvidos, onde podem ser encontradas fendas e buracos (Gore *et al.*, 1978).

O rápido crescimento populacional e persistência das espécies frente ao distúrbio hidrodinâmico confirma um caráter de tolerância e oportunismo para as mesmas. Organismos capazes de se multiplicar rapidamente são geralmente bem sucedidos em

ambientes efêmeros ou periodicamente sujeitos à perturbação. Nesse contexto, estão vários peracáridos, um grupo que em baixas latitudes normalmente apresenta rápido crescimento populacional, devido à alta capacidade reprodutiva e plasticidade alimentar (Sainte-Marie, 1991). Peracáridos são um componente conspícuo da fauna associada a diversas estruturas biogênicas, inclusive os recifes de sabelarídeos, no quais picos populacionais são comuns (Nelson & Demetriades, 1992, Bosa & Masunari, 2002b) sob condições de maior disponibilidade de recursos (Nelson & Demetriades, 1992). *Paradella diana* (que é nativa do Pacífico), é considerada uma espécie introduzida na costa do Atlântico, exibindo ampla tolerância às variações de salinidade e temperatura (Harrison & Holdich, 1982).

Os poliquetas, que comumente dominam ambientes estuarinos (Flint & Young, 1983), apresentam um grande número espécies r-estrategistas e oportunistas (Sveshnikov, 1985). *Capitella* sp., que foi abundante durante toda a fase de destruição, são reconhecidos indicadores de comunidades perturbadas, típicos de áreas enriquecidas (Pearson & Rosenberg, 1978).

A disponibilidade sazonal das espécies no momento e após o distúrbio, assim como suas características morfofisiológicas (como potencial reprodutivo e grau de suscetibilidade para várias fontes de mortalidade), determina como a recolonização se procederá (Sousa, 1979a). Esses fatores são de especial relevância na costa amazônica, onde o aumento das chuvas e da vazão dos rios altera profundamente a salinidade de ambientes costeiros, modificando a fauna bentônica em termos quantitativos e qualitativos (Aviz *et al.*, 2009, Rosa Filho *et al.*, 2009, Silva *et al.*, 2011b, Braga *et al.*, 2013). A erosão dos recifes ocorreu no período seco, quando normalmente a salinidade é alta e as comunidades bentônicas são mais densas e ricas (Rosa Filho *et al.*, 2009, Silva *et al.*, 2011b, Braga *et al.*, 2013). Embora seja escasso o conhecimento sobre a disponibilidade larval das espécies na região, estas

devem exibir padrões sazonais, assim como seus adultos no meio bentônico. Por exemplo, no estuário do Rio Marapanim (que banha a Ilha de Algodal-Maiandeu), as maiores densidades de larvas do porcelanídeo *P. armatus* ocorrem durante o período seco, estando ausentes em meses (fevereiro a maio) do período chuvoso (Oliveira *et al.*, 2013). É conhecido que a baixa salinidade pode atuar como uma barreira fisiológica para espécies marinhas e estenohalinas, aumentando o estresse osmótico e a mortalidade e/ou diminuindo taxas de reprodução, crescimento e alimentação (Kinne, 1966).

A fase de implantação ou início da recuperação do recife foi um rápido momento de transição entre a fauna da fase de destruição/período seco e de crescimento/período chuvoso. Os mais altos valores de densidade e riqueza de táxons resultam da presença de espécies da fase de destruição e de juvenis de táxons (*pers. obs.*), que desaparecem ou se mantiveram nos meses subseqüentes de crescimento. Nesse primeiro momento, a elevação na densidade de sabelarídeos não se refletiu de forma negativa sobre a macrofauna associada, provavelmente porque o recife ainda se encontrava muito desestruturado e pelos os vermes construtores serem, na sua maioria, juvenis recém assentados (Capítulo I, Figura 1.4, pag. 36), vivendo em tubos poucos desenvolvidos fixados sobre o substrato rochoso ou partes mortas do antigo recife.

A permanência das espécies ao longo da fase de crescimento requer a capacidade de sobreviver no recife com altas densidades de construtores e tolerar a baixa salinidade do estuário, que foi de 34 (dezembro) para 7 (abril). Essa habilidade é exibida, por exemplo, por *Allita succinea*, conhecida pela alta capacidade de osmorregulação (Fong, 1991). Juvenis de Mytillidae (spp.) também foram um táxon comum na fase de crescimento, aproveitando principalmente as bordas, abundantes em recifes em crescimento (Gruet, 1971). A anêmona *Bunodosoma cangicum* que foi comum nas fases de plataforma e crescimento, tolera bem

baixas salinidades (Melo & Amaral, 2005, Amado *et al.*, 2011) e também deve ser favorecida pela disponibilidade de superfícies estáveis no recife.

Os gastrópodes Pyramidellidae *Chrysallida buchiana* e *Miralda robertsoni* estiveram entre os mais comuns na fase de crescimento. Embora informações específicas não sejam disponíveis, acredita-se que quase todos os representantes da família sejam ectoparasitas ou micro-predadores de invertebrados marinhos (designadamente poliquetas e moluscos), de cujos fluidos corporais eles se alimentam (Robertson, 1961). No Reino Unido, sabelarídeos têm sido referidos como hospedeiros comuns de alguns piramidelídeos (Warren, 1966), assim como existem associações recorrentes entre a presença de algumas espécies (Killeen & Light, 2000).

Por fim, a falta de correlações significativas entre as variáveis estruturais (altura e volume do recife) e os descritores biológicos das associações, deixa claro que para a fauna associada, mais importante que o grau de desenvolvimento das construções, é a sua “saúde” (condição de conservação e densidade de construtores). As medidas estruturais consideradas no estudo foram pouco adequadas para expressar as mudanças na complexidade do hábitat, que como discutida anteriormente é um importante modulador para a fauna associada. Diante do observado, futuros estudos devem procurar melhores atributos físicos para avaliar a dinâmica das construções, tais com: área de cobertura e *patchiness*, medidas de rugosidade, densidade e orientação de tubos e proporção de massa morta (tubos vazios e comatados) e viva (tubos ocupados por vermes construtores).

2.5. REFERÊNCIAS

- Achary G.P.K.** (1969) Sabellariids as associates of other invertebrates and their role in the formation of benthic communities. *Journal of the Marine Biological Association of India*, **11**(1-2), 198-202.
- Amado E.M., Vidolin D., Freire C.A. and Souza M.M.** (2011) Distinct patterns of water and osmolyte control between intertidal (*Bunodosoma caissarum*) and subtidal (*Anemonia sargassensis*) sea anemones. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **158**(4), 542-551.
- Anádon N.** (1981) On the reefs of *Sabellaria alveolata* (L.) (Polychaeta, Sedentaria) from the Ria de Vigo (Nw of Spain). *Investigacion Pesquera*, **45**(1), 105-122.
- Anderson M.J.** (2005) PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. **New Zealand: Department of Statistics, University of Auckland.**
- Anderson M.J., Gorley R.N. and Clarke K.R.** (2008) *PERMANOVA + for PRIMER: guide to software and statistical methods*, Plymouth: PRIMER-E Ltd.
- Anderson M.J. and Willis T.J.** (2003) Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, **84**(2), 511-525.
- Andre C., Jonsson P.R. and Lindegarth M.** (1993) Predation on settling bivalve larvae by benthic suspension feeders: the role of hydrodynamics and larval behaviour. *Marine Ecology Progress Series*, **97**(2), 183-192.
- Araujo da Silva C., Souza-Filho P.W.M. and Rodrigues S.W.P.** (2009) Morphology and modern sedimentary deposits of the macrotidal Marapanim Estuary (Amazon, Brazil). *Continental Shelf Research*, **29**(3), 619-631.
- Ataide M.B., Venekey V., Filho J.S.R. and dos Santos P.J.P.** (2014) Sandy reefs of *Sabellaria wilsoni* (Polychaeta: Sabellariidae) as ecosystem engineers for meiofauna in the Amazon coastal region, Brazil. *Marine Biodiversity*, **44**(3), 403-413.
- Aviz D., Mello C.F. and Silva P.F.** (2009) Macrofauna associada às galerias de *Neoteredo reynei* (Bartsch, 1920) (Mollusca: Bivalvia) em troncos de *Rhizophora mangle* Linnaeus durante o período menos chuvoso, em manguezal de São Caetano de Odivelas, Pará (costa norte do Brasil). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais*, **4**(1), 47-55.
- Ayata S.D., Ellien C., Dumas F., Dubois S. and Thiebaut E.** (2009) Modelling larval dispersal and settlement of the reef-building polychaete *Sabellaria alveolata*: role of hydroclimatic processes on the sustainability of biogenic reefs. *Continental Shelf Research*, **29**(13), 1605-1623.
- Beasley C.R., Fernandes C.M., Gomes C.P., Brito B.A., dos Santos S.M.L. and Tagliaro C.H.** (2005) Molluscan diversity and abundance among coastal habitats of northern Brazil. *Ecotropica-Bonn*, **11**(1-2), 9-20.
- Beasley C.R., Fernandes M.E.B., Figueira E.A.G., Sampaio D.S., Melo K.R. and Barros R.S.** (2010) Mangrove Infauna and sessile epifauna. In Saint-Paul U. and Schneider H. (eds) *Mangrove dynamics and management in North Brazil*. vol. 211: Springer Berlin Heidelberg, pp 109-123. [Ecological Studies.
- Bell S.S.** (1985) Habitat complexity of polychaete tube-caps: Influence of architecture on dynamics of a meioepibenthic assemblage. *Journal of Marine Research*, **43**(3), 647-671.

- Bosa C.R. and Masunari S.** (2002a) Crustáceos decápodos associados aos bancos de *Phragmatopoma caudata* (Kroeyer) (Polychaeta, Sabellariidae) na praia de Caiobá, Matinhos, Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia*, **19**(1), 117-133.
- Bosa C.R. and Masunari S.** (2002b) Peracáridos associados aos bancos de *Phragmatopoma caudata* (Kröyer) (Polychaeta, Sabellariidae) na praia de Caiobá, Matinhos, Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia*, **19**(1), 135-147.
- Braga C.F., Monteiro V.F., Rosa-Filho J.S. and Beasley C.R.** (2011) Benthic macroinfaunal assemblages associated with Amazonian saltmarshes. *Wetlands Ecology and Management*, **19**(3), 257-272.
- Braga C.F., Silva R.F., Filho J.S.R. and Beasley C.R.** (2013) Spatio-temporal changes in macroinfaunal assemblages of tropical saltmarshes, northern Brazil *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, **8**(4), 282-298
- Brown J.R. and Miller D.C.** (2011) Persistence and distribution of temperate intertidal worm reefs in Delaware Bay: a comparison of biological and physical factors. *Estuaries and Coasts*, **34**(3), 583-596.
- Connell J.H.** (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**(4335), 1302-1310.
- Cowden C., Young C.M. and Chia F.S.** (1984) Differential predation on marine invertebrate larvae by two benthic predators. *Marine Ecology Progress Series*, **14**(2-3), 145-149.
- Curtis L.A.** (1975) Distribution of *Sabellaria vulgaris* Verrill (Polychaeta: Sabellariidae) on a sandflat in Delaware Bay. *Chesapeake Science*, **16**(1), 14-19.
- De Leon-Gonzalez J.A. and Diaz Castaneda V.** (2006) Eunicidae (Annelida : Polychaeta) associated with *Phragmatopoma caudata* Morch, 1863 and some coral reefs from Veracruz, Gulf of Mexico. *Scientia Marina*, **70**, 91-99.
- Dias A.S. and Paula J.** (2001) Associated fauna of *Sabellaria alveolata* colonies on the central coast of Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **81**(1), 169-170.
- Dittmar T. and Lara R.J.** (2001) Molecular evidence for lignin degradation in sulfate-reducing mangrove sediments (Amazonia, Brazil). *Geochimica Et Cosmochimica Acta*, **65**(9), 1417-1428.
- Dubois S., Comito J.A., Olivier F. and Retiere C.** (2006) Effects of epibionts on *Sabellaria alveolata* (L.) biogenic reefs and their associated fauna in the Bay of Mont Saint-Michel. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **68**(3-4), 635-646.
- Dubois S., Comtet T., Retiere C. and Thiebaut E.** (2007) Distribution and retention of *Sabellaria alveolata* larvae (Polychaeta: Sabellariidae) in the Bay of Mont-Saint-Michel, France. *Marine Ecology Progress Series*, **346**, 243-254.
- Dubois S., Retiere C. and Olivier F.** (2002) Biodiversity associated with *Sabellaria alveolata* (Polychaeta : Sabellariidae) reefs: effects of human disturbances. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **82**(5), 817-826.
- Eckelbarger K.J. and Chia F.S.** (1976) Scanning electron-microscope study of life-history of *Phragmatopoma lapidosa* (Polychaeta-Sabellariidae). *American Zoologist*, **16**(2), 213-213.
- Emson R.H.** (1977) The feeding and consequent role of *Eulalia viridis* (O. F. Müller) (Polychaeta) in intertidal communities. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **57**(01), 93-96.

- Faroni-Perez L.** (2014) Variação sazonal no recrutamento de *Phragmatopoma caudata* (Polychaeta, Sabellariidae) na costa sudeste do Brasil: biometria e validação de metodologia para categorização de classes etárias. *Iheringia. Série Zoologia*, **104**(1), 05-13.
- Fauchald K. and Jumars P.A.** (1979) The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review*, **17**, 193-284.
- Fausto-Filho J. and Furtado E.** (1970) Nota preliminar sobre a fauna das colônias de Sabellariidae do litoral do Estado do Ceará (Annelida, Sedentaria). *Revista Brasileira de Biologia*, **30**(2), 285-289.
- Flint R.W. and Young J.A.** (1983) Estuarine benthos: long-term community structure variations, Corpus Christi Bay, Texas. *Estuaries*, **6**(2), 126-141.
- Fong P.P.** (1991) The effects of salinity, temperature, and photoperiod on epitokal metamorphosis in *Neanthes succinea* (Frey et Leuckart) from San-Francisco Bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **149**(2), 177-190.
- Geyer W.R., et al.** (1991) The physical oceanography of the Amazon outflow *Oceanography*, **4**(8-14).
- Gherardi F. and Cassidy P.M.** (1994) Macrobenthic associates of bioherms of the polychaete *Sabellaria cementarium* from northern Puget-Sound, Washington. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **72**(3), 514-525.
- Gore R.H., Scotto L.E. and Becker L.J.** (1978) Community composition, stability, and trophic partitioning in decapod crustaceans inhabiting some sub-tropical sabellariid worm reefs - studies on decapod crustacea from indian river region of Florida. 4. *Bulletin of Marine Science*, **28**(2), 221-248.
- Gruet Y.** (1971) Morphologie, croissance et faune associée des récifs de *Sabellaria alveolata* (Linné) de la Bernerie-en-Retz (Loire Atlantique). *Tethys*, **3**(2), 321-380.
- Gruet Y.** (1972) Aspects morphologiques et dynamiques de constructions del'Annélide Polychète *Sabellaria alveolata* (Linné). *Revue des Travaux del' Institut des Pêches Maritimes*, **36**(2), 131-161.
- Gruet Y.** (1985) Recherches sur l'écologie des récifs d'hermelles édifiées par l'annélide polychète *Sabellaria alveolata* (L.). *Journal de la Recherche Océanographique*, **10**(1), 32-35.
- Gruet Y.** (1986) Spatiotemporal changes of sabellarian reefs built by the sedentary polychaete *Sabellaria alveolata* (Linne). *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I*, **7**(4), 303-319.
- Gustafson R.G., Creswell R.L., Jacobsen T.R. and Vaughan D.E.** (1991) Larval biology and mariculture of the angelwing clam, *Cyrtopleura costata*. *Aquaculture*, **95**(3-4), 257-279.
- Gutiérrez J., Palomo G. and Iribarne O.** (2000) Patterns of abundance and seasonality of polychaetes sheltering in southwestern Atlantic estuarine epibenthic shell beds. *Bulletin of Marine Science*, **67**(1), 165-174.
- Harrison K. and Holdich D.M.** (1982) Revision of the genera *Dynamenella*, *Ischyromene*, *Dynamenopsis*, and *Cymodocella* (Crustacea: Isopoda), including a new genus and five new species of eubranchiata sphaeromatids from Queensland waters. *Journal of Crustacean Biology*, **2**(1), 84-119.
- Hendrick V.J. and Foster-Smith R.L.** (2006) *Sabellaria spinulosa* reef: a scoring system for evaluating 'reefiness' in the context of the Habitats Directive. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **86**(4), 665-677.

- Holt T.J., Rees E.I., Hawkins S.J. and Seed R.** (1998) Biogenic reefs (volume IX). an overview of dynamic and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. *Scottish Association for Marine Science (UK Marine SACs Project)*, 170.
- Hunter W.R. and Sayer M.D.J.** (2009) The comparative effects of habitat complexity on faunal assemblages of northern temperate artificial and natural reefs. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, **66**(4), 691-698.
- Huston M.** (1979) A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, **113**(1), 81-101.
- Jaeger J.M. and Nittrouer C.A.** (1995) Tidal controls on the formation of fine-scale sedimentary strata near the Amazon River mouth. *Marine Geology*, **125**(3-4), 259-281.
- Jensen R.A. and Morse D.E.** (1984) Intraspecific facilitation of larval recruitment gregarious settlement of the polychaete *Phragmatopoma californica* (Fewkes). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **83**(2), 107-126.
- Khalaman V.V.** (2005) Testing the hypothesis of tolerance strategies in *Hiatella arctica* L. (Mollusca: Bivalvia). *Helgoland Marine Research*, **59**(3), 187-195.
- Killeen I.J. and Light J.M.** (2000) Sabellaria, a polychaete host for the gastropods *Noemiamea dolioliformis* and *Graphis albida*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **80**(03), 571-573.
- Kinne O.** (1966) Physiological aspects of animal life in estuaries with special reference to salinity. *Netherlands Journal of Sea Research*, **3**(2), 222-244.
- La Porta B. and Nicoletti L.** (2009) *Sabellaria alveolata* (Linnaeus) reefs in the central Tyrrhenian Sea (Italy) and associated polychaete fauna. In Maciolek N.J. and Blake J.A. (eds) *Proceedings of the 9th International Polychaete Conference*. vol. 2, pp 527-536. [Zoosymposia.
- Lachenbruch P.A. and Mickey M.R.** (1968) Estimation of error rates in discriminant analysis. *Technometrics*, **10**(1), 1-11.
- Lana P.C. and Bremec C.S.** (1994) Sabellariidae (Annelida, Polychaeta) from south America In Dauvin J.C., Laubier L. and Reish D.J. (eds.) *Conférence internationale des Polychètes*. vol. 162, Paris: Mémoires Muséum National d'Histoire Naturelle, pp 211-222.
- Lana P.D. and Gruet Y.** (1989) *Sabellaria wilsoni* sp-n (Polychaeta, Sabellariidae) from the southeast coast of Brazil. *Zoologica Scripta*, **18**(2), 239-244.
- Lomônaco C., Santos A.S. and Martin C.L.** (2012) Effects of local hydrodynamic regime on the individual's size in intertidal *Sabellaria* (Annelida: Polychaeta: Sabellariidae) and associated fauna at Cabo Branco beach, north-east Brazil. *Marine Biodiversity Records*, **4**, 1-7.
- Martorano L.G., Pereira L.C., Cézar E.G.M. and Pereira I.C.B.** (1993) *Estudos climáticos do Estado do Pará: classificação climática (Köppen) e deficiência hídrica (Thornhtwhite, Mather)*, Belém: Sudam/Embrapa/SNLCS.
- McCarthy D.A., Young C.M. and Emson R.H.** (2003) Influence of wave-induced disturbance on seasonal spawning patterns in the sabellariid polychaete *Phragmatonoma lapidosa*. *Marine Ecology Progress Series*, **256**, 123-133.
- Melo K.V. and Amaral F.D.** (2005) Ampliação da distribuição das anêmonas-do-mar (Cnidaria, Actiniaria) no Estado de Pernambuco, Brasil. *Tropical Oceanography*, **33**(1), 19-31.

- Mettam C.** (1992) The influence of *Sabellaria* reefs on sublittoral community structure. *Polychaete research newsletter*, **14**, 1-3.
- Micheletti-Flores C.V. and Negreiros-Fransozo M.L.** (1999) Porcellanid crabs (Crustacea, Decapoda) inhabiting sand reefs built by *Phragmatopoma lapidosa* (Polychaeta, Sabellaridae) at Paranapuã Beach, São Vicente, SP, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, **59**(1), 63-73.
- Monteiro M.C., Pereira L.C.C. and Oliveira S.M.O.** (2009) Morphodynamic changes of a macrotidal sand beach in the Brazilian Amazon Coast (Ajuruteua-Pará). *Journal of Coastal Research*, **SI 56**, 103-107.
- Moraes B.C., Costa J.M.N., Costa A.C.L. and Costa M.H.** (2005) Variação espacial e temporal da precipitação no Estado do Pará. *Acta Amazônica*, **35**(2), 207-214.
- Morais G.C. and Tony Lee J.** (2013) Intertidal benthic macrofauna of rare rocky fragments in the Amazon region. *Revista de Biología Tropical*, **62**(1), 69-86.
- Nelson W.G. and Demetriades L.** (1992) Peracarids associated with sabellariid worm rock (*Phragmatopoma lapidosa* Kinberg) at Sebastian Inlet, Florida, U.S.A. *Journal of Crustacean Biology*, **12**(4), 647-654.
- Nittrouer C.A. and DeMaster D.J.** (1996) The Amazon shelf setting: tropical, energetic, and influenced by a large river. *Continental Shelf Research*, **16**(5-6), 553-573.
- Oliveira D.B.d., Silva D.C. and Martinelli-Lemos J.M.** (2013) Larval and adult density of the porcellanid crab *Petrolisthes armatus* (Anomura: Porcellanidae) in an Amazon estuary, northern Brazil. *Zoologia*, **30**(6), 592-600.
- Pawlik J.R.** (1986) Chemical induction of larval settlement and metamorphosis in the reef-building tube worm *Phragmatopoma californica* (Sabellariidae: Polychaeta). *Marine Biology*, **91**(1), 59-68.
- Pawlik J.R. and Butman C.A.** (1993) Settlement of a marine tube worm as a function of current velocity - interacting effects of hydrodynamics and behavior. *Limnology and Oceanography*, **38**(8), 1730-1740.
- Pawlik J.R., Butman C.A. and Starczak V.R.** (1991) Hydrodynamic facilitation of gregarious settlement of a reef-building tube worm. *Science*, **251**(4992), 421-424.
- Pawlik J.R. and Faulkner D.** (1988) The gregarious settlement of sabellariid polychaetes: new perspectives on chemical cues. In Thompson M., Sarojini R. and Nagabhushanam R. (eds) *Marine biodeterioration: advanced techniques applicable to the Indian Ocean*. New Delhi Oxford & IBH Publishing Co., pp 475-487.
- Pearson T.H. and Rosenberg R.** (1978) Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **16**, 229-311.
- Pederson E. and Peterson M.** (2002) Bryozoans as ephemeral estuarine habitat and a larval transport mechanism for mobile benthos and young fishes in the north-central Gulf of Mexico. *Marine Biology*, **140**(5), 935-947.
- Pinheiro M.A.A., Bertini G., Fernandes-Góes L. and Fransozo A.** (1997) Decapod Crustaceans associated to sand reefs of *Phragmatopoma lapidosa* (Kinberg, 1867) (Polychaeta, Sabellariidae), at Praia Grande, Ubatuba, SP, Brazil. *Nauplius*, **5**(2), 77-83.
- Pohler S.** (2004) The Sabellariid worm colonies of Suva Lagoon, Fiji. *South Pacific Journal of Nature*, **22**(1), 36-42.

- Porras R., Bataller J.V., Murgui E. and Torregrosa M.T.** (1996) Trophic structure and community composition of polychaetes inhabiting some *Sabellaria alveolata* (L) reefs along the Valencia Gulf Coast, Western Mediterranean. *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I*, **17**(4), 583-602.
- Ricklefs R.E.** (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**(4785), 167-171.
- Robertson R.** (1961) Review of pyramidellid hosts, with notes on an *Odostonzia* parasitic on a chiton. *Nautilus*, **74**(3), 85-91.
- Rosa Filho J.S., Almeida M.F. and Aviz D.** (2009) Spatial and temporal changes in the benthic fauna of a macrotidal Amazon sandy beach, Ajuruteua, Brazil *Journal of Coastal Research*, **SI** (56 (Proceedings of the 10th International Coastal Symposium)), 1796 - 1780.
- Rosa Filho J.S. and Aviz D.** (2013) Macrobenthic communities of an Amazonian estuary (Guajará Bay, Brazil): temporal and spatial changes *Journal of Coastal Research*, **65**(Special Issue), 123-128.
- Rosa Filho J.S., Busman D.V., Viana A.P., Gregorio A.M. and Oliveira D.** (2006) Macrofauna bentônica de zonas entre-marés não vegetadas do estuário do rio Caeté (Bragança-PA). *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi. Zoologia.*, **2**(Suplemento), 109-121.
- Rosa Filho J.S., Gomes T.P., Almeida M.F. and Silva R.F.** (2011a) Benthic fauna of macrotidal sandy beaches along a small-scale morphodynamic gradient on the Amazon coast (Algodoal Island, Brazil). *Journal of Coastal Research*, **64**, 435-439.
- Rosa Filho J.S., Gomes T.P., Almeida M.F. and Silva R.F.** (2011b) Benthic fauna of macrotidal sandy beaches along a small-scale morphodynamic gradient on the Amazon coast (Algodoal Island, Brazil). *Journal of Coastal Research*, 435-439.
- Rosman P.C.C.** (2001) Um sistema computacional de hidrodinâmica ambiental. In Rosman P.C.C., Mascarenhas F.C.B., Miguez M.G., Campos R.O.G. and Eiger S. (eds) *Métodos Numéricos em Recursos Hídricos* vol. 5, Rio de Janeiro: Associação Brasileira de Recursos Hídricos, Fundação COPPETEC, pp 1-163. no. 1].
- Rosman P.C.C.** (2013) Referência técnica do SisBaHiA® Rio de Janeiro: Fundação COPPETEC, pp 249.
- Sainte-Marie B.** (1991) A review of the reproductive bionomics of aquatic gammaridean amphipods: variation of life history traits with latitude, depth, salinity and superfamily. In Watling L. (ed) *VIIth International Colloquium on Amphipoda*. vol. 70: Springer Netherlands, pp 189-227. [Developments in Hydrobiology.
- Santos A.S., Brasil A.C.S. and Christoffersen M.L.** (2014) *Sabellaria* and *Lygdamis* (Polychaeta: Sabellariidae) from reefs off northeastern Brazil including a new species of *Sabellaria*. *Zootaxa*, **3881** (2), 125-144.
- Santos A.S., Riul P., Brasil A.C.d.S. and Christoffersen M.L.** (2011) Encrusting Sabellariidae (Annelida: Polychaeta) in rhodolith beds, with description of a new species of *Sabellaria* from the Brazilian coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **91**(Special Issue 02), 425-438.
- Santos V.F.** (1996) *Estratigrafia Holocênica morfodinâmica atual da Planície Costeira da Ilha de Algodoal e Marudá*. Dissertação (Mestrado), Universidade federal do Pará, Belém.
- Schäfer W. and Craig G.Y.** (1972) *Ecology and palaeoecology of marine environments*, Edinburgh: Oliver and Boyd.

- Sepúlveda R.D., Moreno R. and Carrasco F.D.** (2003) Diversidad de macroinvertebrados asociados a arrecifes de *Phragmatopoma moerchi* Kinberg, 1867 (Polychaeta: Sabellariidae) em El intermareal rocoso de Cocholgue Chile. *Gayana*, **67**(1), 45-54.
- Shepherd S. and Thomas I.** (1982) Marine Invertebrates of Southern Australia, Part II. Adelaide: South Australian Government Printing Division, pp 840.
- Silva A.C.d., Santos M.d.L.S., Araujo M.C. and Bourlès B.** (2009) Hydrological observations and modeling results of the seasonal and spatial spread of the Amazonian water plume. *Acta Amazônica*, **39**(2), 361-369.
- Silva N.I.S., et al.** (2011a) Natural and social conditions of Princesa, a macrotidal sandy beach on the Amazon Coast of Brazil. *Journal of Coastal Research*, 1979-1983.
- Silva R.F., Rosa Filho J.S., Souza S.R. and Souza-Filho P.W.** (2011b) Spatial and temporal changes in the structure of soft-bottom benthic communities in an Amazon estuary (Caete estuary, Brazil). *Journal of Coastal Research*, **64**, 440-444.
- Sousa W.P.** (1979a) Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*, **60**(6), 1225-1239.
- Sousa W.P.** (1979b) Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky inter-tidal algal community. *Ecological Monographs*, **49**(3), 227-254.
- Sousa W.P.** (1984a) Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology*, **65**(6), 1918-1935.
- Sousa W.P.** (1984b) The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 353-391.
- Sousa W.P.** (2001) Natural disturbance and the dynamics of marine benthic communities. In Bertness M.D., Gaines S.D. and Hay M.E. (eds) *Marine community ecology*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc., pp 85-130.
- Souza-Filho P.W.M., Lessa G.C., Cohen M.C.L., Costa F.R. and Lara R.J.** (2009) The Subsiding Macrotidal Barrier Estuarine System of the Eastern Amazon Coast, Northern Brazil. *Lecture Notes in Earth Sciences*, **107**, 347-375.
- Sveshnikov V.A.** (1985) The life-history of the polychaetes (Polychaeta). *Issledovaniya Fauny Morei*, **34**, 112-117.
- Tavares M.C.d.S., Furtado Júnior I., Souza R.A.L.d. and Brito C.S.F.d.** (2005) A pesca de curral no Estado do Pará. *Boletim Técnico-Científico do CEPNOR*, **5**(1), 115-139.
- Thiel M. and Kruse I.** (2001) Status of the Nemertea as predators in marine ecosystems. *Hydrobiologia*, **456**, 21-32.
- Tokeshi M. and Arakaki S.** (2012) Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia*, **685**(1), 27-47.
- Vovelle J.** (1965) Le tube de *Sabellaria alveolata* (L.). Annelide Polychete Hermellidae et son ciment: Étude écologique, expérimentale, histologique et histochimique. *Archives de zoologie expérimentale et generale*, **106**, 1-187.
- Warfe D.M., Barmuta L.A. and Wotherspoon S.** (2008) Quantifying habitat structure: surface convolution and living space for species in complex environments. *Oikos*, **117**(12), 1764-1773.

- Warren T.P.** (1966) The Pyramidellidae - moluscan parasites. *Tane*, **12**, 71-73.
- Wells R.M.G.** (1970) The feeding biology of *Sabellaria*. *Tane*, **16**, 131-134.
- Wilson D.P.** (1968) Settlement behaviour of larvae of *Sabellaria alveolata* (L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **48**(2), 387.
- Wilson D.P.** (1970) Additional observations on larval growth and settlement of *Sabellaria alveolata*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **50**(1), 1-31.
- Wilson D.P.** (1971) *Sabellaria* colonies at Duckpool, North Cornwall, 1961-1970. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom*, **51**(3), 509-580.
- Wilson D.P.** (1974) *Sabellaria alveolata* (L.) at Duckpool, North Cornwall, 1971-1972, with a note for May 1973. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **54**(2), 393-436.
- Wu J. and Loucks O.L.** (1995) From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *The Quarterly Review of Biology*, **70**(4), 439-466.
- Yates F.** (1934) The analysis of multiple classifications with unequal numbers in the different classes. *Journal of the American Statistical Association*, **29**(185), 51-66.

CAPÍTULO III

Macrofauna bentônica associada aos recifes de *Sabellaria wilsoni* (Polychaeta: Sabellariidae) na costa amazônica do Brasil: efeitos da morfologia dos agregados e de suas variações espaço-temporais



RESUMO

Os recifes de sabelarídeos são sistemas dinâmicos que podem apresentar diferentes morfologias, conforme o ciclo de colonização ou/de condições hidrodinâmicas e substrato de fixação. O presente trabalho comparou a estrutura da macrofauna associada a recifes de *Sabellaria wilsoni* com diferentes morfologias (plataforma e *ball-shaped structures*) e em distintas fases de desenvolvimento (recifes preservados, erodidos, muito erodidos e recuperados) na Ilha de Algodoal-Maiandeuá (costa norte do Brasil). Os recifes apresentaram fauna dissimilar em todas as fases estruturais, com presumíveis efeitos da morfologia e nível de exposição hidrodinâmica. A plataforma, em praia protegida, apresentou sedimento mais lamoso e com maiores proporções de matéria orgânica e feopigmentos, favorecendo grupos de substrato mole e comedores de depósito, como poliquetos. As *ball-shaped structures*, em praia exposta, apresentaram uma fauna mais densa e rica, típica áreas de substrato duro e costas expostas. Tanto os recifes quanto a fauna associada, sofreram efeitos das marcantes variações sazonais do clima. No período seco, os distúrbios causados pela erosão dos recifes favoreceram a fauna, devido à queda na densidade de seus construtores, diminuindo possíveis efeitos competitivos, e pelo aumento na complexidade do habitat, causado pela desestruturação das construções.

Palavras-chaves: bioconstruções, recifes de Sabellariidae, fauna associada, distúrbios naturais.

3.1. INTRODUÇÃO

Entre os organismos capazes de formar recifes biogênicos em zonas entremarés destacam-se os Sabellariidae, poliquetos epifaunais sedentários que vivem em tubos arenosos (Aguilar *et al.*, 2006). Suas bioconstruções são hábitat para diversos organismos bentônicos (Gore *et al.*, 1978, Porras *et al.*, 1996, Dubois *et al.*, 2002), os quais encontram nos recifes estrutura física estável, fonte de alimento e proteção contra fatores ambientais (energia das ondas, dessecação provocada pela exposição ao ar e sol, etc.) e biológicos (competição, predação etc.) (Gore *et al.*, 1978, Porras *et al.*, 1996).

As construções de sabelarídeos são sistemas dinâmicos que passam por diversas transformações morfológicas ao longo do ciclo de colonização no substrato, estando em constante crescimento, destruição e reconstrução, modulados principalmente pelas condições hidrodinâmicas, disponibilidade de substrato e biologia das espécies (Gruet, 1986). Os aglomerados de tubos podem ser pouco desenvolvidos, estabelecendo-se apenas como estruturas de aderência às rochas, o que ocorre em locais pouco favoráveis, como fundos lamosos ou locais com períodos curtos de imersão (Gruet, 1972a). Sob condições ideais de hidrodinâmica, extensão do substrato duro e disponibilidade grãos, as construções podem se estender centenas de metros a quilômetros (Gruet, 1972a). Os recifes bem desenvolvidos podem se apresentar como aglomerados de aspecto arredondado (*ball-shaped structures*), chamados por alguns de cogumelos, os quais, dependendo da proximidade dos elementos do substrato, podem coalescer e formar estruturas em barreira ou até mesmo grandes plataformas (Gruet, 1972a).

Estudos com recifes de *Sabellaria alveolata* em águas temperadas européias têm encontrado fauna diferenciada ao se comparar recifes com diferentes morfologias e/ou em distintos estágios de desenvolvimento (Gruet, 1971, Gruet, 1972b, Porras *et al.*, 1996, Dias & Paula, 2001, Dubois *et al.*, 2002, Dubois *et al.*, 2006, La Porta & Nicoletti, 2009). De forma

geral, *ball-shaped structures* apresentam fauna associada mais densa e rica quando comparadas com plataformas (Dubois *et al.*, 2002). Igualmente, construções erodidas e em fase de destruição são mais propícias para fauna que àquelas bem preservadas (Gruet, 1971, Gruet, 1972b, Porras *et al.*, 1996, Dubois *et al.*, 2002). Tais resultados têm sido associados, sobretudo, a maior disponibilidade e heterogeneidade de substrato e oxigenação no interior das construções (Dias & Paula, 2001, Dubois *et al.*, 2002) menos compactas, embora nenhuma variável ambiental tenha sido efetivamente mensurada.

Nos trópicos os recifes de sabelarídeos são pouco investigados e não existem descrições para ciclos de colonização das espécies e seus estágios morfológicos, tampouco sobre a influência destes na estrutura da fauna associada. Os estudos realizados, com poucas exceções, são apenas levantamentos pontuais de diversidade (Achary, 1969, De Leon-Gonzalez & Diaz Castaneda, 2006). No Brasil foram estudadas principalmente as associações de crustáceos em recifes de *P. caudata* (Micheletti-Flores & Negreiros-Fransozo, 1999, Bosa & Masunari, 2002a, Bosa & Masunari, 2002b), com poucas abordagens para toda a comunidade macrobentônica associada (Fausto-Filho & Furtado, 1970, Lomônaco *et al.*, 2012).

Na Ilha de Algodual-Maiandeuá (Costa Norte do Brasil) *Sabellaria wilsoni* Lana & Gruet, 1989 constrói extensos recifes sobre afloramentos rochosos em praias arenosas. As construções estão localizadas em áreas com diferente exposição à ação das ondas (praias exposta e protegidas) e condições de substrato (seixos, calhaus e matacões). Tais condições de substrato e hidrodinâmica propicia a existência de recifes com diferentes morfologias. Somado a isso, as edificações passam por ciclos constantes de destruição e reconstrução, associados às marcantes flutuações sazonais das condições hidrodinâmicas.

O recente estudo de Ataíde (2014) na Ilha de Algodual-Maiandeuá encontrou diferenças significativas na comunidade meiofaunística de diferentes tipos morfológicos de

recifes de *S. wilsoni*. Considerando-se a hipótese que a comunidade macrobentônica associada aos recifes de *S. wilsoni* também responde as suas diferentes morfologias, assim como as variações ambientais locais, o presente estudo teve como principais objetivos: i) descrever e comparar a estrutura da macrofauna associada a recifes de *S. wilsoni* com diferentes morfologias (plataforma e *ball-shaped structures*) e condições hidrodinâmicas (praia protegida e exposta); ii) avaliar as mudanças temporais na comunidade bentônica resultantes das variações da estrutura física dos recifes e das características ambientais.

3.2. MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1. Área de estudo

A ilha de Algodual-Maiandeuá (00°35'03" W e 00°38'29" S) está localizada na costa amazônica brasileira (Figura 3.1), sendo circundada por rios e canais estuarinos e banhada apenas ao norte pelo Oceano Atlântico. O clima da é tropical úmido com temperatura média anual em torno de 27,7°C, com pequena amplitude térmica ao longo do ano (até 5°C) (Martorano *et al.*, 1993). A precipitação pluviométrica anual varia entre 2300 a 2800 mm, com precipitação mensal da ordem de 1657 mm no período chuvoso (janeiro a julho) e de 487 mm no meses seguintes (período seco) (Moraes *et al.*, 2005).

A região possui regime de macromarés semi-diurnas, com amplitudes de 3,5 m (máres de quadratura) a 6-7 m (máres de sizígia) (Araujo da Silva *et al.*, 2009). Nas praias oceânicas da ilha as correntes são da ordem de 1 a 2 m.s⁻¹ com caráter bidirecional e as ondas têm em média 1 m de altura (Silva *et al.*, 2011a) . As praias têm extensas zonas de mediolitoral (de 200 a 500 m)(Rosa Filho *et al.*, 2011) e na porção inferior onde existem afloramentos rochosos ocorrem os recifes de *Sabellaria wilsoni*.

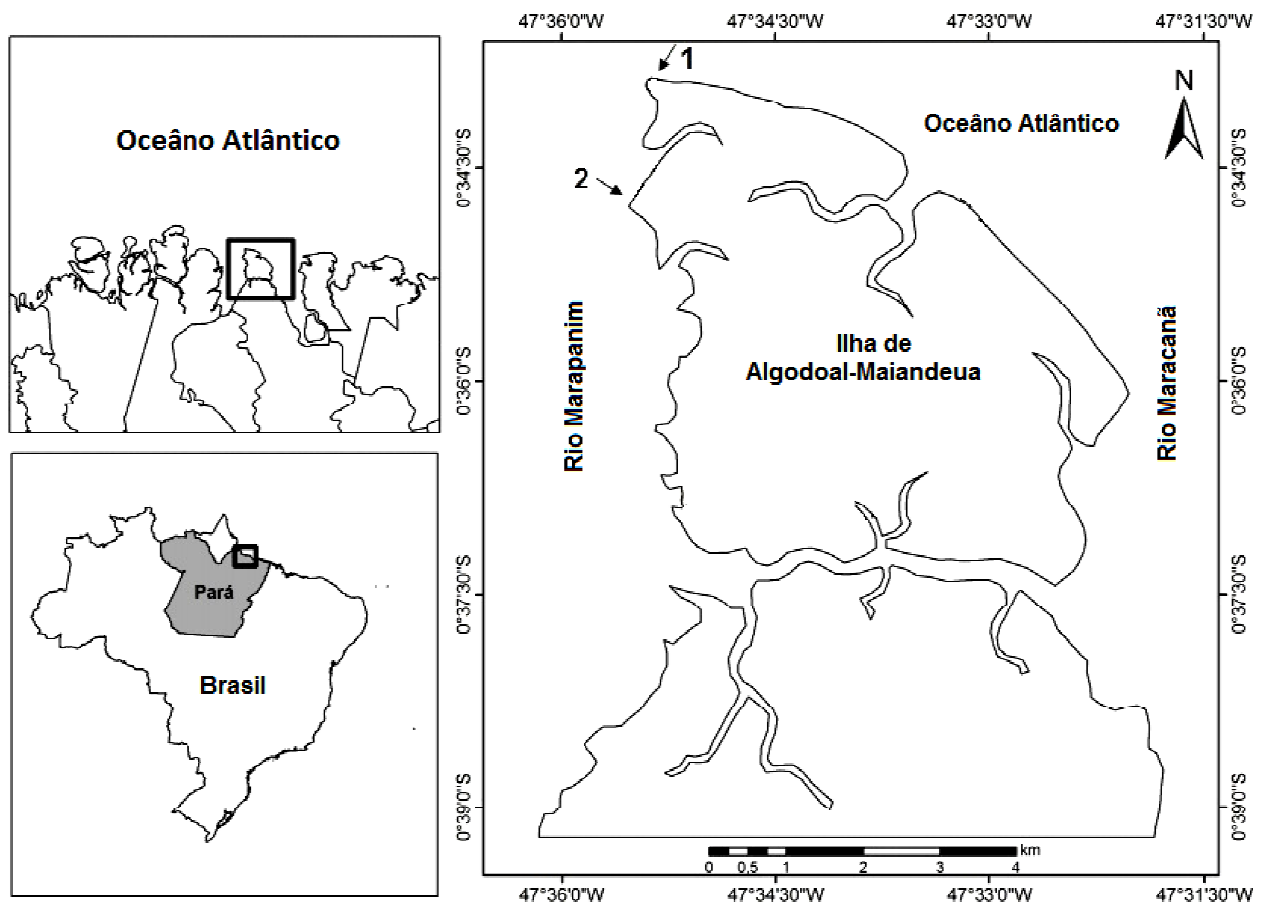


Figura 3.1. Área de estudo, Ilha de Algodão-Maiandeu, nordeste do Estado do Pará, costa amazônica do Brasil. Localização dos recifes de *Sabellaria wilsoni*: (1) *ball-shaped structures*; (2) plataforma.

3.2.2. Amostragem

As amostragens ocorreram em duas áreas de recifes (Figura 3.1) localizadas em praias arenosas da ilha onde as construções de *S. wilsoni* têm diferentes morfologias (Figura 3.2). Na praia da Princesa (exposta do tipo dissipativa) que é voltada para o oceano, os recifes estão implantados sobre íngremes matacões intercalados por áreas arenosas e evoluem até formar densas *ball-shaped structures*. Estas são ambientes visivelmente mais expostos às ondas e sobre um nível mais elevado em relação à praia, tendo provavelmente menor tempo de submersão. Na praia da Caixa D'Água (um terraço de maré-baixa) que é voltada para o continente e protegida da ação direta de ondas, os recifes crescem sobre extensas áreas de fragmentos rochosos e a proximidade dos elementos do substrato

permite, além da sobreposição de tubos, a união de *ball-shaped structures* dando origem a uma extensa plataforma (altura de até 50 cm e área aproximada de 900 m²).

Os recifes foram amostrados trimestralmente (duas coletas no período seco - setembro e dezembro de 2008; duas no período chuvoso - junho de 2008 e março de 2009). As amostragens aconteceram em diferentes estados de conservação dos recifes, sendo considerados: (i) preservados (junho/2008) - recifes bem desenvolvidos em extensão e altura, com praticamente todo o substrato rochoso recoberto por tubos fortemente aderidos (Figura 3.2 A e E); (ii) erodidos (setembro/2008) - construções visivelmente erodidas, com aumento do número de fissuras e início do desprendimento de conglomerados do substrato (Figura 3.2 B e F); (iii) muito erodidos (dezembro/2008) - recifes parcialmente destruídos e a maior parte dos conglomerados desprendido do substrato (Figura 3.2 C e G); e (iv) em recuperação (março/2009) - área com novas construções fixadas sobre o substrato primário (rocha) ou sobre recifes antigos (Figura 3.2 D e H).

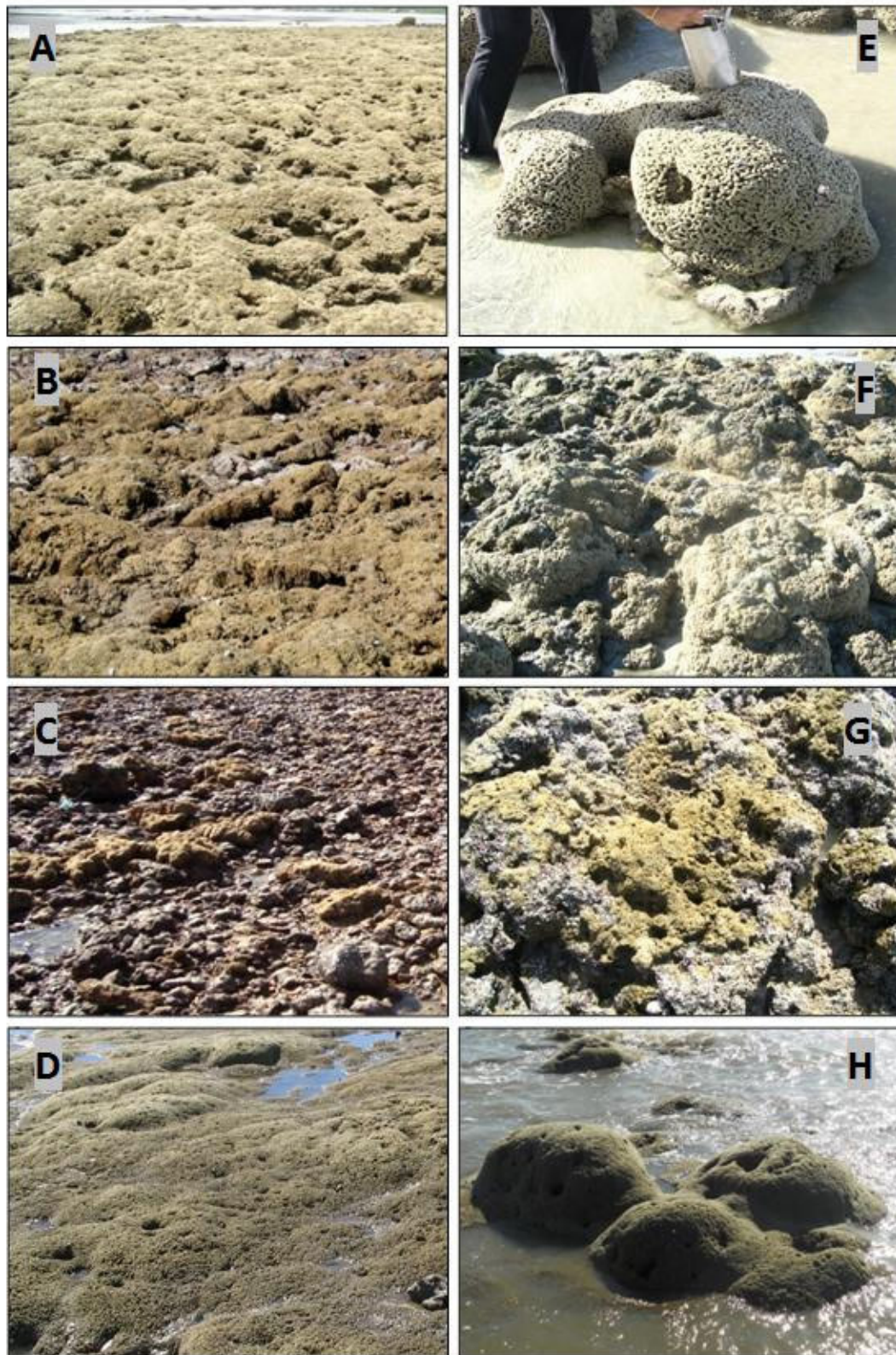


Figura 3.2. Recifes de *Sabellaria wilsoni* com diferentes morfologias – plataforma (A-D) e *ball-shaped structures* (E-H); e estados de conservação – preservados (A e E), erodidos (B e F), muito erodidos (C e G) e em recuperação (D e H).

Nos recifes foram determinados dois transectos perpendiculares à linha da praia, nos quais foram delimitadas duas subáreas amostrais, uma mais próxima da água (cerca 5 m) e outra mais afastada (cerca 10 m), como forma de garantir a amostragem por toda a extensão dos recifes. Em ocasião de coleta foram retiradas por subárea, quatro amostras para a análise da macrofauna (total de 16 amostras por recife) com um amostrador cilíndrico (10 cm de diâmetro e 40 cm de altura). Durante a coleta cada amostra teve seu volume e altura (do topo até a base fixada ao substrato) aferidos. Posteriormente, o material coletado foi fixado em formalina salina a 4%, tamponada com tetraborato de sódio. Em cada subárea, coletaram-se ainda, uma amostra para a caracterização granulométrica e determinação do percentual de matéria orgânica (utilizando-se o mesmo amostrador da macrofauna) e uma amostra para a determinação do teor de clorofila-*a* e feopigmentos (utilizando-se uma seringa de 0,94 cm² enterrada a 2 cm no substrato). Após coletadas, essas amostras foram resfriadas em campo e posteriormente congeladas em laboratório.

Em laboratório as amostras de macrofauna foram desintegradas sob água corrente, passados por malha de nylon de 0,3 mm de abertura e triadas sob microscópio estereoscópico. Sempre que possível, os organismos foram classificados em grupos funcionais, levando em conta os modos de alimentação (Fauchald & Jumars, 1979) e sua distribuição espacial no recife: epifauna sésil (que ocupam superfícies do recife); endofauna (tubícolas e organismos associados ao sedimento que é capturado dentro dos recifes); fauna de fendas (formas móveis menos ativas, que habitam cavidades profundas no recife); vágeis diversos (móveis que habitam a superfície e/ou movem-se entre as cavidades dos recifes). A classificação espacial dos organismos foi feita com base nas observações de campo e laboratório e adaptações de literatura pertinente (Gruet, 1971, Gherardi & Cassidy, 1994).

Para a granulometria, as amostras foram previamente tratadas (secas em estufa, desagregadas e livres de matéria orgânica) (Naylor & Viles, 2000) e submetidas à análise em granulômetro a laser (marca Fritsch, modelo Analysette 22), com escala de leitura de 0,04 μm a 200 μm . As concentrações de clorofila-*a* e feopigmentos foram determinadas utilizando o protocolo de Lorenzen (1967).

São apresentados dados mensais de salinidade da água superficial, medidos durante a maré enchente na água superficial da praia onde se encontrava o recife em plataforma, além de dados climatológicos (temperatura do ar, precipitação pluviométrica, velocidade e direção dos ventos) referentes à estação meteorológica (Instituto Nacional de Meteorologia - INMET- Brasil) do Município de Salinópolis (cerca de 20 km da área de estudo).

3.2.3. Análise de dados

Foi calculada para cada amostra biológica a densidade (ind. L^{-1}), riqueza (n° táxons), diversidade (índice de Simpson, λ^{-1}) e equitatividade (índice de J' de Pielou). Esses descritores foram comparados entre recifes, períodos climáticos e estados de conservação através de análises de variância (ANOVA) tri-fatorial, acompanhado do teste de contraste de médias (Tukey), sempre que a hipótese nula foi rejeitada. A ANOVA seguiu um modelo hierárquico/ortogonal (Underwood, 1996), onde tipo de recife (*Plataforma* e *ball-shaped structures*), período climático (seco e chuvoso) e estado de conservação dos recifes (preservados, erodidos, muito erodidos e recuperação) foram fatores fixos. O estado de conservação dos recifes foi aninhado no período climático, por serem distintos dentro de cada período: chuvoso (preservado e recuperação) e seco (erodidos e muito erodidos). A densidade de *S. wilsoni* foi analisada separadamente da macrofauna, sendo testada quanto aos mesmos tratamentos. Anterior a ANOVA foi testada a normalidade da distribuição dos

dados (teste de Shapiro-Wilk) e a homocedasticidade das variâncias (teste de Cochran). Quando necessário os dados foram transformados por $\log. (x+1)$ (Clarke & Warwick, 1994).

Para representar e comparar a estrutura da comunidade nos diferentes tratamentos foi utilizada a análise de ordenamento (*Nonmetric Multidimensional Scaling* - NMDS) e de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) (Anderson, 2005), respectivamente. O design da PERMANOVA seguiu o mesmo citado para ANOVA. As análises foram baseadas em matrizes de similaridade, utilizando-se o índice de Bray Curtis, a partir de valores de densidade média por táxon, transformados por raiz quarta. Utilizou-se a rotina *Similants Percentage* (SIMPER) (Clarke & Warwick, 1994) para identificar os táxons mais importantes para os agrupamentos identificados.

Dados ambientais foram analisados utilizando *Principal Components Analysis* (PCA; *Euclidian distance*). Para identificar as variáveis ambientais mais bem relacionadas com os padrões faunísticos foi aplicada a Análise de Correspondência Canônica (CCA). Para estas análises os dados abióticos foram padronizados e logaritimizados e os bióticos transformados por raiz quarta. Anterior as análises, foram testadas colinearidades entre as variáveis abióticas, excluindo-se aquelas fortemente correlacionadas ($r_s \geq 0,80$) (Clarke & Warwick, 1994). Pelo seu papel como construtor e como boa indicadora das condições de conservação dos recifes, a densidade de *Sabellaria wilsoni* foi utilizada como variável preditora na PCA e CCA.

Para os testes univariados foi utilizado o pacote STATISTICA 8.0 e para os multivariados o PRIMER 6.1.13/PERMANOVA+ 1.0.3 e PAST 2.16. Para todas as análises considerou-se um nível de significância de $\alpha = 0,05$ (significativo) e $\alpha = 0,01$ (altamente significativo).

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Características ambientais

As maiores taxas de precipitação pluviométrica e os menores valores de temperatura e salinidade foram registrados no período chuvoso (Tabela 3.1). No período seco, além da diminuição da precipitação e aumento da salinidade, observou-se aumento da intensidade e mudança na direção predominante dos ventos, que passou de nordeste para leste (Tabela 3.1). Durante os meses de erosão máxima (setembro a novembro) dos recifes, os ventos alcançaram as maiores intensidade, com médias de 4.0 a 4.2 m.s⁻² e máximas de até 7.2 m.s⁻².

Tabela 3.1. Variáveis ambientais registradas na Ilha de Algodoal-Maiandeuá (Brasil) entre maio de 2008 e abril de 2009. (*) meses de amostragem. ¹Total mensal acumulado; ²Média mensal ($\pm$ SE).

Período climático/Mês			Precipitação ¹ (mm)	Temperatura ² (°C)	Salinidade	Ventos		
						Direção predominante	Velocidade (m.s ⁻¹)	Máximo (m.s ⁻¹)
2008	Chuvoso	Maio	456	26,4±0,1	14	NE	1,5±0,1	4,7
		Junho*	278	26,9±0,1	18	NE	1,6±0,1	4,5
		Julho	273	27,8±0,1	27	NE	2,3±0,1	5,9
	Seco	Agosto	77	28,0±0,1	30	E	3,5±0,1	6,9
		Setembro*	17	28,7±0,1	30	E	4,0±0,1	7,2
		Outubro	32	29,0±0,1	35	E	4,2±0,1	7,2
		Novembro	0	29,6±0,1	33	E	3,9±0,1	6,3
		Dezembro*	28	29,3±0,1	34	E	3,6±0,1	6,3
2009	Chuvoso	Janeiro	173	27,0±0,1	24	NE	3,1±0,1	6,0
		Fevereiro	603	26,4±0,1	15	NE	2,2±0,1	5,1
		Março*	527	26,5±0,1	11	NE	2,3±0,1	6,0

3.3.2. Características dos recifes

Os recifes foram formados predominantemente por areia, com proporções sempre acima de 80% (Tabela 3.2). Em geral, o recife em plataforma apresentou agregados com maior altura e volume, menor tamanho de grãos devido as maiores proporções de silte e argila, além de os maiores conteúdos de matéria orgânica e feopigmentos. As *ball-shaped structures* foram mais arenosas e com as maiores concentrações de clorofila-a (Tabela 3.2).

Para as ocasiões de coleta, observamos que em média, durante o período seco (estado erodido e muito erodido) ocorreram as maiores proporções de finos (silte e argila) e concentrações de matéria orgânica (Tabela 3.2). No período chuvoso (estado preservado e recuperação), foram maiores as proporções de areia.

Tabela 3.2. Características dos recifes de *Sabellaria wilsoni* com diferentes morfologias e nos diferentes estados de conservação estrutural na Ilha de Algodão-Maiandeuá (Brasil).

Variáveis	Chuvoso Preservado		Seco Erodido		Seco Muito erodido		Chuvoso Recuperação	
	Plataforma	Ball	Plataforma	Ball	Plataforma	Ball	Plataforma	Ball
Média - tamanho do grão (ϕ)	2,7 $\pm$ 0,5	2,4 $\pm$ 0,5	3,1 $\pm$ 0,2	2,4 $\pm$ 0,2	2,9 $\pm$ 0,5	2,4 $\pm$ 0,2	2,3 $\pm$ 0,1	2,3 $\pm$ 0,1
Areia (%)	86,6 $\pm$ 2,5	90,9 $\pm$ 0,1	81,5 $\pm$ 2,3	90,4 $\pm$ 1,5	84,5 $\pm$ 2,9	90,8 $\pm$ 0,9	93,0 $\pm$ 0,7	93,8 $\pm$ 0,9
Silte (%)	9,0 $\pm$ 2,2	5,9 $\pm$ 0,7	13,9 $\pm$ 2,0	6,9 $\pm$ 1,1	11,3 $\pm$ 2,4	5,8 $\pm$ 1,0	9,9 $\pm$ 0,5	4,2 $\pm$ 0,8
Argila (%)	4,3 $\pm$ 0,9	3,2 $\pm$ 0,4	4,7 $\pm$ 0,4	2,8 $\pm$ 0,4	4,4 $\pm$ 0,7	3,4 $\pm$ 0,3	2,1 $\pm$ 0,2	2,2 $\pm$ 0,2
Altura (cm)	13,3 $\pm$ 1,3	9,5 $\pm$ 0,7	14,6 $\pm$ 1,3	12,8 $\pm$ 1,4	12,7 $\pm$ 1,0	11,7 $\pm$ 0,7	12,3 $\pm$ 1,2	4,9 $\pm$ 0,3
Volume (L)	0,8 $\pm$ 0,1	0,5 $\pm$ 0,1	0,9 $\pm$ 0,1	0,71 $\pm$ 0,1	0,8 $\pm$ 0,1	0,8 $\pm$ 0,1	0,9 $\pm$ 0,1	0,3 $\pm$ 0,0
Matéria orgânica (%)	1,3 $\pm$ 0,5	1,2 $\pm$ 0,3	1,3 $\pm$ 0,2	1,2 $\pm$ 0,1	1,3 $\pm$ 0,3	1,2 $\pm$ 0,2	1,2 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0,2
Clorofila- <i>a</i> ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	24,7 $\pm$ 1,8	26,1 $\pm$ 6,2	22,8 $\pm$ 7,6	32,50 $\pm$ 2,9	16,8 $\pm$ 6,1	20,2 $\pm$ 4,6	1,8 $\pm$ 0,6	19,5 $\pm$ 10,1
Feopigmentos ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	13,1 $\pm$ 2,2	8,4 $\pm$ 2,5	15,3 $\pm$ 5,7	3,5 $\pm$ 2,3	6,86 $\pm$ 1,0	6,6 $\pm$ 1,3	6,8 $\pm$ 4,5	0,1 $\pm$ 0,0

3.3.3. Densidade dos construtores

A densidade de *Sabellaria wilsoni* variou significativamente entre os períodos climáticos ($F=145,01$; $p<0,001$), mas não entre os tipos de recifes ($F=0,01$; $p=0,98$) e estados de conservação ($F=0,07$; $p=0,93$). Ocorreu interação significativa entre os fatores tipo de recife e estado de conservação (aninhado ao período) ($F=4,14$; $p=0,02$). As maiores densidades de construtores foram observadas no período chuvoso, quando as construções estavam preservadas ou em recuperação. O processo erosivo levou à redução significativa na densidade de construtores (Tabela 3.3).

Tabela 3.3. Densidade média ($\pm$ SD) de *Sabellaria wilsoni* para recifes com diferentes morfologias e nos diferentes estados de conservação estrutural na Ilha de Algodão-Maiandeuá (Brasil). As médias com diferentes sobrescritos diferem significativamente ($p<0,05$), onde $A\neq B$ (comparações entre recifes) e $a\neq b$ (comparações entre estados de conservação dentro de cada recife).

Recife	Chuvoso Preservado	Seco Erodido	Seco Muito erodido	Chuvoso Recuperação
Plataforma	2258,0 $\pm$ 319,3Aa	748,9 $\pm$ 154,1Ab	343,8 $\pm$ 85,4Ab	1128,1 $\pm$ 241,4Aab
Ball	3335,0 $\pm$ 726,0Aa	1322,6 $\pm$ 727,0Aa	266,9 $\pm$ 98,5Ab	1386,7 $\pm$ 3123,9Aa

3.3.4. Análise de Principais Componentes (PCA)

Os dois primeiros eixos da PCA explicaram 71% da variação dos dados (eixo 1 = 47%; eixo 2 = 24%). Observamos separação de amostras de diferentes tipos de recifes, em extremos opostos do eixo 1 e de períodos climáticos, para extremos opostos do eixo 2 (Figura 3.3). Amostras da plataforma foram mais bem associadas à altura e volume dos agregados, maiores proporções de finos (silte e argila), matéria orgânica e feopigmentos. Nas *ball-shaped structures* a proporção de areia foi a característica que mais distinguiu suas amostras. O período chuvoso (estado preservado e recuperação) esteve associado a altas densidades de *S. wilsoni* e de proporções de areia, sobretudo no recife em cogumelo no seu estado de recuperação. No seco (condições de erosão), ocorreram amostras com menores densidades de *S. wilsoni*, mais finos, matéria orgânica e feopigmentos (Figura 3.3).

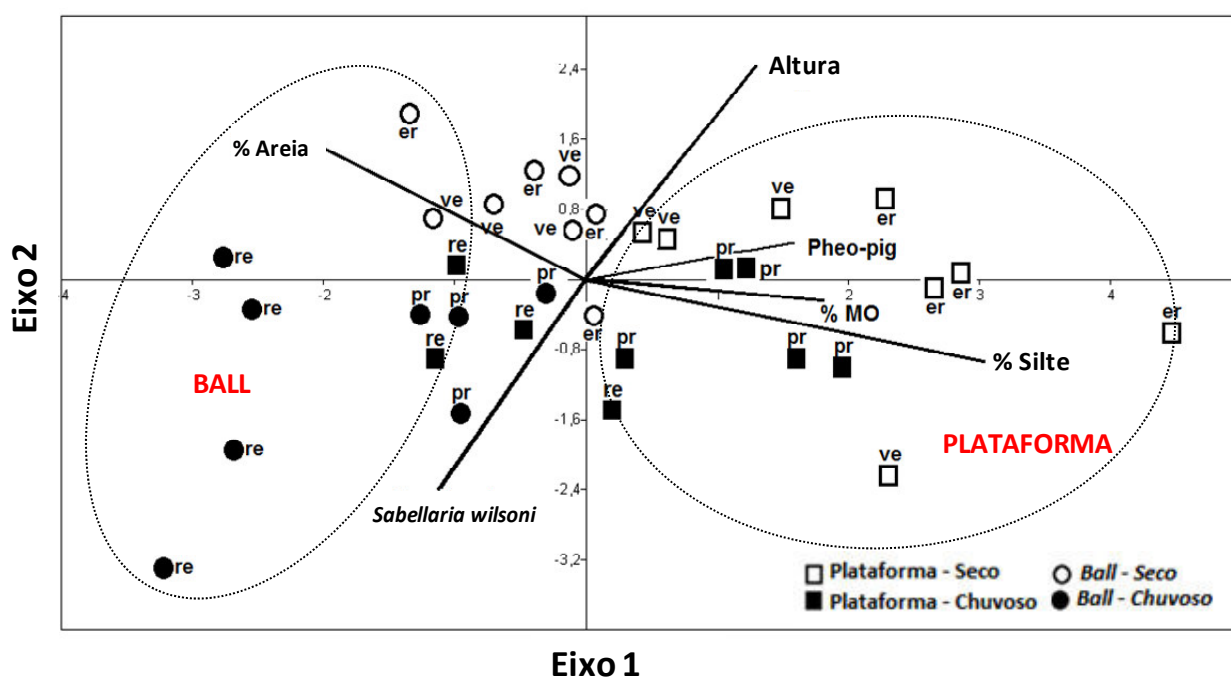


Figura 3.3. Análise de ordenação de componentes principais (PCA). O eixo 1 (*eigenvalue* = 2,8) e o eixo 2 (*eigenvalue*=1,5) explicam 47% e 24% da variação dos dados, respectivamente. São indicados os tipos de recifes e seus diferentes estados de conservação: pr = preservado; er = erodido; ve= muito erodido; e re= recuperação. MO= % matéria orgânica; Pheo-pig = concentração de feopigmentos.

3.3.5. Macrofauna associada

Composição taxonômica e funcional

Foram identificados 127 táxons, sendo a maioria destes Annelida (40 táxons), Mollusca (35 táxons) e Crustacea (33 táxons) (Apêndice 3.1). Embora a maior parte dos táxons registrados (78 espécies) tenha ocorrido em ambos os recifes, sua distribuição foi distinta em cada tipo morfológico. Observamos em geral, que anelídeos foram mais abundantes no recife em plataforma do que nas *ball-shaped structures*, onde a participação de crustáceos, moluscos e anêmonas fora sempre mais expressiva (Tabela 3.4 and 3.5). O processo de erosão levou ao aumento na abundância de crustáceos e/ou moluscos, principalmente na plataforma (Tabela 3.5). No período de recuperação, anelídeos foram abundantes em ambos os recifes (Tabela 3.4).

Tabela 3.4. Distribuição dos táxons da macrofauna associada a recifes de *Sabellaria wilsoni* na Ilha de Algodão-Maiandeuá (Brasil) em diferentes grupos taxonômicos e estratégias ecológicas. São apresentados o número de táxons e a participação relativa (%) de cada categoria na abundância total.

Categoria	Chuvoso		Seco		Seco		Chuvoso	
	Preservado		Erodido		Muito erodido		Recuperação	
Grupo taxonômico	Plataforma	Ball	Plataforma	Ball	Plataforma	Ball	Plataforma	Ball
Crustacea	16 (27%)	16 (97%)	13 (33%)	16 (73%)	21 (35%)	15 (26%)	9 (3%)	12 (7%)
Annelida	22 (47%)	18 (1%)	23 (48%)	13 (12%)	29 (47%)	23 (15%)	17 (59%)	19 (51%)
Mollusca	8 (4%)	10 (1%)	7 (17%)	9 (10%)	17 (17%)	19 (54%)	12 (22%)	12 (19%)
Outros	5 (22%)	9 (1%)	8 (2%)	8 (6%)	8 (1%)	13 (5%)	3 (16%)	6 (23%)
Distribuição espacial								
Endofauna	29 (52%)	21 (2%)	29 (45%)	16 (10%)	42 (58%)	37 (56%)	21 (70%)	23 (60%)
Epifauna séssil	4 (11%)	9 (1%)	4 (3%)	7 (8%)	4 (1%)	8 (6%)	3 (21%)	6 (29%)
Fendas	9 (2%)	11 (1%)	11 (11%)	13 (5%)	14 (5%)	10 (5%)	7 (1%)	7 (1%)
Vágeis	9 (35%)	11 (96%)	7 (41%)	10 (77%)	15 (36%)	15 (33%)	10 (8%)	13 (10%)
Alimentação								
Carnívoros	11 (31%)	9 (1%)	11 (44%)	10 (13%)	15 (6%)	16 (12%)	12 (18%)	12 (20%)
Suspensívoros	10 (24%)	17 (2%)	12 (30%)	14 (12%)	14 (20%)	18 (50%)	9 (18%)	13 (19%)
Comedores de depósito	20 (17%)	16 (82%)	18 (11%)	17 (69,5%)	28 (51,5%)	21 (29%)	13 (8%)	16 (1,5%)
Onívoros	8 (27%)	9 (1%)	7 (14%)	3 (1%)	10 (19%)	10 (8%)	5 (52%)	5 (50%)
Outros	2 (1%)	2 (14%)	3 (1%)	2 (4,5%)	8 (3,5%)	5 (1%)	2 (4%)	3 (9,5%)

A endofauna foi a mais rica em ambos os recifes, sendo que a maior representatividade do grupo na abundância ocorreu sempre na plataforma (Tabela 3.4). Nas

ball-shaped structures a riqueza de formas epifaunais foi maior. Na plataforma a erosão levou a um aumento na participação da fauna de móvel e de fendas. Nas *ball-shaped structures*, ocorreu uma redução na densidade da fauna móvel e incremento na fauna de fendas e endofauna. Quanto a estratégia alimentar, os táxons foram principalmente comedores de depósito, seguido por carnívoros e filtradores, esses últimos mais ricos nas *ball-shaped structures* (Tabela 3.6). No estado muito erodido comedores de depósito foram os mais abundantes na plataforma e filtradores nas *ball-shaped structures* (Tabela 3.6).

Cerca de 20 espécies estiveram entre as mais representativas da macrofauna (Tabela 3.5). No recife em plataforma, o táxon mais abundante foi sempre um poliqueto (*Alitta succinea*, *Capitella* sp., *Eulallia viridis*). Nas *ball-shaped structures* o anfípode *Elasmopus rapax* foi dominante durante o estado preservado e erodido, seguido por outros crustáceos, moluscos ou anêmonas. Durante o estado de recuperação *A. succinea*, a anêmona *Bunodosoma cangicum* e o bivalve *Cyrtopleura costata*, estiveram entre os dominantes em ambos os recifes.

Descritores das associações

A abundância e a diversidade de organismos da macrofauna foram afetadas pela morfologia dos recifes e pelas modificações estruturais ocorridas nas construções (Figura 3.4 e Tabela 3.6). As *ball-shaped structures* foram mais ricas e densas que a plataforma nos estado preservado e de recuperação (Figura 3.4), com diferença significativa para riqueza em ambas as ocasiões e para densidade apenas no estado preservado. A plataforma foi significativamente mais diversa e equitativa do que as *ball-shaped structures* no estado preservado (Tabela 3.6, Figura 3.4). A alta densidade de organismos, assim como a baixa diversidade e equitativa, nas *ball-shaped structures* foi resultado dos picos de abundância de *E. rapax* (Tabela 3.6).

Tabela 3.5. Ranque com os cinco táxons mais abundantes (e com participação > que 1% na abundância total) da macrofauna associada a recifes de *Sabellaria wilsoni* com diferentes morfologias e estados de conservação estrutural na Ilha de Algodão-Maiandeu (Brasil).

Preservado					
Plataforma	Abundância	%	Ball	Abundância	%
<i>Alitta succinea</i>	155	14,8	<i>Elasmopus rapax</i>	32629	79,4
<i>Corophium</i> sp.	151	14,4	<i>Quadrimeaera miranda</i>	6498	15,8
<i>Eulalia viridis</i>	132	12,6	Mytillidae	307	1,0
Nemertea	103	9,8			
<i>Capitella</i> sp.	89	8,5			
Erodido					
Plataforma	Abundância	%	Ball	Abundância	%
<i>Eulalia viridis</i>	513	29,6	<i>Elasmopus rapax</i>	7225	68,9
<i>Hiatella arctica</i>	172	9,9	<i>Bunodosoma cangicum</i>	598	5,7
<i>Petrolisthes armatus</i>	151	8,7	<i>Parhyale</i> sp.	409	3,9
<i>Alitta succinea</i>	104	6,0	<i>Petrolisthes armatus</i>	388	3,7
<i>Capitella</i> sp.	88	5,1	<i>Cyrtopleura costata</i>	304	2,9
Muito erodido					
Plataforma	Abundância	%	Ball	Abundância	%
<i>Capitella</i> sp.	7854	32,0	<i>Hiatella arctica</i>	2149	18,9
<i>Elasmopus rapax</i>	4880	19,9	<i>Elasmopus rapax</i>	1528	13,4
<i>Hiatella arctica</i>	3921	16,0	<i>Cyrtopleura costata</i>	1094	9,6
<i>Petrolisthes armatus</i>	982	4,0	<i>Sphenia fragilis</i>	910	8,0
<i>Syllis garciai</i>	828	3,4	<i>Paradella diana</i>	848	7,5
Recuperação					
Plataforma	Abundância	%	Ball	Abundância	%
<i>Alitta succinea</i>	939	50,1	<i>Alitta succinea</i>	2198	41,8
Mytillidae	171	10,4	<i>Bunodosoma cangicum</i>	766	14,6
<i>Bunodosoma cangicum</i>	175	9,3	Actiniaria sp.	466	8,9
Nemertea	85	4,8	<i>Hiatella arctica</i>	363	6,9
<i>Cyrtopleura costata</i>	80	4,0	<i>Cyrtopleura costata</i>	306	5,8

Na comparação entre períodos climáticos, para nenhum descritor foi observada diferença significativa (Tabela 3.6). Entre as condições de conservação, no recife em plataforma a maior abundância e número de táxons foram observados no estado muito erodido, mas com diminuição nos índices de diversidade (Figura 3.4). Contrariamente, nas *ball-shaped structures* o início da erosão resultou em queda na abundância, mas com aumento na diversidade (Figura 3.4). A maior riqueza em ambos os recife foi observada durante o estado muito erodido. Na condição de recuperação houve queda na riqueza de táxons em ambos os recifes e na densidade de organismos na plataforma (Figura 3.4).

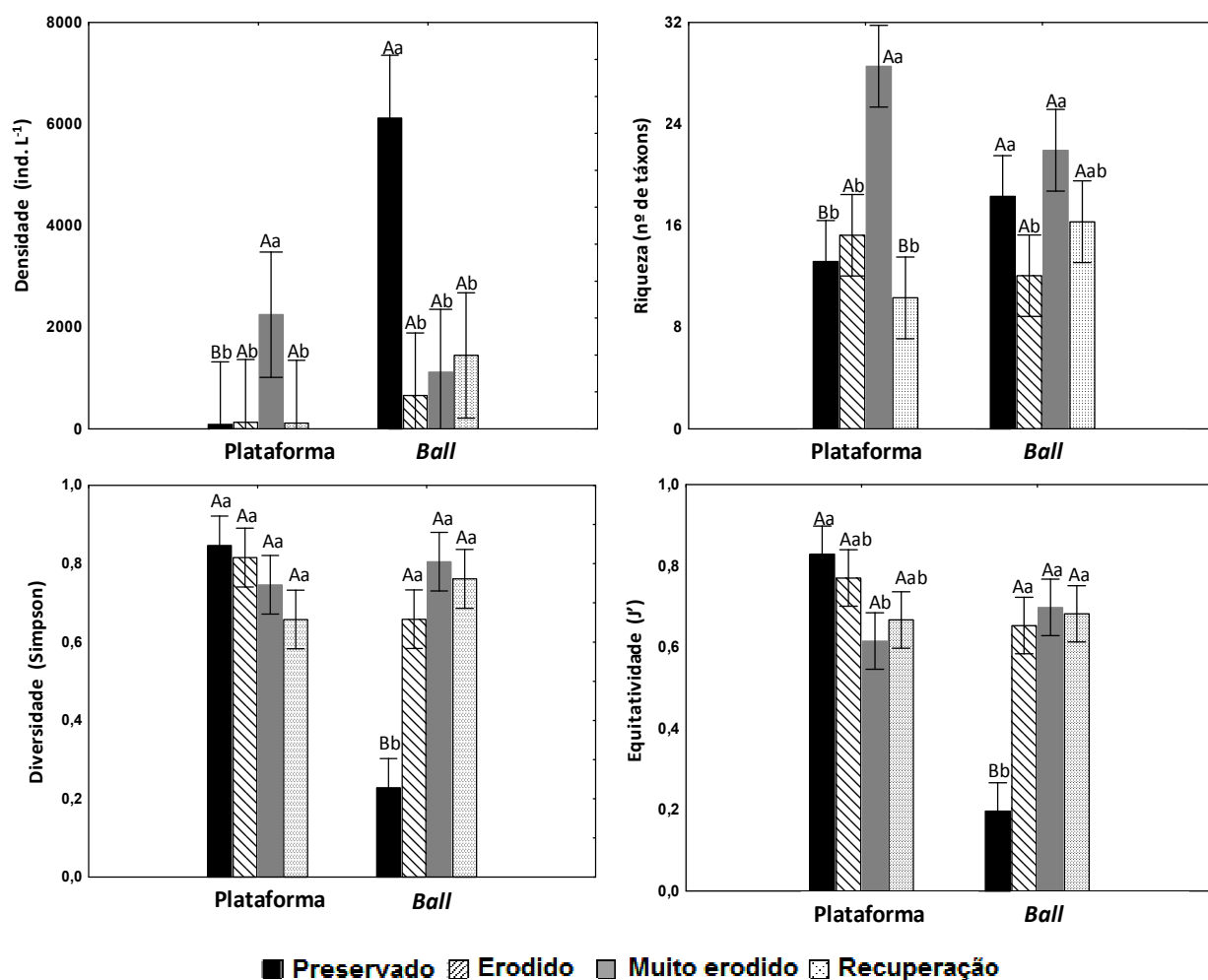


Figura 3.4. Descritores biológicos (média $\pm$ erro padrão) da macrofauna associada a recifes de *Sabellaria wilsoni* com diferentes morfologias e estados de conservação estrutural na Ilha de Algodão-Maiandeuá (Brasil). Densidade (A), riqueza (B), diversidade (C) e equitatividade (D). As letras acima das barras indicam o resultado dos testes de contraste de média, sendo que A $\neq$ B (comparações entre recifes) e a $\neq$ b (comparações entre estados de conservação dentro de cada recife), significativamente ($p < 0,05$).

Tabela 3.6. Resultados das análises de variância tri-fatorial para os descritores biológicos, utilizando o tratamento tipo de recife, período climático e estado de conservação aninhado no período.

Fonte de variação	Densidade (ind. L ⁻¹)		Riqueza (número de táxons)		Diversidade (D)		Equitatividade (J')	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Recife	10,6	0,004*	3,66	0,196	12,69	0,000**	11,93	0,000**
	Ball>Plataforma		Ball>Plataforma		Plataforma>Ball		Plataforma>Ball	
Período climático	0,01	0,933	0,52	0,547	1,89	0,302	1,12	0,401
Conservação (Período)	25,55	0,000**	21,36	0,000**	13,61	0,000**	11,91	0,000**
	PLAT: Ve>Pr≈Er≈Re		PLAT: Ve>Pr≈Er≈Re		PLAT: Pr≈Er≈Ve≈Re		PLAT: Pr≈Er≈Re>Ve≈Er≈Re	
	BALL: Pr>Ve≈Er≈Re		BALL: Ve≈Pr≈Re>Er≈Re		BALL: Ve≈Re≈Er>Pr		BALL: Ve≈Re≈Er>Re	
Recife x Período	8,63	0,099	74,20	0,013*	0,32	0,628	0,74	0,480
Recife x Conservação (Período)	8,02	0,004*	0,28	0,755	50,36	0,000**	46,62	0,000**

** resultados altamente significativos * resultados significativos; PLAT= Plataforma; BALL= Ball-shaped structures; Pr=Preservado; Er=Erodido; Ve= Muito erodido; Re= Recuperação

Estrutura das assembléias

A estrutura da comunidade macrobentônica foi influenciada por todos os fatores considerados (tipo de recife, período climático e estados de conservação das construções), com interação significativa entre estes (Tabela 3.7). A fauna dos recifes em plataforma e *ball-shaped structures* foi distinta em todos os estados de conservação (Figura 3.5 e Tabela 3.7). As assembléias também sofreram modificações significativas dentro de cada recife, com diferenças entre estados de conservação e períodos climáticos (Figura 3.5 e Tabela 3.7).

Confirmando os padrões de abundância, na condição preservada, seis espécies de poliquetos foram responsáveis por mais de 70% da similaridade entre as amostras do recife em plataforma, incluindo os poliquetos endofaunais sedentários *Capitella* sp., *Mediomastus* sp. e *Heteromastus* sp. (Tabela 3.7). Nas *ball-shaped structures* contribuíram para similaridade principalmente crustáceos, mexilhões e anêmonas, além de poliquetos errantes (*A. succinea*, *Nereis oligohalina* e *E. viridis*) (Tabela 3.7). Nas ocasiões de erosão houve um expressivo aumento na participação da fauna vágil/fendas, como de isópodes (por exemplo, *Excirolana bicornis*, *Paradella diana*, *Valedoscia* sp.), caranguejos e anomuros (por exemplo, *Pachycheles greeleyi*, *Petrolisthes armatus*, *Panopeus americanus*, *Panopeus rugosus*) e poliquetos errantes (por exemplo, *E. viridis*, *Lepidonotus* sp., *Syllis garciai* e *N. oligohalina*) (Tabela 3.8). Em ambos os recifes, o estado de recuperação foi marcado pela constância e abundância do poliqueto *A. succinea*, anêmonas (*B. cangicum* e *Actiniaria* sp.) e bivalves Mytillidae (Tabela 3.8).

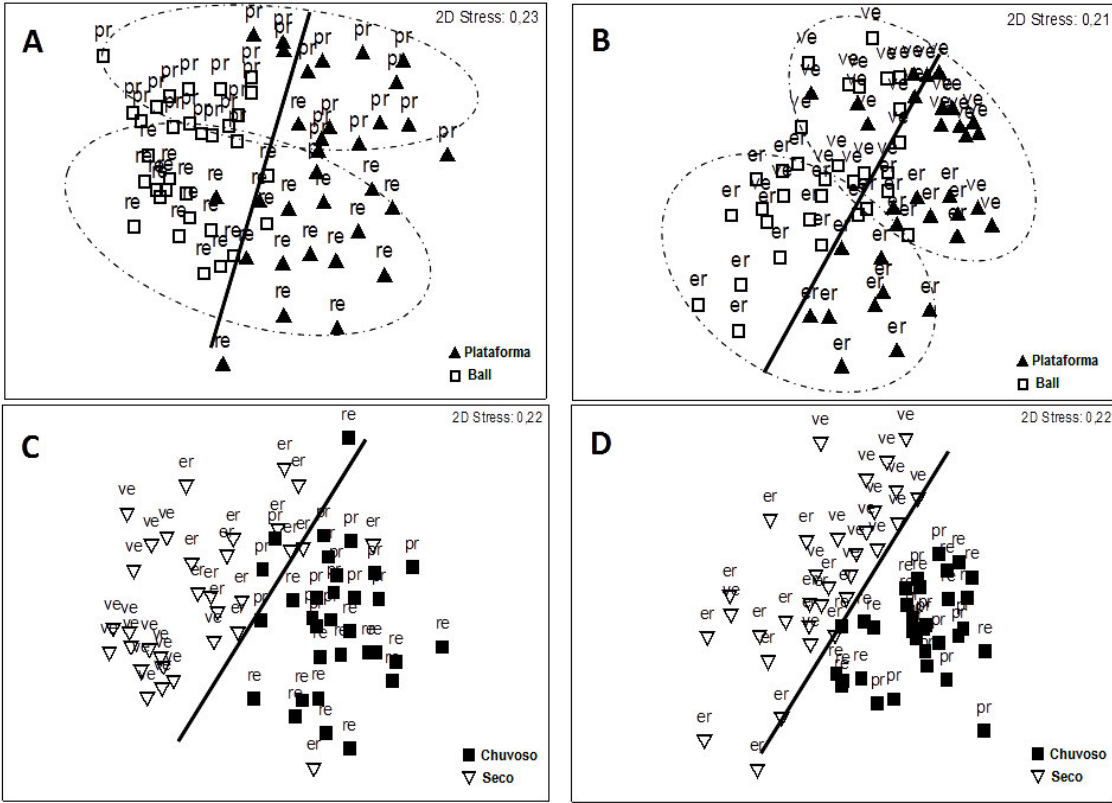


Figura 3.5. Representação bidimensional da NMDS para macrofauna associada a recifes de *Sabellaria wilsoni* nas ocasiões de amostragem na Ilha de Algodoal-Maiandeuá (Brasil). (A) Período chuvoso; (B) Período seco; (C) Recife em plataforma. (D) ball-shaped structures. Condições de conservação: pr= preservados; er = erodidos; ve = muito erodidos; re = em recuperação. As barras separam tipos de recife (A e B) e períodos climáticos (C e D). As elipses separam as condições de conservação.

Tabela 3.7. Resultado da análise permutacional multivariada (PERMANOVA) comparando a estrutura da comunidade macrobentônica entre recife (plataforma e cogumelo), período climático (seco e chuvoso) e estado de conservação (preservado, erodido, muito erodido e recuperação) aninhado dentro do período.

Fonte de variação	MS	Pseudo F	P
Recife	19339	13,53	0,001**
Período climático	27131	18,99	0,001**
Conservação (Período)	29895	10,46	0,001**
Recife x Período	12272	8,59	0,001**
Recife x Conservação (Período)	11677	4,09	0,001**
Post hoc comparison		T	P
Conservação (Período)			
Chuvoso → Preservado x Recuperação		3,05	0,001**
Seco → Erodido x Muito erodido		3,38	0,001**
Recife x Período			
Chuvoso → Plataforma x Ball		3,75	0,001**
Seco → Plataforma x Ball		2,92	0,001**
Plataforma → Chuvoso x Seco		3,75	0,001**
Ball → Chuvoso x Seco		2,92	0,001**
Recife x Conservação (Período)			
Preservado (Chuvoso) → Plataforma x Ball		1,95	0,024*
Erodido (Seco) → Plataforma x Ball		1,66	0,033*
Muito erodido (Seco) → Plataforma x Ball		1,66	0,031**
Recuperação (Chuvoso) → Plataforma x Ball		1,90	0,031*
Plataforma → Chuvoso → Preservado x Recuperação		2,01	0,024*
Plataforma → Seco → Erodido x Muito erodido		2,46	0,036*
Ball → Chuvoso → Preservado x Recuperação		1,66	0,027*
Ball → Seco → Erodido x Muito erodido		1,75	0,024*

* resultados significantes ** resultados altamente significantes

Tabela 3.8. Similaridade entre as amostras dos recifes nos diferentes estados de conservação. Os táxons que contribuíram com cerca de 70% da similaridade total estão ordenados em ordem decrescente de contribuição. P = Polychaeta; M = Mollusca; C = Crustacea.

Preservado - Plataforma (Similaridade média: 41,3%)			Preservado - Ball (Similaridade média: 48,7%)		
	Razão	% Contribuição		Razão	% Contribuição
Nemertea	3,5	31,2	<i>Elasmopus rapax</i> (C)	2,9	12,6
<i>Heteromastus</i> sp. (P)	1,2	9,7	Mytillidae (M)	2,1	10,8
<i>Eulalia viridis</i> (P)	1,3	8,6	<i>Alitta succinea</i> (P)	3,9	8,0
<i>Alitta succinea</i> (P)	1,5	8,0	<i>Bunodosoma cangicum</i>	3,2	7,5
<i>Capitella</i> sp. (P)	2,1	8,0	<i>Petrolisthes armatus</i> (C)	1,2	5,9
<i>Mediomastus</i> sp. (P)	1,0	7,0	Actiniaria sp.	1,2	5,4
			<i>Nereis oligohalina</i> (P)	1,1	5,4
			Nemertea	0,8	5,4
			<i>Fistulabalanus citerosum</i> (C)	1,6	5,2
			<i>Eulalia viridis</i> (P)	0,9	4,7
Erodido - Plataforma (Similaridade média: 36,3%)			Erodido - Ball (Similaridade média: 34,1%)		
<i>Eulalia viridis</i> (P)	2,0	16,8	<i>Cyrtopleura costata</i> (M)	2,5	21,5
Nemertea	0,8	10,6	<i>Petrolisthes armatus</i> (C)	1,0	12,8
<i>Leukoma pectorina</i> (M)	1,0	10,1	<i>Sphenia fragilis</i> (M)	0,8	11,2
<i>Alitta succinea</i> (P)	3,2	9,7	<i>Eulalia viridis</i> (P)	1,0	9,8
<i>Sphenia fragilis</i> (M)	0,8	6,1	<i>Bunodosoma cangicum</i>	0,9	6,7
<i>Excirolana bicornis</i> (C)	0,6	5,6	<i>Menippe nodifrons</i> (C)	0,5	6,0
<i>Lepidonotus</i> sp. (P)	0,8	5,1	<i>Paradella diana</i> (C)	0,4	3,9
<i>Petrolisthes armatus</i> (C)	0,7	5,0			
<i>Hiatella arctica</i> (M)	0,7	4,1			
Muito erodido - Plataforma (Similaridade média: 47,1%)			Muito erodido - Ball (Similaridade média: 42,0%)		
<i>Petrolisthes armatus</i> (C)	4,0	9,3	<i>Hiatella arctica</i> (M)	3,2	9,2
<i>Marphysa sanguinea</i> (P)	2,1	7,4	<i>Sphenia fragilis</i> (M)	1,8	9,1
<i>Eulalia viridis</i> (P)	2,9	6,1	<i>Petrolisthes armatus</i> (C)	1,3	7,7
<i>Syllis garciai</i> (P)	2,2	6,1	<i>Nereis oligohalina</i> (P)	0,9	7,5
<i>Nereis oligohalina</i> (P)	1,2	6,0	<i>Paradella diana</i> (C)	1,1	6,8
<i>Pachycheles greeleyi</i> (P)	1,4	5,9	<i>Bunodosoma cangicum</i>	2,0	6,3
<i>Hiatella arctica</i> (M)	1,1	4,4	<i>Eulalia viridis</i> (P)	1,4	6,0
<i>Alitta succinea</i> (P)	2,2	3,6	<i>Alitta succinea</i> (P)	3,3	5,9
<i>Panopeus rugosus</i> (C)	0,9	3,6	<i>Syllis garciai</i> (P)	0,8	5,1
<i>Valedoscia</i> sp. (C)	0,9	3,4	Nemertea	0,7	4,8
<i>Paradella diana</i> (C)	0,8	3,1	<i>Cyrtopleura costata</i> (M)	1,0	3,9
<i>Bocardiella</i> sp. (P)	1,0	2,8			
<i>Lepidonotus</i> sp. (P)	0,8	2,8			
<i>Elasmopus rapax</i> (P)	1,2	2,7			
<i>Panopeus americanus</i> (P)	0,8	2,7			
Recuperação - Plataforma (Similaridade média: 33,4%)			Recuperação - Ball (Similaridade média: 45,6%)		
<i>Alitta succinea</i> (P)	2,5	25,9	<i>Alitta succinea</i> (P)	3,6	14,1
Nemertea	1,2	22,9	<i>Bunodosoma cangicum</i>	3,1	12,1
<i>Bunodosoma cangicum</i>	1,3	13,0	Actiniaria sp.	2,0	12,0
Mytillidae (M)	0,7	8,7	<i>Cyrtopleura costata</i> (M)	1,2	8,2
			Mytillidae (M)	1,3	7,6
			<i>Nereis oligohalina</i> (P)	0,8	4,8
			<i>N. pseudomoniliformis</i> (P)	0,9	4,1

Razão= similaridade média pelo seu desvio padrão

Relação entre as características dos recifes e a macrofauna bentônica

As características dos recifes mais bem relacionadas com os padrões faunísticos foram as densidades de *S. wilsoni* e as proporções de finos, areia e matéria orgânica no sedimento (Figura 3.6). O eixo 1 (*eigen value*= 0.34; *species-environmental correlation* = 0.85) da CCA explicou 66% da variação, contra 17% do eixo 2 (*eigen value*= 0.11; *species-environmental correlation* = 0.84). A ordenação das espécies revelou quatro principais grupamentos, relacionados com as diferentes condições de conservação dos recifes e períodos climáticos (Figura 3.6).

O grupo I foi formado por poliquetos nereidídeos, anêmonas e bivalves mitilídeos, táxons típicos do estado de recuperação. O grupo II teve táxons com maior afinidade com o estado preservado, como os anfípodes *Quadrinemaera miranda* e *E. rapax* (abundantes no recife em cogumelo) e os vermiformes *Isolda pulchella* e *Nemertea* (abundantes no recife em plataforma). Os dois grupos foram associados ao período chuvoso e estiveram correlacionados positivamente com as proporções de areia e densidade de *S. wilsoni* (Figura 3.6).

Os grupos III e IV reuniram as espécies características das condições de erosão, nos recifes em cogumelo e plataforma, respectivamente. O grupo III é formado, sobretudo, por crustáceos e moluscos e o IV foi o mais diverso, contemplando vários poliquetos (errantes e sedentários), crustáceos, insetos e moluscos. Esses grupos estão relacionados ao período seco, quando foram menores as densidades de *S. wilsoni* e maiores as proporções de grãos finos (silte e argila) e matéria orgânica, sobretudo no recife em plataforma (Figura 3.6).

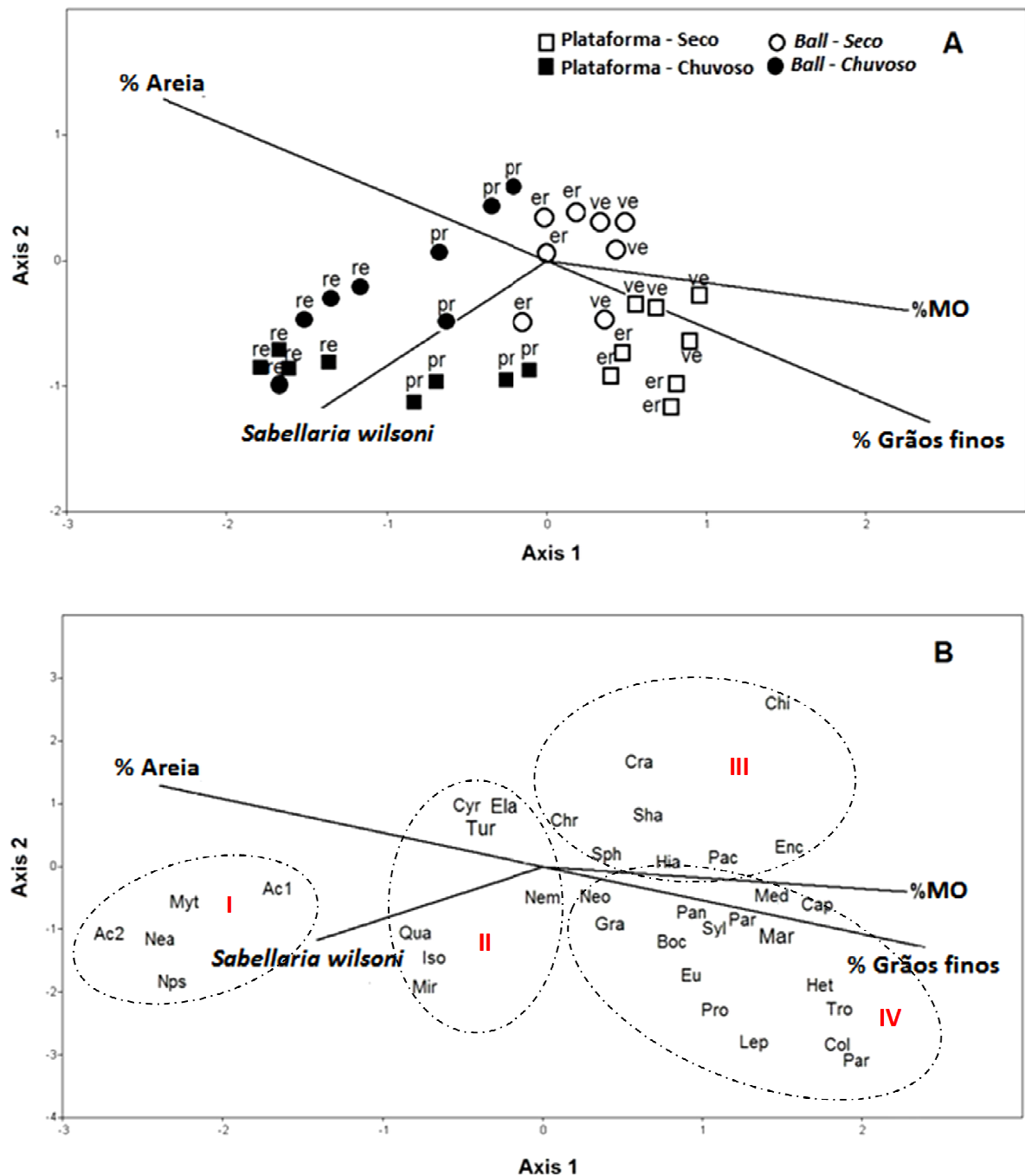


Figura 3.6. Resultado gráfico da análise de correspondência canônica. (A) diagrama com vetores canônicos – MO= % matéria orgânica; (B) diagrama com táxons mais bem correlacionados com os eixos. Condições de conservação dos recifes: pr = preservados; er = erodidos; ve= muito erodidos; re= recuperação. **Grupo I:** Ac1=*Bunodosoma cangicum*; Ac2= *Actiniaria* sp.; Nea= *Alitta succinea*; Nps= *Nereis pseudomoniliformis*; Myt= *Mytillidae*. **Grupo II:** Qua= *Quadrimaera miranda*; Mir= *Miralda robertsoni*; Iso= *Isolda pulchella*; Nem= *Nemertea*; Cyr= *Cyrtopleura costata*; Ela= *Elasmopus rapax*; Tur= *Turbellaria*. **Grupo III:** Chr= *Chrysallida bushiana*; Chi= *Chironomidae*; Cra = *Crassostrea* sp.; Sph= *Sphenia fragilis*; Sha= *Sphaeroma annandalei*; Hia= *Hiatella arctica*; Pac= *Pachycheles greeleyi*; Ech= *Echytraeidae*. **Grupo IV:** Boc= *Boccardiella* sp.; Cap= *Capitella* sp.; Col = *Collembola*; Eu= *Eulalia viridis*; Gra= *Grandidierella* sp.; Het= *Heteromastus* sp.; Lep= *Lepidonotus* sp.; Med= *Mediomastus* sp.; Neo = *Neoleprea* sp.; Pan= *Panopeus americanus*; Par= *Paradella diana*; Pet = *Petrolisthes armatus*; Pro= *Leokoma pectorina*; Syl= *Syllis garciai*; Tro= *Trochochaeta* sp.

3.4. DISCUSSÃO

Os recifes de sabelarídeos são um biótopo complexo, formados por tubos arenosos cimentados, entre e dentro dos quais podem ser capturadas quantidades significativas de sedimento fino e detritos (Gruet, 1972a, Naylor & Viles, 2000). Como resultado a fauna bentônica que associa a essas construções é composta por grupos típicos de substrato duro, além de táxons comuns de substrato arenosos, lamosos e mistos. Concordando com isso, recifes de *Sabellaria wilsoni* apresentaram uma fauna semelhante à registrada nas construções de outros sabelarídeos, sejam os de águas temperadas (Gruet, 1971, Dias & Paula, 2001, Dubois *et al.*, 2002) ou tropicais subtropicais (Fausto-Filho & Furtado, 1970, Anádon, 1981, Lomônaco *et al.*, 2012).

Ainda que os recifes em *ball-shaped structures* e plataforma tenham compartilhado a maior parte das espécies registradas, apresentaram assembléias estruturalmente diferenciadas, ratificando os relatos realizados em construções de *S. alveolata* (Gruet, 1971, Dubois *et al.*, 2002, La Porta & Nicoletti, 2009) e os resultados obtidos para meiofauna em recifes de *Sabellaria wilsoni* na mesma área (Ataide *et al.*, 2014). As assembléias foram diferentes mesmo quando os recifes estavam totalmente erodidos, indicando que além da morfologia do recife, efeitos locais do grau de exposição hidrodinâmica também afetam o estabelecimento da fauna associada. A morfodinâmica é reconhecidamente um fator estruturador da fauna bentônica das praias da Ilha de Algodoal-Maiandeuá (Rosa Filho *et al.*, 2011).

Na Ilha de Algodoal-Maiandeuá apenas nas praias protegidas, sem ação direta de ondas oceânicas, os recifes de *S. wilsoni* atingem seu desenvolvimento máximo. Tal fato parece está associado à ocorrência de substrato rochoso contínuo, que não é encontrado na porção da ilha exposta ao mar. As plataformas de *S. wilsoni* se desenvolvem em típicas

praias estuarinas de baixa energia, onde há deposição de sedimentos finos provindos da descarga do Rio Marapanim (Araujo da Silva *et al.*, 2009).

As condições hidrodinâmicas e a própria estrutura compactada da plataforma a tornam um ambiente mais estável, úmido e com maiores conteúdos de lama e de matéria orgânica, o que resulta em um habitat mais diverso e equitativo em fauna; especialmente propício ao estabelecimento formas endofaunais de substrato mole, como poliquetos. As condições oferecidas podem facilitar o modo de vida de vermes em diversos aspectos, como no tipo de locomoção (Beer & Chiel, 1998) e alimentação (Fauchald & Jumars, 1979). Concordando com isso, na plataforma foram mais comuns e abundante capitélídeos (*Capitella* sp., *Heteromastus* sp., *Mediomastus* sp. e *Notomastus* sp.), típicos de substrato lamoso (Hartman, 1947), assim como outros comedores de depósito (por exemplo, *Boccardiella* sp., *Leodamas* sp., *Magellona* sp., *Nicolea* sp., *Streblosoma* sp., *Trochochaeta* sp., Tubificinae e Enchytraeidae). Além dos vermiformes, outros infaunais típicos de substrato areno-lamoso foram mais abundantes e de ocorrência restrita (Apêndice 3.1) na plataforma (por exemplo, *Corophium* sp. e *Grandidierella* sp., *Cerapus* sp. e *Macoma constricta*).

Nossos resultados se assemelham aos obtidos por La Porta e Nicoletti (2009) no estudo da fauna de poliquetos associados aos recifes de *S. alveolata* no Mar Mediterrâneo que encontraram maior riqueza em recifes em plataforma quando comparados com *ball-shaped structures* em áreas expostas. Na plataforma de *S. alveolata* também foram típicas espécies de substrato areno-lamoso, que coabitaram o recife junto às formas de substrato duro, por sua vez, mais comuns nas *ball-shaped structures* (La Porta & Nicoletti, 2009).

As *ball-shaped structures* de *S. wilsoni* foram ambientes mais rígidos e instáveis devido a maior influência de ondas e verticalização do substrato rochoso. As maiores proporções de areia, maior parte dela cimentada aos tubos de *S. wilsoni*, é um reflexo da

maior lavagem e menor deposição e captura de grãos finos que ocorrem nessas construções. Sob tais condições a fauna associada foi típica à de costas expostas, com a dominância de grupos comumente adaptados a substrato consolidado e ao estresse causado pela força de arrasto, abrasão das ondas e a dessecação pela exposição ao ar (Menge & Branch, 2001).

É conhecida a tendência de crustáceos serem os mais abundantes na macrofauna de praias arenosas expostas (McLachlan & Brown, 2006) e costões rochosos (Menge & Branch, 2001, Ahmad *et al.*, 2011). Não obstante, moluscos também são comuns em habitats entremarés expostos (Menge & Branch, 2001, Ahmad *et al.*, 2011). Isso ocorre por que esses animais apresentam uma gama de vantagens adaptativas (morfológicas, fisiológicas e comportamentais), como o exoesqueleto de crustáceos e as conchas de moluscos que são proteção contra o atrito e a dessecação (Moore, 2006). Mecanismos fisiológicos para manter a temperatura corporal, tolerar níveis desidratação e diminuir a perda de água, bem como brânquias adaptadas à respiração aérea são também estratégias que podem ser encontradas entre tais organismos (Gray, 1957, Bliss, 1968, Bliss & Mantel, 1968, Garrity, 1984). Moluscos também podem apresentar abertura estreita de conchas, fechamento hermético de valvas e placas operculares contra a dessecação (Garrity, 1984); além de bissos (bivalves)(Bell & Gosline, 1996) e pés resistentes (gastropodes) para suportar a força violenta das ondas (Denny, 1984). A fauna vágil (por exemplo, caracóis, caranguejos, anfípodes, isópodes etc.) procura achar um posicionamento no substrato, a fim de diminuir a exposição ao sol e a pressão de arrasto, efetua migrações verticais ou busca refúgio em buracos e fendas (Garrity, 1984).

Os poliquetos mais abundantes nas *ball-shaped structures* foram *Eulalia viridis*, *Allita succinea* e *Nereis oligohalina*, que são formas errantes comuns em diversos substratos consolidados e mistos (Gutiérrez *et al.*, 2000, Pagliosa & Lana, 2000, Pizzolla, 2008) e recifes de outros sabelarídeos (Gruet, 1971, Anádon, 1981, Porras *et al.*, 1996, Dubois *et al.*, 2002).

Eulalia viridis é uma predadora da macrofauna (crustáceos, moluscos e poliquetos)(Emson, 1977), sendo muito provável que nos recifes se alimente de sabelarídeos (Porrás *et al.*, 1996). *A. succinea*, assim como a maioria dos nereidídeos, é um oportunista na sua alimentação, que primariamente se alimenta de depósitos no sedimento, mas também é capaz de pastar microalgas e facultativamente capturar pequenos invertebrados (Fauchald & Jumars, 1979, Gutiérrez *et al.*, 2000).

Altas densidades do anfípode *Elasmopus rapax* foram observados nas *ball-shaped structures*, diminuindo os índices de diversidade e equitabilidade registrados. Alta dominância de anfípodes (espécie não identificada) foi também registrada por Lomônaco *et al.* (2012) no litoral brasileiro, em recifes de *Sabellaria* spp. sob forte influência de ondas. Anfípodes são um componente conspícuo da fauna associada em diversas estruturas biológicas e *Elasmopus* é comum nos recifes de *Phragmatopoma* do Atlântico (Nelson & Demetriades, 1992, Bosa & Masunari, 2002b, Dubois *et al.*, 2002). As densidades de *Elasmopus rapax* foram comparativamente menores na plataforma preservada e em início de erosão, talvez como efeito do tipo de substrato ou interações biológicas, como competição com outros comedores de depósito ou predação por carnívoros. Nas *ball-shaped structures* a espécie aproveita o espaço e alimento disponível, elevando sua densidade. Muitas espécies de anfípodes em baixas latitudes e águas mornas são típicas oportunistas, com rápido crescimento populacional devido à alta capacidade reprodutiva (Sainte-Marie, 1991).

Em termos quantitativos, as *ball-shaped structures* são citadas na literatura como mais ricas e densas em fauna (Gruet, 1971, Dubois *et al.*, 2002, La Porta & Nicoletti, 2009, Ataíde *et al.*, 2014). No presente trabalho, desconsiderando as ocasiões de erosão, as *ball-shaped structures* apresentaram maior densidade e número de táxons. Para Dubois *et al.* (2002) o grande número de espécies comuns entre os tipos morfológicos é uma indicação de

que as plataformas são um estágio de evolução das *ball-shaped structures*, contudo com um empobrecimento da fauna devido ao aumento do número sabelarídeos e perda de complexidade estrutural. Uma estrutura globulosa ofereceria maior disponibilidade de superfícies laterais do que as plataformas, além de serem ambientes mais aerados e com menor acúmulo de fezes e matéria orgânico, evitando condições anóxicas (Gruet, 1971).

Embora a densidade de *S. wilsoni* não tenha diferido significativamente entre tipos de recifes, a maior disponibilidade de superfícies nas *ball-shaped structures* poderia ser a razão, por exemplo, para a maior riqueza de espécies epifaunais, como anêmonas e formas coloniais (por exemplo, cracas, ascídias, hidrozoários e briozoários) que comumente foram registradas nas laterais dos recifes. Os herbívoros epifaunais como *Littoraria angulifera*, *L. flava* e *Helobia* sp. *Hourstonius laguna*, que apenas ocorrerão nas *ball-shaped structures*, teriam uma maior área pastagem, beneficiando-se dos valores elevados de clorofila-*a*.

Efeitos da desestruturação e dinâmica temporal

Os recifes de *S. wilsoni* enfrentam um constante ciclo de destruição e reconstrução que é controlado pelas condições hidrodinâmicas, por sua vez, modificadas pelas variações sazonais do clima (conforme Capítulo I e II). No período seco os ventos são mais intensos e com direção incidente à costa (Tabela 2.1), sendo capazes de gerar ondas mais energéticas, as quais destroem os recifes e eliminam grande parte dos sabelarídeos (Capítulo I e II). Os recifes são posteriormente reconstruídos durante o período chuvoso, quando apesar das chuvas intensas e baixa salinidade, as condições hidrodinâmicas são mais amenas.

O processo de erosão dos recifes levou à significativa diminuição na densidade de *S. wilsoni* e incremento na fauna associada em ambos os tipos morfológicos, um padrão já conhecido na literatura (Gruet, 1971, Porras *et al.*, 1996, Dias & Paula, 2001, Dubois *et al.*,

2002, La Porta & Nicoletti, 2009). Dos 118 táxons registrados, 40 só ocorram nos momentos de erosão e apenas 21 foram exclusivos das condições de crescimento (preservado e recuperação). O favorecimento à fauna parece estar ligado a fatores como disponibilidade e heterogeneidade espacial e amenização de reguladores biológicos, como competição e predação.

As altas densidades de sabelarídeos podem representar uma competição direta por espaço, desses com a fauna em geral, e por alimento com outros filtradores (Porras *et al.*, 1996). Sabelarídeos são classificados como formas "violentas", por serem colonizadores rápidos e altamente competitivos, suprimindo outras espécies e tornando-se facilmente dominantes nas comunidades bentônicas (Sveshnikov, 1985). Como pensado por Porras *et al.* (1996), é possível também que a constante atividade filtração de sabelarídeos possa consumir larvas planctônicas e/ou juvenis de outros invertebrados diminuindo seu assentamento, como observado em outras assembléias bentônicas com filtradores dominantes (Cowden *et al.*, 1984, Andre *et al.*, 1993).

A presença de tubos vazios e a desestruturação dos recifes, com abertura de fissuras, quebra de blocos e o desprendimento do substrato, aumentaram ainda mais a heterogeneidade espacial e complexidade do habitat. Para os organismos associados não apenas a presença de estruturas físicas é importante, mas também sua heterogeneidade (variação no número e forma dos seus elementos e no tamanho de cavidades)(Warfe *et al.*, 2008, Tokeshi & Arakaki, 2012, St Pierre & Kovalenko, 2014). Ambientes com maior superfície, assim como maior variação nos tamanhos de espaço, podem fornecer espaço habitável para organismos com uma ampla variedade de tamanhos corporais e diferente grau de mobilidade, aumentando a riqueza de espécies (Bell, 1985, Tokeshi & Arakaki, 2012).

A erosão dos recifes foi uma chance para organismos já presentes e outros oportunistas ocuparem o espaço disponível. Muitas das espécies são de crescimento rápido,

alta plasticidade alimentar e/ou com tolerância a distúrbios hidrodinâmicos, como: larvas de Chironomidae (Armitage *et al.*, 1995) que só estiveram presentes na condição de erosão máxima; os bivalves escavadores *Cyrtopleura costata* (Gustafson *et al.*, 1991) e *H. artica* (Khalaman, 2005), e os habitantes de furos, *S. fragilis* (Narchi & Domaneschi, 1993); caranguejos porcelanídeos *P. armatus* (Hartman, 2003) e pequenos crustáceos peracáridos (Sainte-Marie, 1991), como os isópodes *Sphaeroma annandalei* e Oniscidea; além de vermes oligoquetos (Tubificinae e Enchytraeidae) e uma grande variedade de poliquetos.

Embora a fauna dos recifes erodidos tenha sido diversificada, ocorreu um incremento na fauna de fendas, como de caranguejos porcelanídeos (por exemplo, *Petrolisthes armatus* e *Pachycheles greeleyi*) e xantídeos (por exemplo, *Mennipe nodifrons*, *Panopeus rugosus*, *P. americanus*). É sabido que a colonização de decápodes em recifes de *P. caudata* é dependente do aumento da complexidade topográfica do biótopo (Gore *et al.*, 1978). Em recifes recém estabelecidos, achatados, sem fendas e buracos, decápodes podem ser praticamente inexistentes, enquanto em recifes maduros a diversidade das assembléias alcança valores máximos, por suportar espécies de pequeno e grande porte (Gore *et al.*, 1978).

Dubois *et al.* (2002) citam que recifes degradados, com superfícies irregulares e baixa densidade de sabelarídeos, podem ter afetados seus regimes de fluxo e a captura de sedimentos, larvas e pós-larvas. A mudança no fluxo de materiais poderia explicar a maior proporção de sedimentos finos encontrado nos recifes erodidos e o aumento da densidade de muitas espécies da endofauna e de fendas, encontradas principalmente como juvenis nos momentos da erosão dos recifes (por exemplo, *Capitella* sp., *Marphysa sanguinea*, *Hiatella arctica*, *Sphenia fragilis*, *Leokoma pectorina* e *P. armatus*) (*obs. pers.*).

Todas as afirmações sobre os efeitos estimuladores da erosão sobre a fauna bentônica mostram que a destruição física sob recifes de sabelarídeos são mecanismo

capazes de elevar e manter a diversidade biológica, concordando com clássicas teorias sobre desequilíbrio (Connell, 1978, Huston, 1979, Ricklefs, 1987, Wu & Loucks, 1995) e amplas observações em outras áreas de fragmentos rochosos (Sousa, 1979a, Sousa, 1984a, Barnes, 2000). Em áreas densamente colonizadas (por exemplo, fragmentos e costões rochosos, e recifes de corais) a dinâmica das espécies é uma função da provisão e subsequente utilização de recursos limitantes, tais como espaço (Sousa, 1984b). Na ausência de distúrbio/perturbação a diversidade geralmente declina devido à monopolização do recurso por competidores dominantes (Connell, 1978). A perturbação física, subitamente ou temporalmente, pode matar ou deslocar indivíduos, ou resultar em uma perda de biomassa no habitat (Sousa, 1979a), criando novas oportunidades para espécies que seriam excluídas pela competição (Connell, 1978). Distúrbios não só abrem novos espaços na comunidade, mas também podem tornar nutrientes novamente disponíveis através da decomposição de organismos mortos e diminuir predadores ou parasitas (Sousa, 1984b).

Embora a perturbação (erosão dos recifes e eliminação de sabelarídeos) tenha diminuído a diferença entre os recifes, pelo menos quantitativamente, estes ainda mantiveram uma comunidade estruturalmente diferenciada. A ocupação do espaço recém criado por perturbação não é um fenômeno de fácil previsão, principalmente em habitats altamente dinâmicos, nos quais podem ser encontrados mosaicos de estágios sucessionais advindos de um longo histórico de distúrbios (Sousa, 1979b). Entre os principais fatores que afetam a recolonização após o distúrbio estão: i) caracteres morfológicos e reprodutivos das espécies presentes antes e após a perturbação; ii) disponibilidade sazonal das espécies no momento do distúrbio e ao longo da recolonização; e (iii) as propriedades da perturbação, como a intensidade, posição e grau de isolamento de manchas, heterogeneidade do microambiente e a extensão da área pós-perturbação (Sousa, 1984b, Sousa, 2001).

As diferenças observadas após a erosão entre recifes podem ser um reflexo da fauna pré-distúrbio presente e/ou da intensidade do distúrbio, desiguais devido à morfologia e do grau de exposição hidrodinâmica. Em campo observamos que nas *ball-shaped structures* o processo erosivo foi mais intenso, não restando praticamente nenhum agregado fixo ao substrato no final de dezembro de 2008. Na plataforma muitos recifes erodidos persistiram e foram recolonizados em 2009 por juvenis de *S. wilsoni* (Capítulo I e II). A altura bem superior das amostras da plataforma na ocasião de recuperação (Tabela 3.2) corrobora essas observações.

A composição pré-distúrbio determina, em parte, a probabilidade de sobrevivência à perturbação e quais espécies podem reocupar rapidamente os espaços vazios (Sousa, 1984b). Durante a erosão, embora na plataforma tenha aumentando a participação de crustáceos e moluscos, muitos dos quais foram comuns nas *ball-shaped structures*, ainda manteve-se a dominância de vermes, como *Capitella* sp. (Tabela 3.4 e 3.5). Igualmente, as *ball-shaped structures* mantiveram sua composição típica de costas expostas e o aumento da participação de comedores de suspensão no período de erosão máxima (Tabela 3.5), pode indicar uma adequação da fauna à maior energia de ondas. Em ambientes rigorosos, com alta energia hidrodinâmica, organismos bentônicos tendem a ser principalmente suspensívoros, beneficiando-se de materiais trazidos pelos movimentos da água (Okamura, 1990, Mann & Lazier, 1996).

A disponibilidade sazonal das espécies pós-distúrbios é um fator especialmente importante na costa amazônica, aonde o aumento das chuvas e da vazão dos rios altera profundamente a salinidade de ambientes costeiros, modificando a fauna bentônica em termos quantitativos e qualitativos (Aviz *et al.*, 2009, Rosa Filho *et al.*, 2009, Silva *et al.*, 2011b, Braga *et al.*, 2013). A baixa salinidade no período chuvoso pode atuar como uma barreira fisiológica para espécies marinhas e estenohalinas, aumentando o estresse

osmótico e a mortalidade e/ou diminuindo taxas de crescimento e alimentação (Kinne, 1966). A erosão dos recifes, no período seco, ocorre quando normalmente na costa amazônica a salinidade é alta e as comunidades bentônicas são mais densas e ricas (Rosa Filho *et al.*, 2009, Silva *et al.*, 2011b, Braga *et al.*, 2013).

A recolonização do substrato por sabelarídeos foi rápida, dentro de três meses sua densidade quadriplicou e o substrato foi novamente recoberto por novos tubos. A densidade e riqueza da fauna associada decresceram, especialmente na plataforma em recuperação. A ocupação do espaço por sabelarídeos e a diminuição da complexidade estrutural são claramente fatores determinantes para essa queda, além dos efeitos da diminuição drástica da salinidade que foi de 34 (dezembro de 2008) para 11 (março de 2009). Para *S. wilsoni* a diminuição da salinidade não parece ser um problema, pois comumente habita ambientes mixohalinos e polihalinos de estuários (Lana & Bremec, 1994).

A fauna que ocupou os recifes na condição de recuperação refletiu as condições de salinidade, com domínio de organismos oligohalinos. O poliqueto *Allita succinea* que representou cerca de 50% do total de organismos em ambos os tipos de recifes, é um típico oportunista com alta capacidade de osmorregulação (Fong, 1991). *Bunodosoma cangicum*, que também está entre as espécies mais abundantes nessa ocasião, é uma anêmona comum em estuários brasileiros e espécies do mesmo gênero são conhecidas por tolerar baixa salinidade (Melo & Amaral, 2005, Amado *et al.*, 2011). Foram também típicos do estágio de recuperação os bivalves *C. costata*, *H. artica* e mitilídeos. Essas espécies foram comuns a todas as ocasiões de coleta, demonstrando sua capacidade de persistência frente às mudanças estruturais dos recifes e das condições salinas.

3.5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Achary G.P.K. (1969) Sabellariids as associates of other invertebrates and their role in the formation of benthic communities. *Journal of the Marine Biological Association of India*, **11**(1-2), 198-202.

- Aguilar R., Xavier P. and Pablo M.J.** (2006) *Habitats in danger: Oceana's proposal for protection*, Madrid: Oceana, Fundación Biodiversidad.
- Ahmad O., Fang T.P. and Yahya K.** (2011) Distribution of intertidal organisms in the shores of Teluk Aling, Pulau Pinang, Malaysia. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, **41**, 51-61.
- Amado E.M., Vidolin D., Freire C.A. and Souza M.M.** (2011) Distinct patterns of water and osmolyte control between intertidal (*Bunodosoma caissarum*) and subtidal (*Anemonia sargassensis*) sea anemones. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **158**(4), 542-551.
- Anádon N.** (1981) On the reefs of *Sabellaria alveolata* (L.) (Polychaeta, Sedentaria) from the Ria de Vigo (Nw of Spain). *Investigacion Pesquera*, **45**(1), 105-122.
- Anderson M.J.** (2005) PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. **New Zealand: Department of Statistics, University of Auckland.**
- Andre C., Jonsson P.R. and Lindegarth M.** (1993) Predation on settling bivalve larvae by benthic suspension feeders: the role of hydrodynamics and larval behaviour. *Marine Ecology Progress Series*, **97**(2), 183-192.
- Araujo da Silva C., Souza-Filho P.W.M. and Rodrigues S.W.P.** (2009) Morphology and modern sedimentary deposits of the macrotidal Marapanim Estuary (Amazon, Brazil). *Continental Shelf Research*, **29**(3), 619-631.
- Armitage P.D., Pinder L.C. and Cranston P.** (1995) *The Chironomidae: Biology and ecology of non-biting midges*, London: Chapman & Hall.
- Ataide M.B., Venekey V., Filho J.S.R. and dos Santos P.J.P.** (2014) Sandy reefs of *Sabellaria wilsoni* (Polychaeta: Sabellariidae) as ecosystem engineers for meiofauna in the Amazon coastal region, Brazil. *Marine Biodiversity*, **44**(3), 403-413.
- Aviz D., Mello C.F. and Silva P.F.** (2009) Macrofauna associada às galerias de *Neoteredo reynei* (Bartsch, 1920) (Mollusca: Bivalvia) em troncos de *Rhizophora mangle* Linnaeus durante o período menos chuvoso, em manguezal de São Caetano de Odivelas, Pará (costa norte do Brasil). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais*, **4**(1), 47-55.
- Barnes D.K.A.** (2000) Diversity, recruitment and competition on island shores at south-polar localities compared with lower latitudes: encrusting community examples. In Jones M.B., Azevedo J.M.N., Neto A.I., Costa A.C. and Martins A.M.F. (eds) *Island, Ocean and Deep-Sea Biology*. vol. 152: Springer Netherlands, pp 37-44. [Developments in Hydrobiology.
- Beer R.D. and Chiel H.J.** (1998) Locomotion, invertebrate. In Michael A.A. (ed) *The handbook of brain theory and neural networks*. MIT Press, pp 553-556.
- Bell E.C. and Gosline J.M.** (1996) Mechanical design of mussel byssus: material yield enhances attachment strength. *Journal of Experimental Biology*, **199**, 1005-1017.
- Bell S.S.** (1985) Habitat complexity of polychaete tube-caps: Influence of architecture on dynamics of a meioepibenthic assemblage. *Journal of Marine Research*, **43**(3), 647-671.
- Bliss D.E.** (1968) Transition from water to land in decapod crustaceans. *American Zoologist*, **8**(3), 355-392.
- Bliss D.E. and Mantel L.H.** (1968) Adaptations of crustaceans to land: a summary and analysis of new findings. *American Zoologist*, **8**(3), 673-685.

- Bosa C.R. and Masunari S.** (2002a) Crustáceos decápodos associados aos bancos de *Phragmatopoma caudata* (Kroeyer) (Polychaeta, Sabellariidae) na praia de Caiobá, Matinhos, Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia*, **19**(1), 117-133.
- Bosa C.R. and Masunari S.** (2002b) Peracáridos associados aos bancos de *Phragmatopoma caudata* (Kröyer) (Polychaeta, Sabellariidae) na praia de Caiobá, Matinhos, Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia*, **19**(1), 135-147.
- Braga C.F., Silva R.F., Filho J.S.R. and Beasley C.R.** (2013) Spatio-temporal changes in macroinfaunal assemblages of tropical saltmarshes, northern Brazil *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, **8**(4), 282-298
- Clarke K.R. and Warwick R.M.** (1994) *Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, Plymouth: Plymouth Marine Lab.
- Connell J.H.** (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**(4335), 1302-1310.
- Cowden C., Young C.M. and Chia F.S.** (1984) Differential predation on marine invertebrate larvae by two benthic predators. *Marine Ecology Progress Series*, **14**(2-3), 145-149.
- De Leon-Gonzalez J.A. and Diaz Castaneda V.** (2006) Eunicidae (Annelida : Polychaeta) associated with *Phragmatopoma caudata* Mörch, 1863 and some coral reefs from Veracruz, Gulf of Mexico. *Scientia Marina*, **70**, 91-99.
- Denny M.W.** (1984) Mechanical properties of pedal mucus and their consequences for gastropod structure and performance. *American Zoologist*, **24**, 23-36.
- Dias A.S. and Paula J.** (2001) Associated fauna of *Sabellaria alveolata* colonies on the central coast of Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **81**(1), 169-170.
- Dubois S., Commito J.A., Olivier F. and Retiere C.** (2006) Effects of epibionts on *Sabellaria alveolata* (L.) biogenic reefs and their associated fauna in the Bay of Mont Saint-Michel. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **68**(3-4), 635-646.
- Dubois S., Retiere C. and Olivier F.** (2002) Biodiversity associated with *Sabellaria alveolata* (Polychaeta : Sabellariidae) reefs: effects of human disturbances. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **82**(5), 817-826.
- Emson R.H.** (1977) The feeding and consequent role of *Eulalia viridis* (O. F. Müller) (Polychaeta) in intertidal communities. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **57**(01), 93-96.
- Fauchald K. and Jumars P.A.** (1979) The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review*, **17**, 193-284.
- Fausto-Filho J. and Furtado E.** (1970) Nota preliminar sobre a fauna das colônias de Sabellariidae do litoral do Estado do Ceará (Annelida, Sedentaria). *Revista Brasileira de Biologia*, **30**(2), 285-289.
- Fong P.P.** (1991) The effects of salinity, temperature, and photoperiod on epitokal metamorphosis in *Neanthes succinea* (Frey et Leuckart) from San-Francisco Bay. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **149**(2), 177-190.
- Garrity S.D.** (1984) Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. *Ecology*, **65**(2), 559-574.

- Gherardi F. and Cassidy P.M.** (1994) Macrobenthic associates of bioherms of the polychaete *Sabellaria cementarium* from northern Puget-Sound, Washington. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **72**(3), 514-525.
- Gore R.H., Scotto L.E. and Becker L.J.** (1978) Community composition, stability, and trophic partitioning in decapod crustaceans inhabiting some sub-tropical sabellariid worm reefs - studies on decapod crustacea from indian river region of Florida. 4. *Bulletin of Marine Science*, **28**(2), 221-248.
- Gray I.E.** (1957) A comparative study of the gill area of crabs. *Biological Bulletin*, **112**(1), 34-42.
- Gruet Y.** (1971) Morphologie, croissance et faune associée des récifs de *Sabellaria alveolata* (Linné) de la Bernerie-en-Retz (Loire Atlantique). *Tethys*, **3**(2), 321-380.
- Gruet Y.** (1972a) Aspects morphologiques et dynamiques de constructions del'Annélide Polychète *Sabellaria alveolata* (Linné). *Revue des Travaux del' Institut des Pêches Maritimes*, **36**(2), 131-161.
- Gruet Y.** (1972b) Faune associée de "récifs" d'Hermelles Polychète Sabellariidé: *Sabellaria alveolata* (Linné) : cas de récifs morts à Crève – Cœur (La Bernerie, Loire – Atlantique). *Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne*, **47**, 69-80.
- Gruet Y.** (1986) Spatiotemporal changes of sabellarian reefs built by the sedentary polychaete *Sabellaria alveolata* (Linne). *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I*, **7**(4), 303-319.
- Gustafson R.G., Creswell R.L., Jacobsen T.R. and Vaughan D.E.** (1991) Larval biology and mariculture of the angelwing clam, *Cyrtopleura costata*. *Aquaculture*, **95**(3-4), 257-279.
- Gutiérrez J., Palomo G. and Iribarne O.** (2000) Patterns of abundance and seasonality of polychaetes sheltering in southwestern Atlantic estuarine epibenthic shell beds. *Bulletin of Marine Science*, **67**(1), 165-174.
- Hartman** (1947) Polychaetous annelids. Part VII. Capitellidae. *Allan Hancock Pacific Expeditions*, **10**(391-481).
- Hartman M.J.** (2003) *Population dynamics and trophic interactions of Petrolisthes armatus, an invasive decapod crustacean*. Ph. D., University of South Carolina.
- Huston M.** (1979) A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, **113**(1), 81-101.
- Khalaman V.V.** (2005) Testing the hypothesis of tolerance strategies in *Hiatella arctica* L. (Mollusca: Bivalvia). *Helgoland Marine Research*, **59**(3), 187-195.
- Kinne O.** (1966) Physiological aspects of animal life in estuaries with special reference to salinity. *Netherlands Journal of Sea Research*, **3**(2), 222-244.
- La Porta B. and Nicoletti L.** (2009) *Sabellaria alveolata* (Linnaeus) reefs in the central Tyrrhenian Sea (Italy) and associated polychaete fauna. In Maciolek N.J. and Blake J.A. (eds) *Proceedings of the 9th International Polychaete Conference*. vol. 2, pp 527-536. [Zoosymposia.
- Lana P.C. and Bremec C.S.** (1994) Sabellariidae (Annelida, Polychaeta) from south America In Dauvin J.C., Laubier L. and Reish D.J. (eds.) *Conférence internationale des Polychètes*. vol. 162, Paris: Mémoires Muséum National d'Histoire Naturelle, pp 211-222.
- Lomônaco C., Santos A.S. and Martin C.L.** (2012) Effects of local hydrodynamic regime on the individual's size in intertidal *Sabellaria* (Annelida: Polychaeta: Sabellariidae) and associated fauna at Cabo Branco beach, north-east Brazil. *Marine Biodiversity Records*, **4**, 1-7.

- Lorenzen C.J.** (1967) Determination of chlorophyll and phaeo-pigments - spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography*, **12**(2), 343-346.
- Mann K. and Lazier J.** (1996) *Dynamics of marine ecosystems: biological-physical interactions in the oceans. 2nd edition*, Oxford: Blackwell Science Limited.
- Martorano L.G., Pereira L.C., Cézar E.G.M. and Pereira I.C.B.** (1993) *Estudos climáticos do Estado do Pará: classificação climática (Köppen) e deficiência hídrica (Thornthwaite, Mather)*, Belém: Sudam/Embrapa/SNLCS.
- McLachlan A. and Brown A.C.** (2006) *The ecology of sandy shores*, 2 ed. Amsterdam, London: Elsevier/Academic Press.
- Melo K.V. and Amaral F.D.** (2005) Ampliação da distribuição das anêmonas-do-mar (Cnidaria, Actiniaria) no Estado de Pernambuco, Brasil. *Tropical Oceanography*, **33**(1), 19-31.
- Menge B.P. and Branch G.M.** (2001) Rocky intertidal communities. In Bertness M.D., Gaines S.D. and Hay M.E. (eds) *Marine community ecology*. Massachusetts: Sinauer Associates, pp 221-251.
- Micheletti-Flores C.V. and Negreiros-Fransozo M.L.** (1999) Porcellanid crabs (Crustacea, Decapoda) inhabiting sand reefs built by *Phragmatopoma lapidosa* (Polychaeta, Sabellariidae) at Paranapuã Beach, São Vicente, SP, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, **59**(1), 63-73.
- Moore J.** (2006) *An introduction to the invertebrates*, 2 ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Moraes B.C., Costa J.M.N., Costa A.C.L. and Costa M.H.** (2005) Variação espacial e temporal da precipitação no Estado do Pará. *Acta Amazônica*, **35**(2), 207-214.
- Narchi W. and Domaneschi O.** (1993) The functional anatomy of *Sphenia antillensis* Dall Simpson, 1901 (Bivalvia: Myidae). *Journal of Molluscan Studies*, **59**(2), 195-210.
- Naylor L.A. and Viles H.A.** (2000) A temperate reef builder: an evaluation of the growth, morphology and composition of *Sabellaria alveolata* (L.) colonies on carbonate platforms in South Wales. *Carbonate Platform Systems: Components and Interactions*, **178**, 9-19.
- Nelson W.G. and Demetriades L.** (1992) Peracarids associated with sabellariid worm rock (*Phragmatopoma lapidosa* Kinberg) at Sebastian Inlet, Florida, U.S.A. *Journal of Crustacean Biology*, **12**(4), 647-654.
- Okamura B.** (1990) *Behavioral plasticity in the suspension feeding of benthic animals*, Berlin: Springer-Verlag Berlin.
- Pagliosa P.R. and Lana P.C.** (2000) Population dynamics and secondary production of *Nereis Oligohalina* (Nereididae: Polychaeta) from a subtropical marsh in southeast Brazil. *Bulletin of Marine Science*, **67**(1), 259-268.
- Pizzolla P.** (2008) *Eulalia viridis*. Green-leaf worm. *Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information Sub-programme [on-line]*. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom.
- Porras R., Bataller J.V., Murgui E. and Torregrosa M.T.** (1996) Trophic structure and community composition of polychaetes inhabiting some *Sabellaria alveolata* (L.) reefs along the Valencia Gulf Coast, Western Mediterranean. *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I*, **17**(4), 583-602.
- Ricklefs R.E.** (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, **235**(4785), 167-171.

- Rosa Filho J.S., Almeida M.F. and Aviz D.** (2009) Spatial and temporal changes in the benthic fauna of a macrotidal Amazon sandy beach, Ajuruteua, Brazil *Journal of Coastal Research*, **SI** (56 (Proceedings of the 10th International Coastal Symposium)), 1796 - 1780.
- Rosa Filho J.S., Gomes T.P., Almeida M.F. and Silva R.F.** (2011) Benthic fauna of macrotidal sandy beaches along a small-scale morphodynamic gradient on the Amazon coast (Algodoal Island, Brazil). *Journal of Coastal Research*, **64**, 435-439.
- Sainte-Marie B.** (1991) A review of the reproductive bionomics of aquatic gammaridean amphipods: variation of life history traits with latitude, depth, salinity and superfamily. In Watling L. (ed) *VIIth International Colloquium on Amphipoda*. vol. 70: Springer Netherlands, pp 189-227. [Developments in Hydrobiology.
- Silva N.I.S., et al.** (2011a) Natural and social conditions of Princesa, a macrotidal sandy beach on the Amazon Coast of Brazil. *Journal of Coastal Research*, 1979-1983.
- Silva R.F., Rosa Filho J.S., Souza S.R. and Souza-Filho P.W.** (2011b) Spatial and temporal changes in the structure of soft-bottom benthic communities in an Amazon estuary (Caete estuary, Brazil). *Journal of Coastal Research*, **64**, 440-444.
- Sousa W.P.** (1979a) Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*, **60**(6), 1225-1239.
- Sousa W.P.** (1979b) Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky inter-tidal algal community. *Ecological Monographs*, **49**(3), 227-254.
- Sousa W.P.** (1984a) Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology*, **65**(6), 1918-1935.
- Sousa W.P.** (1984b) The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 353-391.
- Sousa W.P.** (2001) Natural disturbance and the dynamics of marine benthic communities. In Bertness M.D., Gaines S.D. and Hay M.E. (eds) *Marine community ecology*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc., pp 85-130.
- St Pierre J.I. and Kovalenko K.E.** (2014) Effect of habitat complexity attributes on species richness. *Ecosphere*, **5**(2).
- Sveshnikov V.A.** (1985) The life-history of the polychaetes (Polychaeta). *Issledovaniya FaunyMorei*, **34**, 112-117.
- Tokeshi M. and Arakaki S.** (2012) Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia*, **685**(1), 27-47.
- Underwood A.J.** (1996) *Experiments in ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Warfe D.M., Barmuta L.A. and Wotherspoon S.** (2008) Quantifying habitat structure: surface convolution and living space for species in complex environments. *Oikos*, **117**(12), 1764-1773.
- Wu J. and Loucks O.L.** (1995) From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *The Quarterly Review of Biology*, **70**(4), 439-466.

Apêndice 3.1. Macroinvertebrados bentônicos associados aos recifes de *Sabellaria wilsoni* na Ilha de Algodual-Maiandeuá, considerando a presença (x) e maior densidade média (●) nas formas em plataforma (PLAT) e *ball-shaped structures* (BALL) e condições de conservação (PR= preservado; ER= erodidos; VE= muito erodidos; RE = recuperação. MO=Modos de vida (EPS= epifauna sésil; END= formas infaunais; FEN= ocupantes de fendas; MD= formas móveis epifaunais e/ou infaunais; EN= endofaunais; EP= epifaunais sésseis; FE= habitantes de fendas; MD= errantes epi- e endofaunais; FF= filtradores; CA= carnívoros; DE= comedores de depósito; HE= herbívoros; EC= ectoparasitas; ? = incerto).

TAXA	Recifes		Conservação				MO
	PLAT	BALL	PR	ER	VE	RE	
PORIFERA (n.ind.)	x	x	x	x	x	x	EP/FF
CNIDARIA							
Hidrozoa (n.ind.)	x	x		x	x	x	EP/FF
<i>Bunodosoma cangicum</i>	x	●	x	x	●	x	EP/CA
<i>Actiniaria</i> sp. (Anthozoa)	x	●	x	x	x	●	EP/?
PLATYHELMINTHES							
<i>Turbellaria</i> (n.ind.)	x	●	●	x	x	x	EP/CA
NEMERTEA (n.ind.)	●	x	●	x	x	x	M/CA
MOLLUSCA							
<i>Anachis isabellei</i> (Gastropoda)	●	x			●	x	M/CA
<i>Anachis lyrata</i> (Gastropoda)	●	x			●	x	M/CA
<i>Epitonium</i> sp. (Gastropoda)	●	x	x		x	●	M/CA
<i>Eulimastoma didymum</i> (Gastropoda)	x				x		EN/EC
<i>Euspira catena</i> (Gastropoda)		x			x		M/CA
<i>Heleobia</i> sp. (Gastropoda)		x	x				M/HE
<i>Leucozonia nassa</i> (Gastropoda)	●	x	●	x	x	x	M/CA
<i>Limapontioidea</i> (Gastropoda)	x		x				M/CA
<i>Littoraria angulifera</i> (Gastropoda)		x		x			M/HE
<i>Littoraria flava</i> (Gastropoda)		x	x	x	●		M/HE
<i>Miralda robertsoni</i> (Gastropoda)	●	x	x	x	x	●	EN/EC
<i>Nassarius vibex</i> (Gastropoda)		x			x		M/DE
<i>Chrysallida bushiana</i> (Gastropoda)	●	x		x	x	●	EM/EC
<i>Olivella minuta</i> (Gastropoda)		x			x		MD/CA
<i>Parvanachis obesa</i> (Gastropoda)	x	●		x	●	x	MD/CA
<i>Semicassis granulata</i> (Gastropoda)	x				x		MD/CA
<i>Skeneidae</i> sp. (Gastropoda)	x			x			?
<i>Solariella</i> sp. (Gastropoda)		x			x		MD/DE
<i>Solariorbis schumoi</i> (Gastropoda)	●	x			x		MD/DE
<i>Stramonita</i> sp. (Gastropoda)	x	●	x	x	●	x	MD/CA
<i>Thaisella coronata</i> (Gastropoda)		x		x			MD/CA
<i>Triphora</i> sp. (Gastropoda)		x			x		MD/CA
<i>Turbonilla multicostata</i> (Gastropoda)	x				x		EN/EC
<i>Crassostrea</i> sp. (Bivalvia)	x	●	x	x	●	x	EP/FF
<i>Cyrtopleura costata</i> (Bivalvia)	x	●	x	x	●	x	EM/FF
TAXA	Recifes		Conservação				
	PLAT	BALL	PR	ER	VE	RE	
<i>Donax striatus</i> (Bivalvia)		x				x	EN/FF
<i>Ervilia</i> sp. (Bivalvia)		x			●	x	EN/FF
<i>Hiatella arctica</i> (Bivalvia)	x	●	x	x	●	x	EN/FF
<i>Leukoma pectorina</i> ((Bivalvia)	●	x	x		●	x	EN/FF
<i>Martesia</i> sp. (Bivalvia)	x			x	●		EN/FF
<i>Macoma constricta</i> (Bivalvia)	x		x				EN/FF
<i>Papyridea semisulcata</i> (Bivalvia)		x			x		EN/FF
<i>Semelina nuculoides</i> (Bivalvia)		x	x				EN/FF
<i>Sphenia fragilis</i> (Bivalvia)	x	●	x	x	●	x	EN/FF
<i>Tellina iheringi</i> (Bivalvia)	●	x	x				EN/DE
ANNELIDA							
<i>Aedicira</i> sp. (Polychaeta)		x				x	EN/DE
<i>Alitta succinea</i> (Polychaeta)	x	●	x	x	x	●	EN/OM
<i>Bocardiella</i> sp. (Polychaeta)	●	x	x	x	x	●	EN/DE
<i>Bonuania</i> sp. (Polychaeta)	●	x	x	x	●	x	EN/CA
<i>Capitella</i> sp. (Polychaeta)	●	x	x	x	●	x	EN/DEP
<i>Ceratonereis mirabilis</i> (Polychaeta)	x		x				EN/OM
<i>Cirriformia</i> sp. (Polychaeta)	●	x			x		EN/DEP
<i>Cistenides</i> sp. (Polychaeta)	●	x	x		●		EN/DEP
<i>Eulalia viridis</i> (Polychaeta)	●	x	x	●	x	x	MD/CAR
<i>Flabelligera</i> sp. (Polychaeta)	x				x		EN/ECT
<i>Heteromastus</i> sp. (Polychaeta)	●	x	x	x	●		EN/DEP
<i>Hydroides</i> sp. (Polychaeta)	●	x		x	●		EN/FF
<i>Isolda pulchella</i> (Polychaeta)	●	x	●	x	x	x	EN/DEP
<i>Laeonereis culveri</i> (Polychaeta)	●	x		x	x	●	EN/OM
<i>Leodamas</i> sp. (Polychaeta)	●	x			●	x	EN/DEP
<i>Lepidonotus</i> sp. (Polychaeta)	●	x	x	x	●	x	MD/CA
<i>Lumbrineris</i> sp. (Polychaeta)	●	x	●	x	x		EN/OM
<i>Lysidice</i> sp. (Polychaeta)	●	x	x	●			EN/OM
<i>Magelona</i> sp. (Polychaeta)	x		x				EN/DEP
<i>Marphysa sanguinea</i> (Polychaeta)	●	x	x	x	●	x	EN/DEP
<i>Mediomastus</i> sp. (Polychaeta)	●	x	x	x	●	x	EN/DEP
<i>Microphthalmus</i> sp. (Polychaeta)		x				x	EN/HE
<i>Naineris</i> sp. (Polychaeta)	●	x	x	x			EN/DEP

Apêndice 3.1. Macroinvertebrados bentônicos associados aos recifes de *Sabellaria wilsoni* na Ilha de Algodoal-Maiandeua, considerando a presença (x) e maior densidade média (●) nas formas em plataforma (PLAT) e *ball-shaped structures* (BALL) e condições de conservação (PR= preservado; ER= erodidos; VE= muito erodidos; RE = recuperação. MO=Modos de vida (EPS= epifauna sésil; END= formas infaunais; FEN= ocupantes de fendas; MD= formas móveis epifaunais e/ou infaunais; EN= endofaunais; EP= epifaunais sésseis; FE= habitantes de fendas; MD= errantes epi- e endofaunais; FF= filtradores; CA= carnívoros; DE= comedores de depósito; HE= herbívoros; EC= ectoparasitas; ? = incerto).

TAXA	Recifes		Conservação					
	PLAT	BALL	PR	ER	VE	RE		
<i>Namalycastis abiuma</i> (Polychaeta)	●	x	●	x			EN/OM	
<i>Nephtys simonis</i> (Polychaeta)	x					x	EN/CAR	
<i>Nereis oligohalina</i> (Polychaeta)	x	●	x	x	●	x	EN/OM	
<i>Nereis pseudomoniliformis</i> (Polychaeta)	x	●	x	x	x	●	EN/OM	
<i>Nicon</i> sp. (Polychaeta)	x	●			x		EN/OM	
<i>Notomastus</i> sp. (Polychaeta)	x		x				EN/DEP	
<i>Odontosyllis</i> sp. (Polychaeta)		x			x		EN/?	
<i>Paradoneis</i> sp. (Polychaeta)	x				x		EN/DEP	
<i>Hermundura</i> sp. (Polychaeta)		x			x		EN/CAR	
<i>Perinereis vancarica</i> (Polychaeta)	x				x		EN/OM	
<i>Schistomeringos</i> sp. (Polychaeta)	x		x	x	●	x	EN/OM	
<i>Sigambra grubii</i> (Polychaeta)	x		x	x	●	x	EN/CAR	
<i>Streblosoma</i> sp. (Polychaeta)	x		x	x	●	x	EN/DEP	
<i>Nicolea</i> sp (Polychaeta)	x			x	●		EN/DEP	
<i>Syllis garciai</i> (Polychaeta)	●	x		x	x		EN/DEP	
<i>Trochochaeta</i> sp. (Polychaeta)	●	x	x	x	●	x	EN/DEP	
Enchytraeidae (n.ind.) (Clitellata)	●	x			x		EN/DEP	
Tubificinae (n.ind.) (Clitellata)	●	x	x	x	●	x	EN/DEP	
ECHIURA (n.ind.)	●	x		x			EN/DEP	
SIPUNCULA (n.ind.)	●	x			●		EN/DEP	
ARTHROPODA/CRUSTACEA								
<i>Cerapus</i> sp. (Amphipoda)	x		x				EN/DEP	
<i>Corophium</i> sp. (Amphipoda)	●	x	x	x	●	x	EN/DEP	
<i>Elasmopus rapax</i> Costa, 1853 (Amphipoda)	x	●	●	x	x	x	MD/DEP	
<i>Grandidierella</i> sp. (Amphipoda)	●	x	●	x	x	x	EN/DEP	
<i>Hourstonius af. laguna</i> (Amphipoda)		x				x	MD/HER	
<i>Parhyale</i> sp. (Amphipoda)	x	●	x	x	●		MD/HER	
<i>Quadrimaera miranda</i> (Amphipoda)	x	●	●	x	x	x	MD/DEP	
<i>Cassinidea fluminensis</i> (Isopoda)	x	●			●		MD/OM	
<i>Metacirolana bicornis</i> (Isopoda)	●	x	●	x		x	MD/OM	
<i>Paradella diana</i> e (Isopoda)	x	●	x	x	●		MD/OM	
<i>Pendanthura</i> sp. (Isopoda)	●	x			●		MD/OM	
<i>Rhyscotus</i> sp. (Isopoda)	x	●		x	●		MD/OM	
<i>Sphaeroma annandalei</i> (Isopoda)	x	●	●		x	x	MD/OM	
<i>Sphaeromopsis mourei</i> (Isopoda)	x		x				MD/OM	
TAXA								
		Recifes		Conservação				
		PLAT	BALL	PR	ER	VE	RE	
<i>Valedoscia</i> sp.(Isopoda)	x	●				●	x	MD/OM
Oniscidae sp. (Isopoda)	x	●				x		
<i>Alpheus armilatus</i> (Caridea)	●	x	●	x				
<i>Macrobrachium</i> sp. (Caridea)	x		x					FEN/FF
<i>Austinixa bragantina</i> (Brachyura)	x					x		FEN/FF
<i>Eurytium limosum</i> (Brachyura)	x		●	x				FEN/CAR
<i>Hexapanopeus caribbaeus</i> (Brachyura)		x	x	●				FEN/CAR
<i>Menippe nodifrons</i> (Brachyura)	x	●	x	●	x			FEN/CAR
<i>Panopeus americanus</i> (Brachyura)	x	●	x	x	●	x		FEN/OM
<i>Panopeus occidentalis</i> (Brachyura)	x	●	x		●			FEN/OM
<i>Panopeus rugosus</i> (Brachyura)	●	x	x		●			FEN/OM
<i>Clibanarius</i> sp. (Anomura)	x	●	●				x	FEN/OM
<i>Pachycheles greeleyi</i> (Anomura)	●	x	x	x	●			FEN/FF
<i>Petrolisthes armatus</i> (Anomura)	●	x	x	x	●	x		FEN/FF
<i>Porcellana</i> sp. (Anomura)	x	●	x	●	x			FEN/FF
<i>Upogebia acanthura</i> (Decapoda)	x					x		FEN/FF
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Sessilia)		x	●				x	EP/FF
<i>Fistulobalanus citerosum</i> (Sessilia)		x	x					EP/FF
Ostracoda (n.ind.)	x	●				x		MD/?
ARTHROPODA/OUTROS								
Chironomidae (Insecta)		x				x		END/DEP
Collembola (Insecta)	x					x		MD/OM
Acari (Cheliceratha)	x	●				x		MD/OM
Picnogonida (Cheliceratha)	x	●	x	x	●	x		MD/CAR
BRIOZOA								
<i>Jellyella tuberculata</i>	x	x	x	x	x			EP/FF
<i>Alcyonidium</i> sp.								EP/FF
<i>Conopeum</i> sp.		x				x		EP/FF
<i>Membranipora</i> sp.		x	x					EP/FF
ECHINODERMATHA								
Ophiuroidae (n.ind.)	●	x	x	x				EP/CAR
CHORDATA								
Ascidiacea		x	x	x				EP/FF
Riqueza total	100	101	74	66	91	52		

CAPÍTULO IV

***Sabellaria wilsoni* (Polychaeta: Sabellariidae): engenheiro de ecossistema e promovedor da diversidade do macrobentos em praias arenosas amazônicas**



RESUMO

Os vermes sabelarídeos são conhecidos como importantes engenheiros de ecossistemas, devido sua habilidade de construir recifes que modificam as condições ambientais e estruturam as comunidades biológicas. O presente estudo descreve as mudanças na macrofauna bentônica devido à presença de recifes de *Sabellaria wilsoni* em uma praia da Ilha de Algodual-Maiandeuá (Norte do Brasil). Amostras foram retiradas de uma mancha de recife em zonas (protegida e exposta) com diferentes graus de exposição à ação das ondas. Paralelamente, foram retiradas amostras do sedimento arenoso adjacente, sem recifes. Além da macrofauna (>0,3 mm), a granulometria e o conteúdo de matéria orgânica no sedimento foram analisados. O recife é um ambiente claramente com maior complexidade topográfica e apresentou sedimento texturalmente mais heterogêneo e com maiores conteúdos de matéria orgânica. A fauna do recife foi completamente dissimilar a da praia, com maior densidade, riqueza e diversidade de organismos, assim como presença de organismos típicos de vários tipos de substrato (consolidado e inconsolidado). No recife, as porções mais erodidas e próximas da linha d'água apresentaram menor densidade de construtores, mas foram mais ricas e diversas que as porções protegidas centrais. Os resultados alcançados confirmam o papel de *S. wilsoni* como engenheiro de ecossistema, que favorecem o estabelecimento de táxons que são ausentes no sedimento adjacentes das praias, aumentando localmente a densidade de organismos e a diversidade de espécies.

Palavras-chaves: engenheiros de ecossistemas, recifes de Sabellariidae, fauna associada, Costa Amazônica.

4.1. INTRODUÇÃO

O conceito engenharia de ecossistema, relativamente novo dentro da ecologia, trouxe um novo enfoque às relações ecológicas, considerando os efeitos de espécies sobre os fatores abióticos que interferem e modulam relações interespecíficas (Jones & Gutiérrez, 2007). Os engenheiros de ecossistemas, ou mais precisamente engenheiros físicos do ecossistema, são organismos que modificam as condições ambientais e assim afetam marcadamente a distribuição e abundância de outras espécies, sem uma direta relação trófica (Jones *et al.*, 1994, Jones & Gutiérrez, 2007). Jones *et al.* (1994) distinguiram dois tipos de engenharia do ecossistema, autogênica e alogênica. Na autogênica, os organismos modificam o ambiente através de seus próprios tecidos vivos e/ou mortos, os quais servem de habitat para outras espécies; enquanto na engenharia alogênica, os engenheiros transformam materiais vivos ou não vivos de um estado físico para outro.

Durante as duas décadas após sua criação, o conceito de engenharia de ecossistema foi amplamente discutido e sua validade tem sido questionada por muitos ecólogos (Wright & Jones, 2006, Jones & Gutiérrez, 2007, Jones *et al.*, 2010). Alguns autores consideram este conceito ubíquo, uma vez que a maioria das espécies modifica o ambiente e influenciam outros organismos de algum modo (Power, 1997, Wright & Jones, 2006). A parte disso, várias estudos têm usado o conceito de forma útil, aumentando o poder explicativo das suas observações e despontando a importância de algumas espécies para organização das comunidades (Cuddington *et al.*, 2011). Os estudos de caso sobre a engenharia de ecossistemas são extremamente benéficos para o desenvolvimento do tema por: i) testar sua validade e mostrar que a engenharia é comum em diversos tipos de ambientes; ii) podem servir como testes específicos de hipóteses gerais; iii) ajudam a desenvolver as ferramentas, abordagens e métricas necessárias para estudar a engenharia de ecossistema;

iv) fornecem matéria-prima para posterior síntese, integração e generalização (Jones & Gutiérrez, 2007).

Os Sabellariidae são poliquetos capazes formar grandes conglomerados de tubos arenosos em zonas de médiolitoral e infralitoral raso de áreas costeiras, chamados freqüentemente de “recifes”, os quais servem de habitat para uma grande variedade de organismos (Dubois *et al.*, 2002) e são capazes de interferir na hidrodinâmica e na composição sedimentológica dos locais onde ocorrem (Gram, 1968, Main & Nelson, 1988). Os recifes de sabelarídeos são freqüentemente citados como ambientes de alta diversidade de espécies, em geral mais ricos e produtivos que os substratos inconsolidados adjacentes (Gherardi & Cassidy, 1994, Hiscock, 2004) ou os fundos duros rochosos sem recifes (George & Warwick, 1985), o que tem justificado ações para seu monitoramento e conservação (Hendrick & Foster-Smith, 2006, Egerton, 2014).

Ao longo de seu ciclo de colonização no substrato, sabelarídeos formam aglomerados com diferente estrutura (altura, extensão, densidade e compactação dos tubos e graus de erosão)(Gruet, 1986). Estudos com fauna associada têm comparado manchas de recifes em diferentes fases morfológicas e revelado que cada fase apresenta assembléias com características distintas (Porrás *et al.*, 1996, Dias & Paula, 2001, Dubois *et al.*, 2002). Contudo, existem indicações de que áreas de uma mesma mancha de recife possam ser diferentemente ocupadas pela fauna, considerando-se principalmente suas porções mais expostas e protegidas da ação de ondas (Gruet, 1971).

Embora amplamente estudados em águas temperadas européias, os recifes de sabelarídeos são pouco conhecidos nas regiões tropicais e subtropicais (Fournier, 2010). No Brasil, as pesquisas nesses ambientes se concentram nas regiões sul e sudeste e a maioria trata de *Phragmatopoma caudata*. Sobre a fauna associada, os estudos compreendem

breves notas e observações de associações de crustáceos (Pinheiro *et al.*, 1997, Micheletti-Flores & Negreiros-Fransozo, 1999, Fransozo & Bertini, 2001, Bosa & Masunari, 2002a, Bosa & Masunari, 2002b), com raros estudos em nível de comunidade (Fausto-Filho & Furtado, 1970, Lomônaco *et al.*, 2012, Ataíde *et al.*, 2014).

Sabellaria wilsoni Lana and Gruet 1989 é endêmica do Oceano Atlântico, ocorrendo em águas rasas de estuários e plataforma continental (Lana & Gruet, 1989, Lana & Bremec, 1994). Até onde sabemos nas demais áreas de ocorrência a espécie forma apenas pequenos agregados e somente na Ilha de Algodoal-Maiandeuá (zona costeira amazônica), constrói extensos recifes (Ataíde *et al.*, 2014). Estudo recente realizado por Ataíde *et al.* (2014) evidenciou os efeitos dos recifes de *S. wilsoni* na fauna meiobentônica de praias arenosas, com mudança na composição e aumento significativo na diversidade de espécies.

O presente estudo foi realizado considerando-se duas hipóteses principais: i) a presença dos recifes possibilita o estabelecimento de assembléias macrobentônicas estruturalmente distintas daquelas que habitam o sedimento arenoso adjacente; ii) áreas mais erodidas do recife são diferentemente ocupadas pela fauna, quando comparada com suas porções centrais, mais protegidas da ação direta de ondas.

4.2. METODOLOGIA

4.2.1. Área de estudo

A ilha de Algodoal-Maiandeuá (00°35'03" W e 00°38'29" S) localiza-se na Amazônia Legal brasileira, no Estado do Pará, sendo banhada por rios e canais estuarinos e ao norte pelo Oceano Atlântico (Figura 4.1). A ilha compõe uma unidade de conservação criada pela Lei Estadual nº. 5.621 de 27 de Novembro de 1990, onde podem ser encontrados diversos ambientes como praias, dunas, manguezais, apicuns, restingas e vegetação secundária, sobre baixos terraços do quaternário (Vidal and Mascarenhas, 2012). Os recifes de

Sabellaria wilsoni estão estabelecidos sobre afloramentos rochosos (matacões e fragmentos de arenito lateritizados), na região do médiolitoral inferior de várias praias da ilha.

A região possui regime de macromarés semidiurnas, com amplitudes de 3,5-4 m (máres de quadratura) a 6-7 m (máres de sizígia) (Araujo da Silva *et al.*, 2009, Pereira *et al.*, 2012). O clima da região é do tipo tropical úmido, a temperatura média anual fica em torno de 27.7 °C, com pequena amplitude térmica ao longo do ano (até 5°C) (Martorano *et al.*, 1993). A precipitação pluviométrica anual é da ordem de 3.000 mm, com valores médios 1657 mm de janeiro a junho (período chuvoso) e de 487 mm no meses seguintes (período seco) (Moraes *et al.*, 2005).

4.2.2. Amostragem

As coletas ocorreram no mês de novembro de 2010 (período seco) em uma mancha contínua de recife ($\approx 800 \text{ m}^2$) localizada no mediolitoral inferior da praia do Farol (um terraço de maré baixa, semi-exposto), e paralelamente, na praia arenosa adjacente. No recife foram estabelecidas duas zonas de coleta, uma exposta (extensão de até cinco metros a partir da margem externa do recife voltada para o mar, região visualmente mais erodida pelas ondas) e outra protegida (porção central do recife) (Figura 4.1). Na praia (sedimento arenoso adjacente ao recife - distância mínima de 5 m da borda externa do recife) foram tomadas amostras nas zonas inferior (mesmo nível da zona exposta do recife) e superior (mesmo nível da zona protegida do recife) (Figura 4.1).

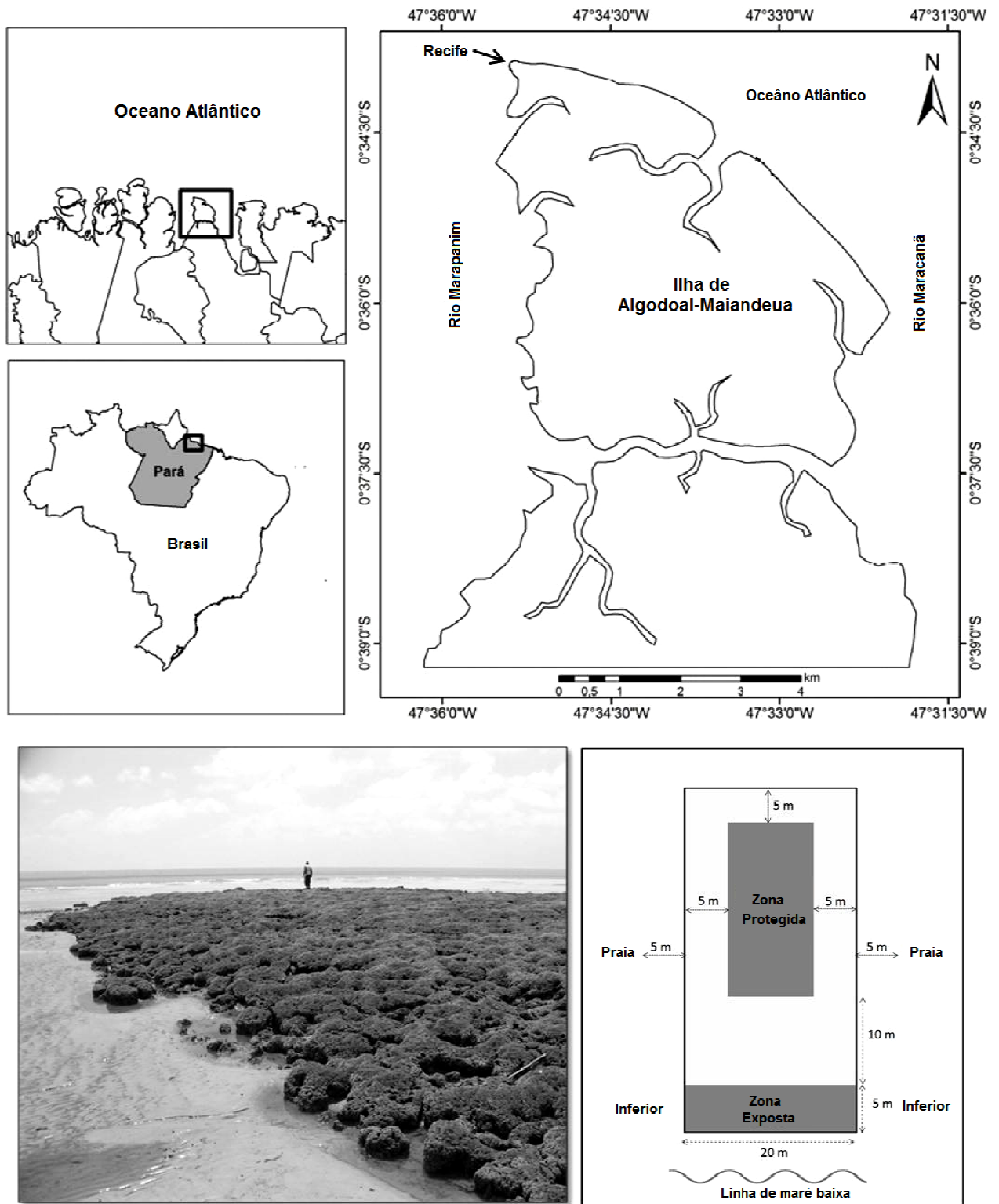


Figura 4.1. Ilha de Algodoal-Maiandeu (Norte do Brasil). No detalhe a esquerda, fotografia do recife de *Sabellaria wilsoni*, e a direita desenho amostral nos diferentes ambientes e zonas.

Para a caracterização da macrofauna foram tomadas aleatoriamente oito amostras por zona amostral; e, para a caracterização do substrato (granulometria e teor de matéria orgânica) foram retiradas quatro amostras por zona. Para as coletas foi utilizado um amostrador cilíndrico com 10 cm de diâmetro enterrado até 20 cm no substrato. As amostras de macrofauna foram passadas em malhas de 0,3 mm e fixadas em formalina salina a 4%, tamponada com tetraborato de sódio. As amostras para análise do sedimento foram resfriadas em campo e posteriormente congeladas em laboratório. Foram selecionados aleatoriamente de cada zona amostral do recife 100 sabelarídeos para medição do comprimento corporal (tórax + abdômen) e distribuição em classes de tamanho.

O teor de matéria orgânica foi quantificado usando a diferença entre pesos do sedimento, antes e depois da queima em mufla (Ball, 1964). Para a granulometria, as amostras dos recifes foram desagregadas manualmente, tiveram a matéria orgânica eliminada, primeiro com solução de hidróxido de potássio a 10% (remoção da proteína do cimento), e em seguida com peróxido de hidrogênio a 6% (Naylor & Viles, 2000). Os sedimentos de praia foram lavados para retirada do sal e tiveram a matéria orgânica eliminada com solução de peróxido de hidrogênio a 6%. A determinação do tamanho dos grãos foi realizada através de leitura em granulômetro a laser (marca Fritsch, modelo Analysette 22), com escala de leitura de 0,04 μm a 2 mm.

4.2.3. Análise de dados

Para cada amostra foi determinada a densidade (ind. m^2), riqueza ($S = \text{n}^\circ$ táxons), diversidade (índice de Simpson, λ^{-1}) e equitatividade (índice de J' de Pielou). Os descritores foram comparados entre ambientes (recife e praia) e zonas (exposta e protegida/ inferior e superior) utilizando análise de variância (ANOVA) (dois fatores - ambiente e zona, aninhada em ambiente) seguida do teste de contraste de médias de Tukey. A densidade de *Sabellaria*

wilsoni foi analisada separadamente da macrofauna, sendo comparada através de ANOVA entre as zonas do recife. Anterior as ANOVAs testou-se a normalidade da distribuição dos dados (teste de Shapiro-Wilk) e a homocedasticidade das variâncias (teste de Cochran), e quando necessário os valores foram transformados. Os parâmetros estatísticos dos sedimentos foram determinados utilizando o programa Sysgran 3.0 (Camargo, 2005), baseados no método de Folk e Ward (1957), e posteriormente comparados utilizando ANOVA considerando os mesmos fatores da macrofauna.

Análise de ordenamento pelo método *Nonmetric Multidimensional Scaling* (NMDS) foi aplicada para visualização de padrões na distribuição espacial das amostras. Para comparar a estrutura das comunidades nos diferentes tratamentos foi aplicada Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA), seguindo o mesmo design da ANOVA. As análises foram baseadas em matrizes de similaridade, utilizando-se o índice de Bray Curtis, a partir de valores de densidade por táxon (transformados por raiz quarta). Após, utilizou-se a rotina *Similants Percentage* (SIMPER) para identificar os táxons mais importantes para os agrupamentos identificados. Uma análise de agrupamento hierárquico aglomerativo (CLUSTER), utilizando a matriz de similaridade entre as espécies mais representativas (que contribuíram com mais de 10% da abundância total em cada zona), foi realizada a fim de comparar o padrão de distribuição entre táxons.

Para as análises univariadas foi utilizado o pacote STATISTICA 8.0 e PC-ORD 4.0m, e para as multivariadas o PRIMER 6.1.13/PERMANOVA+ 1.0.3. Para todas as análises utilizou-se o nível de significância de 95% ($\alpha = 0,05$).

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Características do sedimento

Os sedimentos da praia e do recife possuem textura bem diferente (Figura 4.2). As frações de areia (areia muito fina a média) foram dominantes nos dois ambientes, mas nos recifes as proporções de finos (silte e argila) foram significativamente maiores, resultando em menor tamanho médio dos grãos (Tabelas 4.1). O recife também apresentou sedimento com maiores valores de seleção e curtose. As proporções de matéria orgânica, embora relativamente baixas em ambos os ambientes, foram significativamente maiores no recife. Não foram observadas diferenças significativas para nenhum parâmetro do sedimento entre zonas, embora zona protegida do recife tenha apresentado maior concentração de sedimentos finos e maior teor de matéria orgânica (Tabelas 4.1).

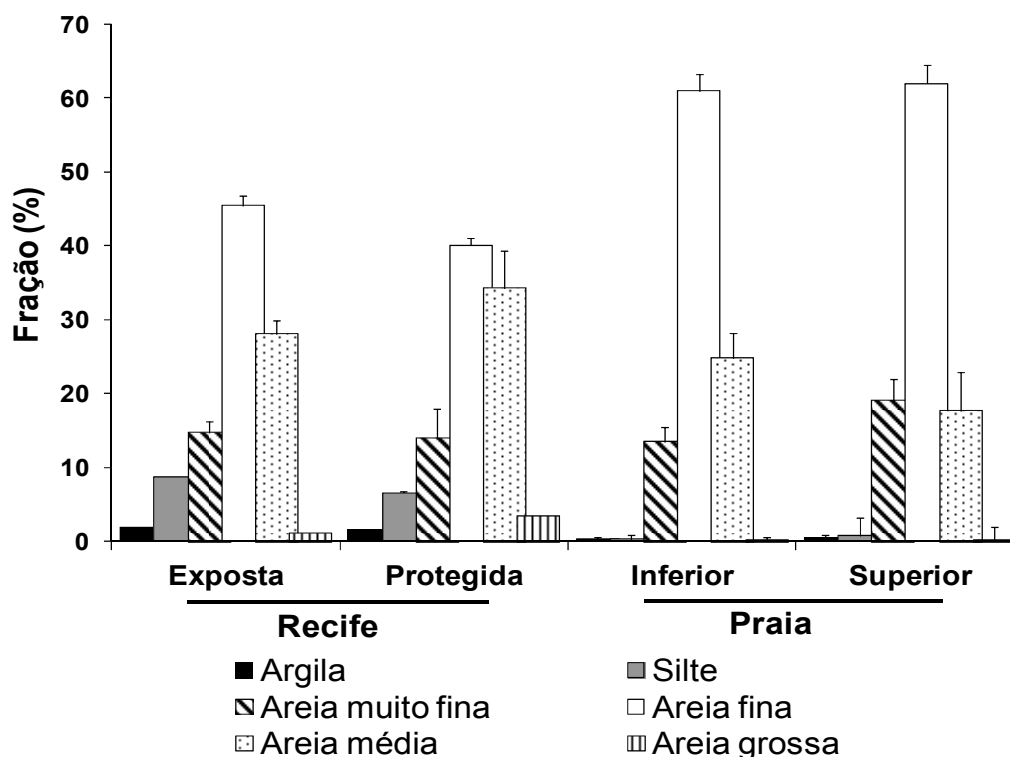


Figura 4.2. Composição granulométrica do sedimento de recifes de *Sabellaria wilsoni* e da praia adjacente na Ilha de Algodão-Maiandeuá (Brasil).

Tabela 4.1. Características do sedimento que compõe os recifes de *Sabellaria wilsoni* e a praia adjacente na Ilha de Algodal-Maiandeuá. As letras indicam o resultado dos testes de Tukey, sendo que $a \neq b$ ($p < 0,05$).

Variáveis/ Zonas		Matéria orgânica (%)	Areia (%)	Silte (%)	Argila (%)	Média do grão (ϕ)	Seleção	Curtose
Recife	Exposta	1,2 $\pm$ 0,1(a)	91,8 $\pm$ 1,3 (a)	5,4 $\pm$ 0,7 (a)	2,8 $\pm$ 0,4 (a)	2,3 $\pm$ 0,1 (a)	1,2 $\pm$ 0,1 (a)	1,8 $\pm$ 0,2 (a)
	Protegida	1,1 $\pm$ 0,1 (a)	84,3 $\pm$ 0,4 (a)	7,2 $\pm$ 0,2 (a)	3,4 $\pm$ 0,3 (a)	2,7 $\pm$ 0,1 (a)	1,3 $\pm$ 0,0(a)	2,2 $\pm$ 0,1 (a)
Praia	Inferior	0,1 $\pm$ 0,0 (b)	98,8 $\pm$ 0,3 (a)	0,7 $\pm$ 0,2 (b)	0,5 $\pm$ 0,1 (b)	2,1 $\pm$ 0,1 (a)	0,5 $\pm$ 0,0 (b)	1,0 $\pm$ 0,0 (b)
	Superior	0,1 $\pm$ 0,2 (b)	99,2 $\pm$ 0,1 (a)	0,3 $\pm$ 0,1(b)	0,4 $\pm$ 0,1 (b)	2,4 $\pm$ 0,0 (a)	0,6 $\pm$ 0,0 (b)	1,0 $\pm$ 0,0 (b)
ANOVA								
Ambiente		F=14,2*	F=21,3**	F=72,9**	F=110,1**	F=0,29	F=128,8**	F=73,2**
Zona		F = 1.84	F=3,3	F=1,79	F=1,96	F=0,02	F=0,32	F=3,07

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

4.3.2. Comunidades macrobentônica

Foram registrados 76 táxons, dos quais 68 estiveram associados ao recife e 10 foram encontrados no sedimento da praia adjacente (Tabela 4.2), sendo apenas dois táxons (*Nemertea* e *Armandia* sp.) comuns aos dois ambientes. Recifes foram habitados por uma fauna complexa, com notada variedade taxonômica e de modos de vida (Tabela 4.2). Comparativamente, a densidade, riqueza e diversidade ($\lambda-1$) foram significativamente mais elevadas no recife (Figura 4.3). A densidade foi o descritor que mais variou entre os ambientes, com valores no recife entre 11.013 e 159.494 ind.m⁻² e na praia entre 127 e 1.519 ind.m⁻².

Para as comparações entre zonas, apenas para o recife foram encontradas diferenças significativas. A zona protegida teve densidades de sabelarídeos significativamente (ANOVA, F=32,4; $p < 0,01$) mais elevadas, com maior parte dos seus vermes classificados nas classes de maior tamanho corporal (Figura 4.3). Na zona exposta foram significativamente maiores a densidade, riqueza e diversidade da fauna associada (Figure 4.4) e os vermes sabelarídeos, além de em menor densidade, foram na sua maioria distribuídos em classes de menor tamanho (Figure 4.3).

Tabela 4.2. Lista geral de táxons da macrofauna registrados associados a recifes de *Sabellaria wilsoni* e em praia arenosa da Ilha de Algodão-Maiandeuá (Pará-Brasil). (Continua)

Táxons	RECIFE		PRAIA		Modo de vida
	Exposta	Protegida	Inferior	Superior	
Turbellaria	253.2±58.6				M/Pr
Cnidaria					
<i>Bunodosoma cangicum</i> ♦† (Anthozoa)	395.6±196.4	838.6±254.2			S/Pr
<i>Actiniaria</i> sp2. (Anthozoa)		221.5±123.7			S/In
Mollusca					
<i>Anachis isabellei</i> † (Gastropoda)	174.1±67.4	332.3±217.9			M/Pr
<i>Anachis obesa</i> † (Gastropoda)	696.2±226.9	110.8±60.7			M/Pr
<i>Chrysallida bushiana</i> ♦† (Gastropoda)	443±198.7	300.6±133.1			D/Ec
<i>Epitonium</i> sp. † (Gastropoda)	205.7±79.1	63.3±33.8			D/Ec
<i>Leucozonia</i> sp. † (Gastropoda)	680.4±194.2	94.9±62.2			M/Pr
<i>Littoraria</i> sp. (Gastropoda)	15.8±15.8				M/Gr
<i>Nerita tessellata</i> ♦† (Gastropoda)		15.8±15.8			M/Gr
<i>Solariorbis shumoi</i> ♦† (Gastropoda)	63.3±33.8	31.6±20.7			D/Dt
<i>Stramonita</i> sp. (Gastropoda)	47.5±47.5	79.1±79.1			M/Pr
<i>Crassostrea</i> sp. (Bivalvia)	1645.6±598.5	743.7±392.7			S/Su
<i>Cyrtopleura costata</i> † (Bivalvia)	33259.5±7316.1	23196.2±8382.5			D/Su
<i>Donax striatus</i> (Bivalvia)				15.8±15.8	D/Su
<i>Hiatella artica</i> * (Bivalvia)	19493.7±4872.8	5680.4±2037.6			D/Su
<i>Macoma constricta</i> † (Bivalvia)	63.3±47.8	15.8±15.8			D/Su
<i>Miralda robertsoni</i> ♦† (Bivalvia)	1044.3±372.7	63.3±47.8			D/Su
<i>Sphenia fragilis</i> * (Bivalvia)	2452.5±940	664.6±357.8			S/Su
<i>Leukoma pectorina</i> † (Bivalvia)	158.2±82	15.8±15.8			D/Su
Mytilidae (Bivalvia)	31.6±31.6	63.3±63.3			S/Su
Nemertea	348.1±294.7	253.2±98.6		15.8±15.8	M/Pr
Sipuncula	727.8±296.6	79.1±47.5			M/Dt-De
Annelida					
<i>Sabellaria wilsoni</i> (Polychaeta)	8076.0±1101.3	981.0±584.4			D/Su
<i>Aedicira</i> sp.† (Polychaeta)				15.8±15.8	M/Dt
<i>Alitta succinea</i> * (Polychaeta)	569.6±197.3				M/On
<i>Armandia</i> sp.† (Polychaeta)	15.8±15.8		253.2±82.9	110.8±44.4	M/De
<i>Boccardiella</i> sp.† (Polychaeta)	822.8±300.7	142.4±108.1			D/Dt
<i>Bonuania</i> sp.† (Polychaeta)	1313.3±663.3				M/Pr
<i>Capitella</i> sp. (Polychaeta)	6471.5±4974.9	917.7±344			M/De
<i>Caulerielia</i> sp♦†. (Polychaeta)	31.6±20.7	15.8±15.8			D/Dt
<i>Eulalia viridis</i> * (Polychaeta)	1519±629.3	221.5±78.4			M/Pr
<i>Glycinde</i> sp. (Polychaeta)				15.8±15.8	M/Pr-De
<i>Isolda pulchella</i> † (Polychaeta)	63.3±47.8				D/Su
<i>Scoloplos (Leodamas)</i> sp.† (Polychaeta)	506.3±143.5	47.5±33.3			M/Dt-On
<i>Lepidonotus</i> sp.♦ (Polychaeta)	363.9±90.9	15.8±15.8			M/Pr
<i>Lumbrineriopsis</i> sp. (Polychaeta)	79.1±53.2				M/Pr-De
<i>Marphysa sanguinea</i> * (Polychaeta)	47.5±23.2				M/On
<i>Mediosmastus</i> sp. (Polychaeta)	3022.2±511.6	1091.8±408			M/De
<i>Nephtys simoni</i> (Polychaeta)			47.5±23.2	79.1±41	M/Pr
<i>Nereis oligohalina</i> † (Polychaeta)	8876.6±1418.6	1882.9±1185.1			M/On
<i>Nereis pseudomoniliformis</i> ♦† (Polychaeta)	63.3±23.9				M/On
<i>Nicolea</i> sp.♦ (Polychaeta)	2753.2±1080.4	316.5±316.5			D/Dt
<i>Nicon</i> sp.♦† (Polychaeta)	15.8±15.8	31.6±31.6			M/O
<i>Orbinia</i> sp. (Polychaeta)			363.9±148.3	174.1±106.8	M/De
<i>Paradoneis</i> sp.♦† (Polychaeta)	79.1±47.5				M/Dt
<i>Schistomeringos</i> sp.♦† (Polychaeta)	1250±487	253.2±156.9			M/Pr
<i>Sigambra</i> sp. † (Polychaeta)	205.7±95.5				M/Dt
<i>Streblosoma</i> sp.♦† (Polychaeta)	269±150.2				D/Dt
<i>Syllis garciai</i> ♦† (Polychaeta)	7848.1±2973.8	3512.7±1444.6			M/Pr
<i>Trochochaeta</i> sp♦†. (Polychaeta)	15.8±15.8				D/De
Flabelligeridae ♦† (Polychaeta)	15.8±15.8				M/Pr
Tubificinae (Clitellata)	158.2±78.4	363.9±118.3			M/De

Tabela 4.2 – Lista geral de táxons da macrofauna registrados associados com recifes de *Sabellaria wilsoni* e em praia arenosa da Ilha de Algodão-Maiandeu (Pará-Brasil). (Continuação)

Táxons	RECIFE		PRAIA		Modo de vida
	Exposta	Protegida	Inferior	Superior	
Arthropoda/Crustacea					
<i>Caprella</i> sp.♦† (Amphipoda)	110.8±50.4				M/Gr
<i>Corophium</i> sp.♦ (Amphipoda)	221.5±119	47.5±33.3			D/Dt
<i>Elasmopus rapax</i> *♦(Amphipoda)	2436.7±1171.4	1503.2±1010.2			M/Dt
<i>Parhyale</i> sp.♦† (Amphipoda)	174.1±79.1	15.8±15.8			M/Gr
<i>Quadrimaera miranda</i> ♦† (Amphipoda)	158.2±97.9				M/Dt
Phoxocephalidae (Amphipoda)				15.8±15.8	D/?
<i>Sphaeromopsis mourei</i> † (Isopoda)	63.3±23.9	617.1±222.4			M/Sc-On
<i>Paradella diana</i> e*♦ (Isopoda)	379.7±240.4	363.9±157.7			M/Sc-On
<i>Valedoscia</i> sp.♦† (Isopoda)	174.1±156.8	126.6±109.6			M/Sc-On
<i>Halmyrapseudes spaansi</i> †● (Tanaidacea)	31.6±20.7				D/Dt
<i>Lepidophtalmus siriba</i> ia (Decapoda)			15.8±15.8	31.6±20.7	D/Su
<i>Menippe nodifrons</i> †● (Decapoda)	15.8±15.8	63.3±41.4			M/Pr
<i>Panopeus americanus</i> †● (Decapoda)	15.8±15.8	63.3±41.4			M/Pr-On
<i>Petrolisthes armatus</i> *● (Decapoda)	1993.7±926.7	901.9±415.3			M/Su
<i>Porcellana sayana</i> †● (Decapoda)		31.6±20.7			M/Su
<i>Pinnixa sayana</i> (Decapoda)				15.8±15.8	D/Su
<i>Clibanarius</i> sp. † (Decapoda)	15.8±15.8	31.6±20.7			M/Sr-On
<i>Upogebia acanthura</i> † (Decapoda)	31.6±31.6				D/Su
Cumacea sp. (Crustacea)	15.8±15.8				M/Su
Arthropoda/Outros					
Chironominae (Hexapoda)	63.3±47.8				D/On
Collembola (Hexapoda)		15.8±15.8			M/On
Coleoptera (Hexapoda)		15.8±15.8			M/Pr
Pycnogonida (Chelicerata)	522.2±504.3				M/Pr
Número total de táxons	63	46	5	10	

* Táxons com registro em recifes de outros Sabellariidae; † Novo registro em recifes de Sabellariidae; ♦ Novo registro na Costa Amazônica; ● Exemplos depositados no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (USP). **Modos de vida – Mobilidade:** S= completamente sésseis; D= discretamente móveis (aqueles capazes de se mover entre os atos de alimentação, mas que são sésseis quando se alimentam; M= móveis (os que se movem independentemente da alimentação, ou nos quais a eficiência máxima do aparelho de alimentação requer locomoção). **Modos de vida - Alimentação:** De= comedores de depósito de superfície (organismos que obtêm o alimento na interface água-sedimento, como diatomáceas, pelotas fecais etc.); Dt= comedores de depósito de sub-superfície (os que predominantemente se alimentam de partículas dentro do sedimento, como micro-organismos, fitobentos e detritos); Su= suspensívoros (aqueles que filtram a água para capturar seu alimento); Pr= predadores (aqueles que predam outros metazoários do bentos); Sr= necrófagos (carniceiros); Ec= ectoparasitas (adaptados a sucção); Gr= pastadores (raspam superfícies, alimentando-se de algas e/ou animais sésseis); On= onívoros (os que têm várias estratégias de alimentação).? = modo de vida não determinado.

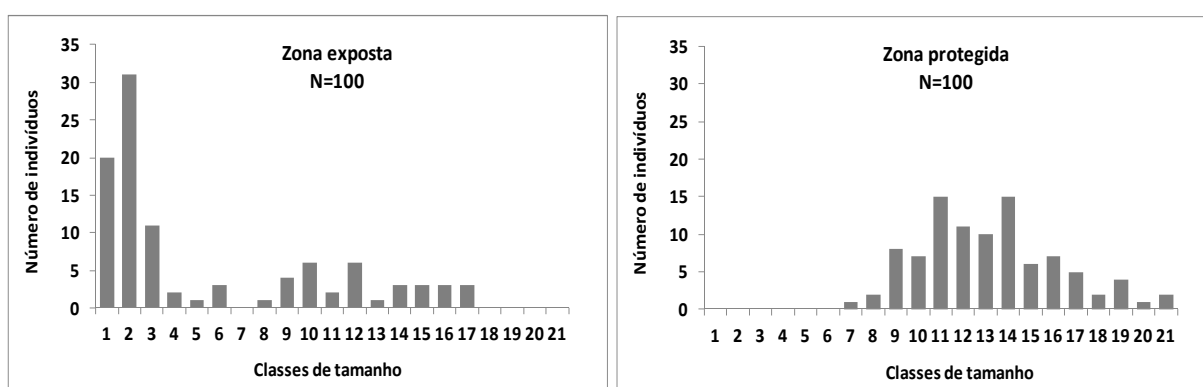


Figura 4.3. Frequência de classes do tamanho corporal (tórax+abdômen) para *Sabellaria wilsoni* conforme zonas de amostragem. N=número de indivíduos medidos.

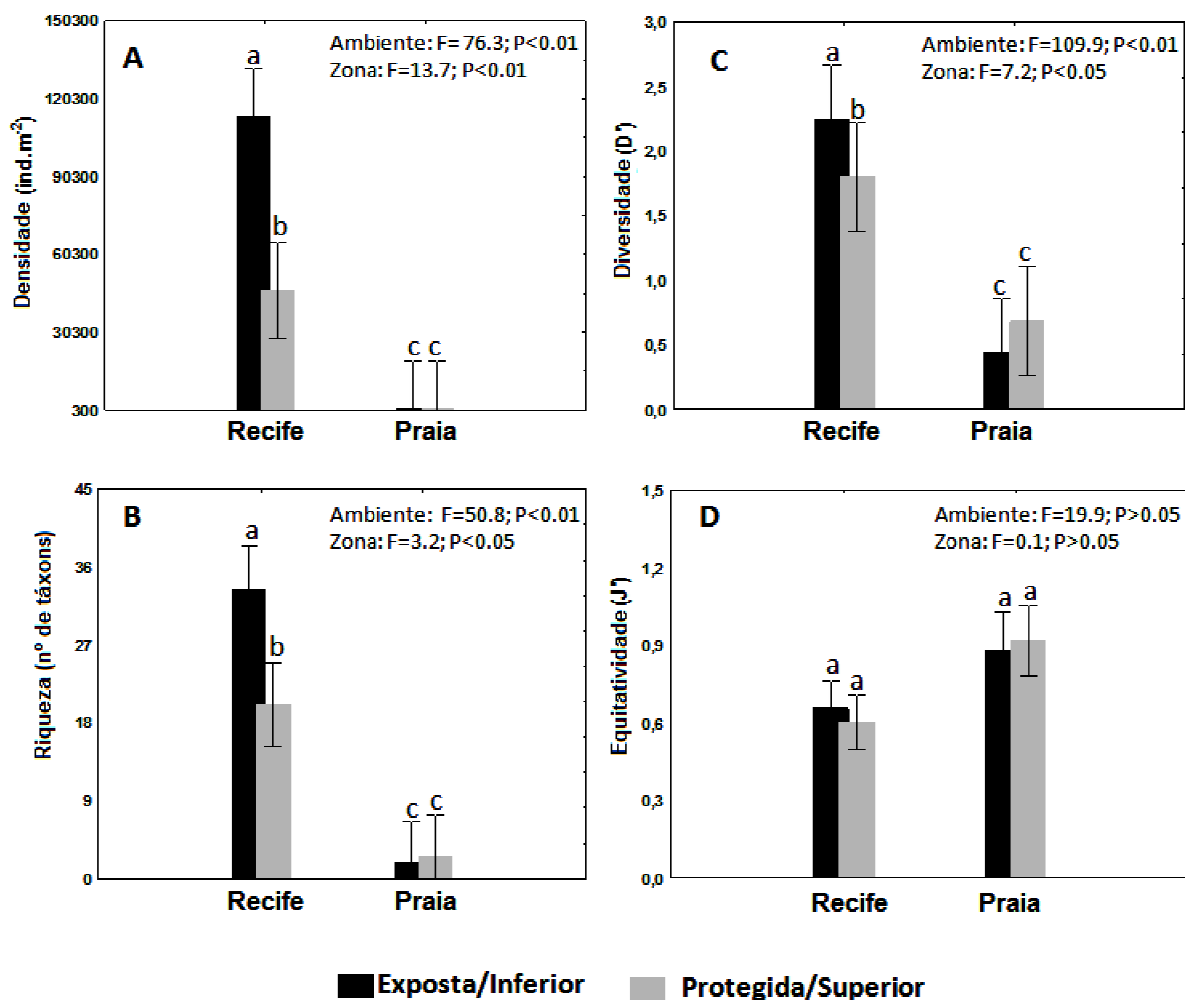


Figura 4.4. Descritores biológicos (média $\pm$ erro padrão) da macrofauna associada ao recife de *Sabellaria wilsoni* e de praia arenosa da Ilha de Algodão-Maiandeuá (Pará-Brasil). Densidade (A), riqueza (B), diversidade (C) e equitatividade (D). São apresentados os resultados dos testes de variância (F e P). Letras distintas sobre as barras representam diferenças significativas (Teste de Tukey, $p<0,05$).

A análise de ordenação NMDS além da separação entre as amostras de diferentes ambientes, indicou a distinção da fauna de zonas exposta e protegida do recife (Figura 4.4). A PERMANOVA confirmou a diferença na estrutura da macrofauna entre ambientes (Pseudo- $F=36.8$, $p<0.01$) e para zonas somente nos recifes (Pseudo- $F=2.8$, $p=0.01$). A SIMPER indicou os táxons que mais contribuíram com a dissimilaridade entre os ambientes (dissimilaridade total de 99,7%) e zonas do recife (dissimilaridade total de 62,8%) (Tabela 4.3).

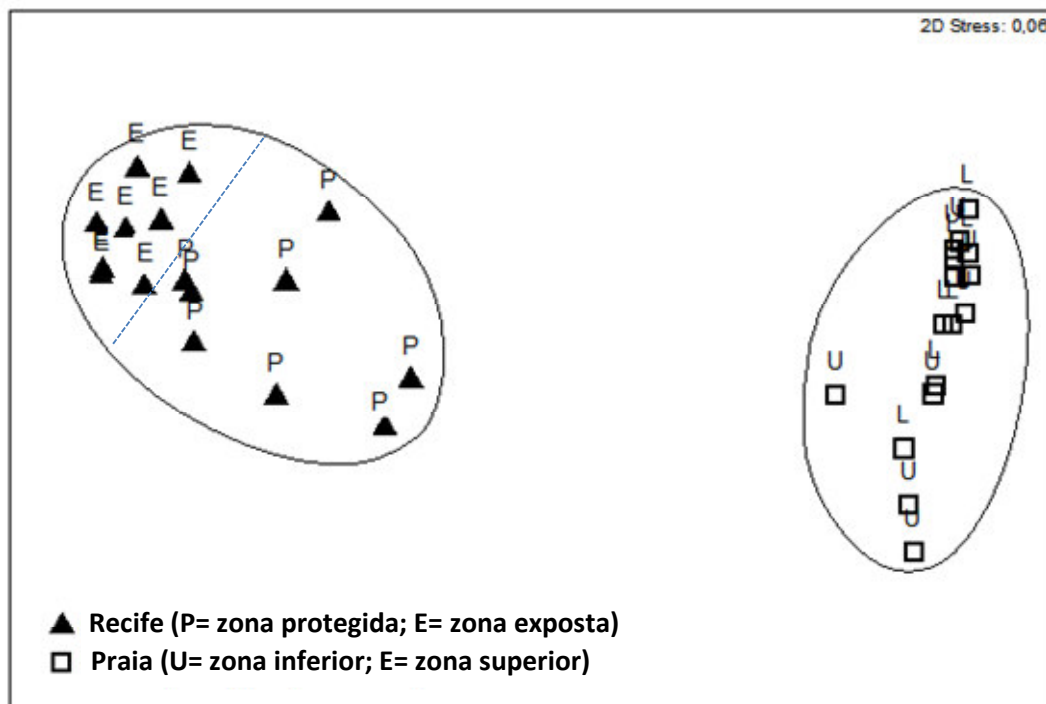


Figura 4.5. Representação bidimensional no MDS de amostras da macrofauna de diferentes ambientes (recifes e praia) e zonas (exposta e protegida/ inferior e superior). Círculos representam grupos com 30% de similaridade.

A análise CLUSTER, utilizando a matriz de similaridade entre as espécies, revelou a presença de quatro grupos com similaridade próxima a 40% (Figura 4.5). O primeiro (A) é formado pelas espécies mais comuns e abundantes na praia (o camarão fantasma *L. siriboia* e os poliquetos *Orbinia* sp., *Armandia* sp. e *Nephtys simoni*). O segundo grupo (B) reúne aquelas mais freqüentes e abundantes na zona exposta do recife, com grande diversidade de grupos taxonômicos (vermes, anêmonas, moluscos e crustáceos). O grupo (C) e (D) foram constituídos por táxons que comparativamente foram mais abundantes e/ou apenas ocorrem na zona protegida de recifes (principalmente artrópodes, crustáceos e insetos) e superior de praias (*Donax striatus*, *Aedicira* sp. e *Glicynde* sp.).

Tabela 4.3. Dissimilaridade entre as amostras de diferentes ambientes (recife e praia) e zonas (exposta e protegida/ inferior e superior). Os táxons que contribuíram com cerca de 50% da dissimilaridade entre os tratamentos estão ordenadas em ordem decrescente. > = Indicação de onde foram registrados os maiores valores de densidade média do táxon.

Ambientes (Dissimilaridade média entre os grupos = 99,7)					
Táxon		Av. Diss	Diss /SD	Contrib. (%)	Contrib. Acum. (%)
<i>Cyrtopleura costata</i>	>recife	7,29	0,92	7,31	7,31
<i>Armandia</i> sp.	>praia	6,69	0,78	6,71	14,02
<i>Mediosmastus</i> sp.	>recife	5,32	1,32	5,33	19,35
<i>Bunodosoma cangicum</i>	>recife	4,56	0,77	4,57	23,92
Tubificinae	>recife	3,82	0,81	3,83	27,75
Nemertea	>recife	3,82	0,44	3,83	31,58
<i>Nereis oligohalina</i>	>recife	3,35	1,27	3,36	34,94
<i>Hiatella artica</i>	>recife	3,28	1,22	3,29	38,23
<i>Sphenia fragilis</i>	>recife	2,94	0,63	2,95	41,18
<i>Orbinia</i> sp.	>praia	2,51	0,65	2,52	43,70
<i>Nephtys simoni</i>	>praia	2,36	0,59	2,37	46,07
<i>Capitella</i> sp.	>recife	2,22	0,58	2,23	48,29
<i>Syllis garciai</i>	>recife	2,10	1,10	2,11	50,40
<i>Eulalia viridis</i>	>recife	2,07	0,91	2,07	52,47
<i>Crassostrea</i> sp.	>recife	1,96	0,96	1,96	54,44
RECIFE - ZONAS (Dissimilaridade média entre os grupos = 62,8)					
Táxon		Av. Diss	Diss/SD	Contrib. (%)	Contrib. Acum. (%)
Turbellaria	>exposta	3,31	3,76	6,49	6,49
<i>Allita succinea</i>	>exposta	2,56	1,50	5,00	11,49
<i>Leuzonia</i> sp.	>exposta	2,13	1,44	4,17	15,66
<i>Nereis oligohalina</i>	>exposta	2,12	1,57	4,15	19,81
<i>Mediosmastus</i> sp.	>exposta	2,09	1,10	4,09	23,90
Tubificinae	>protegida	2,00	1,16	3,91	27,81
<i>Anachis obesa</i>	>exposta	1,94	1,30	3,80	31,61
<i>Epitonium</i> sp.	>exposta	1,87	1,15	3,65	35,26
<i>Sphaeromopsis mourei</i>	>protegida	1,82	1,27	3,57	38,84
Nemertea	>exposta	1,77	1,16	3,47	42,31
<i>Crassostrea</i> sp.	>exposta	1,75	1,26	3,43	45,74
<i>Sphenia fragilis</i>	>exposta	1,73	1,29	3,39	49,13

Av. Diss= média da dissimilaridade; Diss/SD= quociente entre a dissimilaridade média e seu desvio padrão; Contrib.= valor de contribuição para dissimilaridade total; Contrib. Acum. = Valor cumulativo da contribuição dos táxons.

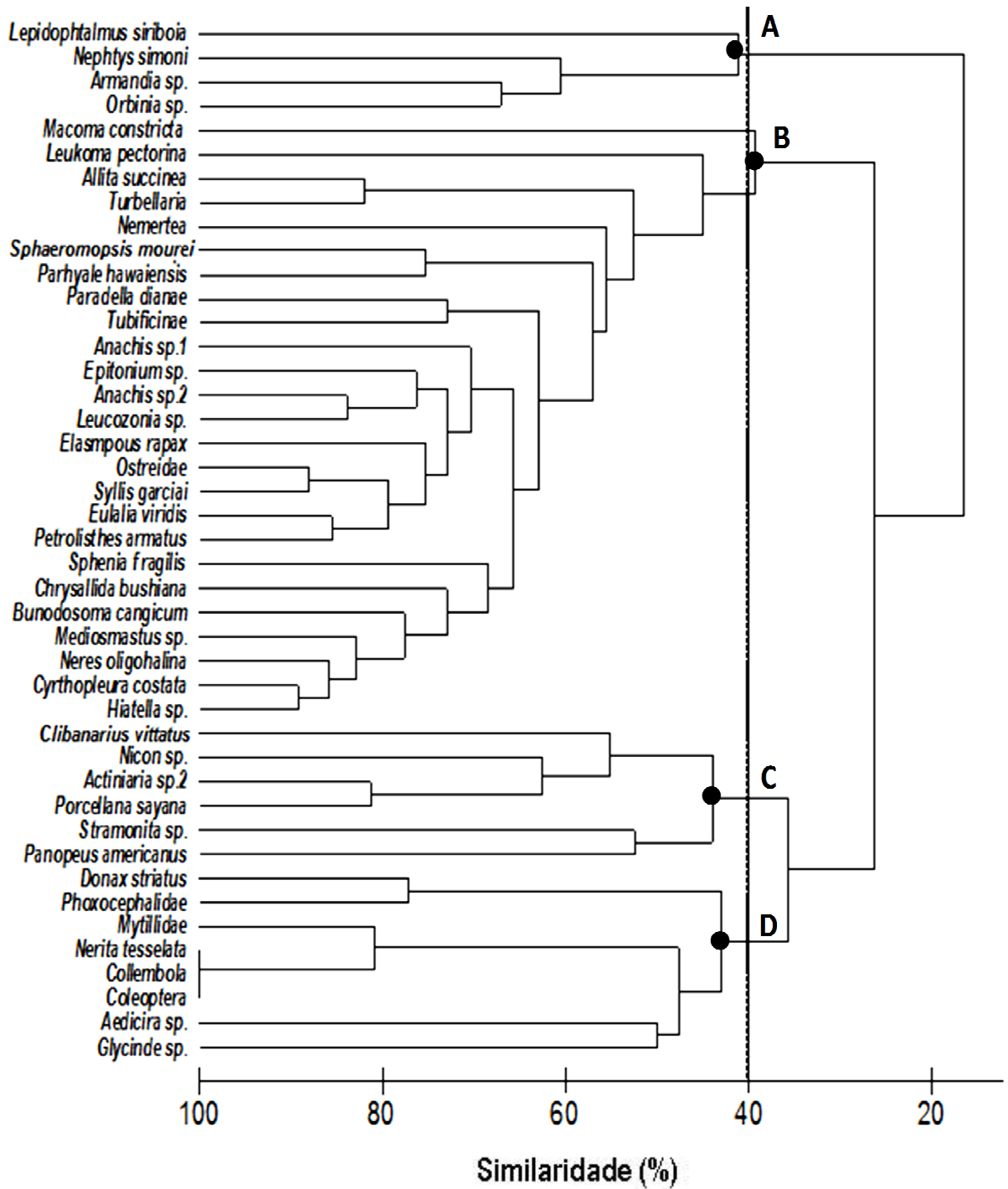


Figura 4.6. Resultado da análise de agrupamento (CLUSTER) utilizando a matriz de similaridade (índice de Bray-Curtis) entre as espécies mais abundantes (abundância relativa > 10%) da macrofauna.

4.4. DISCUSSÃO

4.4.1. Efeito da presença do engenheiro de ecossistemas

Além de uma clara mudança topográfica na paisagem, o recife de *S. wilsoni* ofereceu um substrato com características distintas da praia arenosa adjacente. A maior heterogeneidade textural e de teores de matéria orgânica nos recifes refletem a capacidade de seleção dos seus construtores e a deposição de materiais nas construções. Sabelarídeos são capazes de selecionar grãos de areia e outros elementos de igual tamanho (fragmentos de conchas, valvas de foraminíferos etc.) e uni-los por meio de um cimento protéico de alta coesão (Vovelle, 1965, Fournier *et al.*, 2010). As espécies podem utilizar nos seus tubos um amplo espectro de classes de grãos, que varia conforme a idade e tamanho do órgão construtor dos vermes (Gruet, 1984). Embora, não seja utilizada na construção, uma proporção significativa de grãos finos (silte e argila) e matéria orgânica pode ser capturada passivamente do fluxo d'água, assim como podem ter origem no acúmulo fezes dos vermes (Vovelle, 1965, Gruet, 1984, Naylor & Viles, 2000). Vovelle (1965) e Naylor & Viles (2000) observaram que nos tubos de *S. alveolata*, o material fino fica preso em fendas e no lúmen dos tubos, não fazendo parte da matriz cimentada e, portanto, estaria disponível para colonização de outros organismos.

Sabelarídeos são capazes de colonizar ambientes fisicamente perturbados, como zonas de arrebentação de praias (Gore *et al.*, 1978) e canais estuarinos com fortes correntes (Mettam, 1992), onde a fauna bentônica é naturalmente pobre ou ausente, devido à alta energia, mobilidade e homogeneidade dos sedimentos. A construção de recifes nessas áreas contribui para a estabilização de grandes montantes de sedimentos, amenizam os impactos físicos (Kirtley, 1967, Kirtley &

Tanner, 1968) e representa um substrato abrigado e único para o estabelecimento da fauna (Mettam, 1992).

Concordando com esse padrão, a macrofauna dos recifes de *S. wilsoni* foi completamente diferente daquela que habita o sedimento arenoso adjacente, assim como a encontrada em outras praias amazônicas (Rosa Filho *et al.*, 2009, Rosa Filho *et al.*, 2011), com mudanças de composição e aumento na densidade e diversidade de organismos. Esses resultados são semelhantes às comparações feitas para recifes de outros sabelarídeos e seus substratos adjacentes (Mettam, 1992, Gherardi & Cassidy, 1994, Hiscock, 2004) e com os resultados de Ataíde *et al.*, (2014) para a meiofauna de recifes *S. wilsoni* na mesma área.

E se por um lado, a fauna do recife foi completamente diferente daquela encontrada nas praias arenosas locais, por outro lado, abriga muitas espécies que são registradas em outros fundos duros (Aviz *et al.*, 2009, Beasley *et al.*, 2010, Moraes & Tony Lee, 2013) e ambientes areno-lamosos e lamosos amazônicos (Beasley *et al.*, 2005, Beasley *et al.*, 2010, Silva *et al.*, 2011, Braga *et al.*, 2013). A fauna dominada por anelídeo, crustáceos e moluscos, contou com táxons típicos de substrato consolidado (por exemplo, mexilhões, ostras e anêmonas), fendas rochosas (por exemplo, caranguejos porcelanídeos e xantídeos) e fundos lamosos (por exemplo, vermes capitelídeos e tubificídeos). A dominância desses grupos e a composição combinada de modos de vida são comuns para construções de sabelarídeos (Gruet, 1971, Gherardi & Cassidy, 1994, Dias & Paula, 2001, Dubois *et al.*, 2002).

A associação de organismos com diferentes estratégias ecológicas resultou em um aumento da riqueza mesmo quando comparado com outros substratos locais. O número de táxons registrados no recife de 64 é bem superior aos de outros ambientes

da ilha, como de 37 encontrados na zona intertidal de praias arenosas (Rosa Filho *et al.*, 2011), 35 nas marismas (Braga *et al.*, 2013) e 40 em manguezais (Monteiro, 2009).

Organismos que formam recifes (engenheiros de ecossistemas alogênicos) comumente constroem habitats estruturalmente complexos e de alta biodiversidade (Holt *et al.*, 1998). O favorecimento à fauna está associado a uma combinação de fatores, incluindo o aumento da complexidade estrutural e a maior oferta de recursos como oxigênio, alimento e abrigo (Bell, 1985, Kovalenko *et al.*, 2012). A maior disponibilidade de microhabitats pode reduzir a competição, assim como a predação e/ou o esgotamento de presas, favorecendo o aumento no número de organismos e espécies (Kovalenko *et al.*, 2012).

Nos recifes de sabelarídeos tubos consolidados fornecem um substrato duro para a fixação de organismos incrustantes (Achary, 1969, Gruet, 1971). As fendas e tubos vazios, assim como a areia e lama depositados nestes espaços, são ambientes colonizáveis que não seriam encontrados sem a presença dessas construções (Gruet, 1971). Os recifes são também locais de grande disponibilidade alimentar, seja para carnívoros que têm como presas a fauna críptica associada e os próprios sabelarídeos (Gore *et al.*, 1978, Porras *et al.*, 1996), seja para comedores de depósitos, que se alimentam do material orgânico depositado, organismos mortos, fezes e pseudofezes (Gore *et al.*, 1978, Porras *et al.*, 1996). Os valores relativamente elevados de clorofila-*a* ($\approx 20 \mu\text{g.cm}^{-2}$) registrados nesses recifes (Ataide *et al.*, 2014) ainda indica disponibilidade de perifíton para raspadores herbívoros.

A importância dos sabelarídeos como fonte direta de alimento tem sido indicada na literatura, sendo vários organismos citados como seus predadores, como: peixes *Blennius pholis* (Wilson, 1971); siris *Carcinus maenas* (Wilson, 1971);

caranguejos *Menippe nodifrons*, *Panopeus bermudensis* e *Pachygrapsus transversus* (Gore *et al.*, 1978); camarões-pistola *Synalpheus fritzmuelleri* (Kirtley & Tanner, 1968); os vermes *Eulalia viridis* (Porras *et al.*, 1996) e nemertíneos (Anádon, 1981); os gastrópodes *Stramonita* spp. (Kirtley & Tanner, 1968, Fausto-Filho & Furtado, 1970) e *Leucozonia nassa* (Fausto-Filho & Furtado, 1970); e os isópodes *Ligia exotica* (Fausto-Filho & Furtado, 1970). Vários outros invertebrados bentônicos são ainda listados como seus potenciais predadores (Simenstad *et al.*, 1979, Porras *et al.*, 1996, La Porta & Nicoletti, 2009).

A presença de organismos com diferentes estratégias de vida, principalmente no modo de alimentação, é uma característica marcante das associações de invertebrados nos recifes de sabelarídeos (Gore *et al.*, 1978, Porras *et al.*, 1996, La Porta & Nicoletti, 2009). Segundo Gore *et al.* (1978) é essa partição de recursos entre as espécies que minimiza o potencial de competição, garantido a coexistência de diferentes populações (Schoener, 1974). O sucesso do estabelecimento de organismos com diferentes modos de vida no recife de *S. wilsoni* é confirmado pela indicação das espécies mais importantes para similaridade da fauna do ambiente. Por exemplo, *Hiatella artica* e *Cyrtopleura costata*, são bivalves filtradores, infaunais e escavadores de substrato (Gustafson *et al.*, 1991, Khalaman, 2005). *Bunodosoma cangicum* (carnívoro) e os juvenis de *Crassostrea* sp. (filtrador) são epifaunais normalmente encontrados nas bordas e fendas dos recifes (*pern. obs*). Os vermes, *Nereis oligohalina* (provável onívoro), *Eulalia viridis* (carnívoro) e Nemertea (carnívoro), são formas errantes extremamente ativas, comuns a diversos substratos, moles e consolidados (Pagliosa & Lana, 2000, Thiel & Kruse, 2001, Pizzolla, 2008). Outros anelídeos são

endofaunais oportunistas, comedores de depósito e típicos de substrato lamoso, como Tubificinae (Caspers, 1980), *Capitella* sp. e *Mediomastus* sp. (Hartman, 1947).

Embora a escassez de informações sobre a taxonomia e distribuição da fauna local não permita afirmações sobre a ocorrência restrita de espécies nos recifes, 22 (Tabela 4.2) das aqui registradas são citadas pela primeira vez na costa amazônica. Os resultados alcançados confirmam *Sabellaria wilsoni* como um engenheiro de ecossistema alogênico, que através de seus recifes modifica o ambiente e altera marcadamente a distribuição dos organismos macrobentônicos. A diversidade e peculiaridade da fauna dos recifes o destacam como um importante substrato para as comunidades bentônicas locais, onde fundos consolidados são naturalmente escassos.

4.4.2. Zonação da fauna

Uma característica marcante do domínio bentônico é a distribuição espacial irregular das espécies, que pode muitas vezes resultar em zonação ou modificação nas comunidades bentônica, com subdivisões em diversas regiões ou andares, onde as condições ecológicas são distintas (Lalli & Parsons, 1997). A distribuição vertical da fauna está relacionada ao gradiente de emersão/dessecação, a ação de ondas e também a outros fatores físicos (dinâmica da maré, temperatura, salinidade, orientação do substrato, heterogeneidade topográfica etc.) e biológicos (predação, competição, herbivoria, recrutamento etc.) (McLachlan, 1980, Somero, 2002, Diele *et al.*, 2010).

Na praia não foram detectadas diferenças na estrutura da macrofauna entre zonas de amostragem. A pequena escala espacial (faixas do médiolitoral inferior) parece ser insuficiente para gerar mudanças na distribuição da fauna. As espécies encontradas nas amostras do substrato arenoso adjacente são as que comumente

habitam a zona inferior do médiolitoral das diversas praias da ilha (Rosa Filho *et al.*, 2011). Em Algodual-Maiandeuá, diferenças faunísticas tendem a ocorrer ao longo de gradientes morfodinâmicos (de praias expostas para protegidas) e andares do litoral (do superior para o inferior)(Rosa Filho *et al.*, 2011).

O recife de *Sabellaria wilsoni* apresentou zonas exposta e protegida com assembléias distintas. Áreas rochosas do entremarés comumente possuem gradientes ambientais em pequenas escalas espaciais, que determinam padrões de zonação dos organismos (Stephenson & Stephenson, 1949). Concordando com o padrão esperado para áreas rochosas (Stephenson & Stephenson, 1949, Thomas, 1985, Davidson, 2005), ocorreu uma redução da abundância, riqueza e diversidade em direção ao nível superior do entremarés.

Áreas mais expostas e erodidas pelas ondas foram mais densas e diversas em fauna associada, mas com menores densidades de *S. wilsoni*. Além da redução no número sabelarídeos, a zona exposta apresentou vermes com menores tamanhos corporais. A exposição hidrodinâmica vem sendo citada como um agente modulador para recifes de sabelarídeos, afetando a biologia (McCarthy *et al.*, 2003), distribuição e o crescimento dos seus construtores (Lomônaco *et al.*, 2012), morfologia dos seus agregados (Gruet, 1986), assim como a fauna associada que se estabelece (Achary, 1969, La Porta & Nicoletti, 2009, Lomônaco *et al.*, 2012).

Lomônaco *et al.*, (2012), estudando recifes de *Sabellaria* spp. no nordeste brasileiro, constatou que agregados expostos às fortes condições de vento e de ondas também apresentaram menor densidade e tamanhos de sabelarídeos, em comparação a outros agregados em áreas mais protegidas. Algumas hipóteses podem explicar esse padrão: i) nas áreas expostas, devido ao constante processo erosivo, a mortalidade é

alta e o tempo de permanência dos vermes é menor, ora são eliminados e substituídos por juvenis (Gruet & Lassus, 1983); ii) a sobrevivência em áreas expostas requer maiores custos energéticos, para captura dos grãos e reconstrução dos tubos, resultando em menor quantidade de energia disponível para a conversão de massa corporal (Lomônaco *et al.*, 2012).

Muito embora a maior energia de ondas possa ser prejudicial aos sabelarídeos, foi benéfica a fauna associada. A eliminação dos vermes construtores representa uma diminuição da competição e mais espaço disponível. Sabelarídeos são exímios competidores, capazes de suprimir outras espécies (Sveshnikov, 1985), seja por seu recobrimento direto através do crescimento dos recifes (Gruet, 1972), ou pela competição por alimento (Porras *et al.*, 1996); ou talvez, por consumir larvas planctônicas e/ou juvenis de outros invertebrados na sua atividade de alimentação, assim como fazem outros filtradores dominantes (Cowden *et al.*, 1984, Andre *et al.*, 1993).

A complexidade estrutural é também um fator importante para explicar diferenças entre zonas de recifes. Essa certamente seria maior em áreas de bordas, quando comparado com porções centrais, mais compactadas. A erosão causada pelas ondas tenderia ainda a aumentar a complexidade do habitat, devido, por exemplo, a abertura de fendas e quebra de blocos (Gruet, 1972, Dubois *et al.*, 2002). Para muitas costas rochosas a variabilidade espacial da fauna em escala de poucos metros é mais relacionada à heterogeneidade do habitat, do que com outras variáveis físicas (emersão, temperatura, força de ondas etc.)(Benedetti-Cecchi & Cinelli, 1997, Araújo *et al.*, 2005). Os ambientes com mais área de superfície, assim como maior variação no número e tamanhos de espaço, podem fornecer espaço habitável para organismos

com uma ampla variedade de tamanhos corporais e diferente grau de mobilidade, aumentando a riqueza de espécies (Bell, 1985, Tokeshi & Arakaki, 2012, St Pierre & Kovalenko, 2014). A heterogeneidade do substrato pode também modificar o padrão hidrodinâmico específico durante a maré alta e influenciar no sombreamento e na intensidade de vento durante a maré baixa (Benedetti-Cecchi & Cinelli, 1997, Araújo et al., 2005).

Dias & Paula (2001) que encontraram maior diversidade de fauna associada e densidade de sabelarídeos em recifes erodidos, quando comparados a recifes desenvolvidos, lembra que a ação de ondas é capaz de remover excretas dos recifes, aumentar a aeração das construções e o suprimento de grãos e alimento. Por outro lado, áreas centrais da plataforma são mais compactadas e provavelmente menos oxigenadas (Gruet, 1971). As maiores proporções de sedimentos finos na zona protegida são uma possível indicação da sua menor lavagem e maior deposição, favorecendo, por exemplo, uma maior densidade de oligoquetos Tubificinae, que são típicos oportunistas em áreas lamosas com restrições de oxigênio (Caspers, 1980).

Além de tubificídeos, outros táxons foram comparativamente mais abundantes ou somente ocorreram nas porções centrais da plataforma. Entre esses estão vários organismos epifaunais (anêmonas, paguros, caracóis, mexilhões e insetos), que se beneficiariam ou não por uma condição mais abrigada de ondas, mas que não seriam necessariamente afetados pelas condições internas do recife. Outros como os caranguejos porcelanídeos e xantídeos, são capazes de escavá-los e criar cavidades propícias para sobrevivência (Gore *et al.*, 1978).

Embora a escala espacial tenha sido pequena, a zona protegida do recife é a mais distante da linha d'água, comparativamente com maior tempo de emersão. Em

costões rochosos a redução da fauna em direção a zona superior é, em geral, associada ao aumento da dessecação (Stephenson & Stephenson, 1949, Thomas, 1985, Davidson, 2005). Artrópodes e moluscos habitualmente apresentam grande tolerância ao estresse térmico, devido a uma gama de vantagens adaptativas, como exoesqueleto (artrópodes), conchas (moluscos) e mecanismos fisiológicos para manter a temperatura corporal e tolerar níveis desidratação (Bliss & Mantel, 1968, Garrity, 1984, Somero, 2002). Moluscos podem também apresentar abertura estreita de conchas e fechamento hermético de valvas (Garrity, 1984). Do mesmo modo, a anêmona *Bunodosoma cangicum*, uma das espécies mais abundantes da zona protegida, é capaz de suportar a dessecação secretando muco a partir da coluna e permanecer com tentáculos completamente fechados na baixa-mar (Melo & Amaral, 2005).

Além dos fatores discutidos, deve-se considerar que diferenças na distribuição dos organismos possam ser também conseqüências de relações biológicas (não avaliadas) entre as próprias espécies associadas, como predação, competição e mecanismos de assentamento e recrutamento, que comumente determinam padrões de zonação em áreas intermarés rochosas (Underwood, 2000).

4.5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Achary G.P.K.** (1969) Sabellariids as associates of other invertebrates and their role in the formation of benthic communities. *Journal of the Marine Biological Association of India*, **11**(1-2), 198-202.
- Anádon N.** (1981) On the reefs of *Sabellaria alveolata* (L.) (Polychaeta, Sedentaria) from the Ria de Vigo (Nw of Spain). *Investigacion Pesquera*, **45**(1), 105-122.
- Andre C., Jonsson P.R. and Lindegarth M.** (1993) Predation on settling bivalve larvae by benthic suspension feeders: the role of hydrodynamics and larval behaviour. *Marine Ecology Progress Series*, **97**(2), 183-192.
- Araujo da Silva C., Souza-Filho P.W.M. and Rodrigues S.W.P.** (2009) Morphology and modern sedimentary deposits of the macrotidal Marapanim Estuary (Amazon, Brazil). *Continental Shelf Research*, **29**(3), 619-631.
- Araújo R., Bárbara I., Sousa-Pinto I. and Quintino V.** (2005) Spatial variability of intertidal rocky shore assemblages in the northwest coast of Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **64**(4), 658-670.
- Ataide M.B., Venekey V., Filho J.S.R. and dos Santos P.J.P.** (2014) Sandy reefs of *Sabellaria wilsoni* (Polychaeta: Sabellariidae) as ecosystem engineers for meiofauna in the Amazon coastal region, Brazil. *Marine Biodiversity*, **44**(3), 403-413.
- Aviz D., Mello C.F. and Silva P.F.** (2009) Macrofauna associada às galerias de *Neoteredo reynei* (Bartsch, 1920) (Mollusca: Bivalvia) em troncos de *Rhizophora mangle* Linnaeus durante o período menos chuvoso, em manguezal de São Caetano de Odivelas, Pará (costa norte do Brasil). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais*, **4**(1), 47-55.
- Ball D.F.** (1964) Loss-on-ignition as an estimate of organic matter and organic carbon in non-calcareous soils. *Journal of Soil Science*, **15**(1), 84-92.
- Beasley C.R., Fernandes C.M., Gomes C.P., Brito B.A., dos Santos S.M.L. and Tagliaro C.H.** (2005) Molluscan diversity and abundance among coastal habitats of northern Brazil. *Ecotropica-Bonn*, **11**(1-2), 9-20.
- Beasley C.R., Fernandes M.E.B., Figueira E.A.G., Sampaio D.S., Melo K.R. and Barros R.S.** (2010) Mangrove Infauna and sessile epifauna. In Saint-Paul U. and Schneider H. (eds) *Mangrove dynamics and management in North Brazil*. vol. 211: Springer Berlin Heidelberg, pp 109-123. [Ecological Studies.
- Bell S.S.** (1985) Habitat complexity of polychaete tube-caps: Influence of architecture on dynamics of a meioepibenthic assemblage. *Journal of Marine Research*, **43**(3), 647-671.
- Benedetti-Cecchi L. and Cinelli F.** (1997) Spatial distribution of algae and invertebrates in the rocky intertidal zone of the Strait of Magellan: are patterns general? *Polar Biology*, **18**(5), 337-343.
- Bliss D.E. and Mantel L.H.** (1968) Adaptations of crustaceans to land: a summary and analysis of new findings. *American Zoologist*, **8**(3), 673-685.
- Bosa C.R. and Masunari S.** (2002a) Crustáceos decápodos associados aos bancos de *Phragmatopoma caudata* (Kroeyer) (Polychaeta, Sabellariidae) na praia de Caiobá, Matinhos, Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia*, **19**(1), 117-133.

- Bosa C.R. and Masunari S.** (2002b) Peracáridos associados aos bancos de *Phragmatopoma caudata* (Kröyer) (Polychaeta, Sabellariidae) na praia de Caiobá, Matinhos, Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia*, **19**(1), 135-147.
- Braga C.F., Silva R.F., Filho J.S.R. and Beasley C.R.** (2013) Spatio-temporal changes in macroinfaunal assemblages of tropical saltmarshes, northern Brazil *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, **8**(4), 282-298
- Camargo M.G.** (2005) SYSGRAN - Análises e gráficos sedimentológicos. Centro de Estudos do Mar, Universidade Federal do Paraná.
- Caspers H.** (1980) The relationship of saprobial conditions to massive populations of tubificids. In Brinkhurst R. and Cook D. (eds) *Aquatic Oligochaete Biology*. Springer US, pp 503-505.
- Cowden C., Young C.M. and Chia F.S.** (1984) Differential predation on marine invertebrate larvae by two benthic predators. *Marine Ecology Progress Series*, **14**(2-3), 145-149.
- Cuddington K., Byers J.E., Wilson W.G. and Hastings A.** (2011) *Ecosystem engineers: plants to protists*: Elsevier Science.
- Davidson I.C.** (2005) Structural gradients in an intertidal hard-bottom community: examining vertical, horizontal, and taxonomic clines in zoobenthic biodiversity. *Marine Biology*, **146**(4), 827-839.
- Dias A.S. and Paula J.** (2001) Associated fauna of *Sabellaria alveolata* colonies on the central coast of Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **81**(1), 169-170.
- Diele K., Koch V., Abrunhosa F.A., de Farias Lima J. and de Jesus de Brito Simith D.** (2010) The Brachyuran crab community of the Caeté Estuary, North Brazil: species richness, zonation and abundance. In Saint-Paul U. and Schneider H. (eds) *Mangrove Dynamics and Management in North Brazil*. vol. 211: Springer Berlin Heidelberg, pp 251-263. [Ecological Studies.
- Dubois S., Retiere C. and Olivier F.** (2002) Biodiversity associated with *Sabellaria alveolata* (Polychaeta : Sabellariidae) reefs: effects of human disturbances. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **82**(5), 817-826.
- Egerton S.** (2014) Distribution mapping and health assessment of honeycomb worm, *Sabellaria alveolata*, reefs on Heysham Flat, Lancashire. *North Western Inshore Fisheries and Conservation Authority*, 65.
- Fausto-Filho J. and Furtado E.** (1970) Nota preliminar sobre a fauna das colônias de Sabellariidae do litoral do Estado do Ceará (Annelida, Sedentaria). *Revista Brasileira de Biologia*, **30**(2), 285-289.
- Folk R.L. and Ward W.C.** (1957) *Brazos River Bar: A Study in the Significance of Grain Size Parameters*.
- Fournier J.** (2010) *Bibliography of coastal worm-reefs species of the world (1950-2010)* Dinard: CNRS/MNHN.
- Fournier J., Etienne S. and Le Cam J.-B.** (2010) Inter- and intraspecific variability in the chemical composition of the mineral phase of cements from several tube-building polychaetes. *Geobios*, **43**(2), 191-200.

Fransozo A. and Bertini G. (2001) Population structure and breeding period of *Pachycheles monilifer* (Dana) (Anomura, Porcellanidae) inhabiting sabellariid sand reefs from the littoral coast of São Paulo State, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **18**(1), 197-203.

Garrity S.D. (1984) Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. *Ecology*, **65**(2), 559-574.

George C.L. and Warwick R.M. (1985) Annual macrofauna production a hard-bottom reef community. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **65**(3), 713-735.

Gherardi F. and Cassidy P.M. (1994) Macrobenthic associates of bioherms of the polychaete *Sabellaria cementarium* from northern Puget-Sound, Washington. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **72**(3), 514-525.

Gore R.H., Scotto L.E. and Becker L.J. (1978) Community composition, stability, and trophic partitioning in decapod crustaceans inhabiting some sub-tropical sabellariid worm reefs - studies on decapod crustacea from indian river region of Florida. 4. *Bulletin of Marine Science*, **28**(2), 221-248.

Gram R. (1968) A Florida sabellariidae reef and its effect on sediment distribution. *Journal of Sedimentary Petrology*, **38**(3), 863-868.

Gruet Y. (1971) Morphologie, croissance et faune associée des récifs de *Sabellaria alveolata* (Linné) de la Bernerie-en-Retz (Loire Atlantique). *Tethys*, **3**(2), 321-380.

Gruet Y. (1972) Aspects morphologiques et dynamiques de constructions del'Annélide Polychète *Sabellaria alveolata* (Linné). *Revue des Travaux del' Institut des Pêches Maritimes*, **36**(2), 131-161.

Gruet Y. (1984) Granulometric evolution of the sand tube in relation to growth of the polychaete annelid *Sabellaria alveolata* (Linne) (Sabellariidae). *Ophelia*, **23**(2), 181-193.

Gruet Y. (1986) Spatiotemporal changes of sabellarian reefs built by the sedentary polychaete *Sabellaria alveolata* (Linne). *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I*, **7**(4), 303-319.

Gruet Y. and Lassus P. (1983) Contribution à l'étude de la biologie reproductive d'une population naturelle de l'annélide polychète *Sabellaria alveolata* (Linné). *Annales de l'Institut Océanographique de Paris*, **59**(2), 127-140.

Gustafson R.G., Creswell R.L., Jacobsen T.R. and Vaughan D.E. (1991) Larval biology and mariculture of the angelwing clam, *Cyrtopleura costata*. *Aquaculture*, **95**(3-4), 257-279.

Hartman (1947) Polychaetous annelids. Part VII. Capitellidae. *Allan Hancock Pacific Expeditions*, **10**(391-481).

Hendrick V.J. and Foster-Smith R.L. (2006) *Sabellaria spinulosa* reef: a scoring system for evaluating 'reefiness' in the context of the Habitats Directive. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **86**(4), 665-677.

Hiscock K. (2004) Ross worm *Sabellaria spinulosa* - notes on status and marine natural heritage importance. 1-2.

Holt T.J., Rees E.I., Hawkins S.J. and Seed R. (1998) Biogenic reefs (volume IX). an overview of dynamic and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. *Scottish Association for Marine Science (UK Marine SACs Project)*, 170.

Jones C.G. and Gutiérrez J.L. (2007) On the purpose, meaning, and usage of the physical ecosystem engineering concept. In Cuddington C., Byers J.E., Wilson H.G. and Hastings A. (eds) *Ecosystem engineers plants to protists*. vol. 4, Amsterdam: Elsevier-Academic Press, pp 3-20.

Jones C.G., Gutiérrez J.L., Byers J.E., Crooks J.A., Lambrinos J.G. and Talley T.S. (2010) A framework for understanding physical ecosystem engineering by organisms. *Oikos*, **119**(12), 1862-1869.

Jones C.G., Lawton J.H. and Shachak M. (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, **69**(3), 373-386.

Khalaman V.V. (2005) Testing the hypothesis of tolerance strategies in *Hiatella arctica* L. (Mollusca: Bivalvia). *Helgoland Marine Research*, **59**(3), 187-195.

Kirtley D.W. (1967) Worm reefs as related to beach stabilization. *Shore and Beach*, **35**(2), 31-34.

Kirtley D.W. and Tanner W.F. (1968) Sabellariid worms - builders of a major reef type. *Journal of Sedimentary Petrology*, **38**(1), 73-8.

Kovalenko K.E., Thomaz S.M. and Warfe D.M. (2012) Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia*, **685**(1), 1-17.

La Porta B. and Nicoletti L. (2009) *Sabellaria alveolata* (Linnaeus) reefs in the central Tyrrhenian Sea (Italy) and associated polychaete fauna. In Maciolek N.J. and Blake J.A. (eds) *Proceedings of the 9th International Polychaete Conference*. vol. 2, pp 527-536. [Zoosymposia.

Lalli C.M. and Parsons T.R. (1997) Chapter 8 - Benthic communities. In Lalli C.M. and Parsons T.R. (eds) *Biological oceanography: an introduction (Second Edition)*. Oxford: Butterworth-Heinemann, pp 196-246.

Lana P.C. and Bremec C.S. (1994) Sabellariidae (Annelida, Polychaeta) from south America In Dauvin J.C., Laubier L. and Reish D.J. (eds.) *Conférence internationale des Polychètes*. vol. 162, Paris: Mémoires Muséum National d'Histoire Naturelle, pp 211-222.

Lana P.D. and Gruet Y. (1989) *Sabellaria wilsoni* sp-n (Polychaeta, Sabellariidae) from the southeast coast of Brazil. *Zoologica Scripta*, **18**(2), 239-244.

Lomônaco C., Santos A.S. and Martin C.L. (2012) Effects of local hydrodynamic regime on the individual's size in intertidal *Sabellaria* (Annelida: Polychaeta: Sabellariidae) and associated fauna at Cabo Branco beach, north-east Brazil. *Marine Biodiversity Records*, **4**, 1-7.

Main M.B. and Nelson W.G. (1988) Sedimentary characteristics of sabellariid worm reefs (*Phragmatopoma lapidosa* Kinberg). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **26**(1), 105-109.

McCarthy D.A., Young C.M. and Emson R.H. (2003) Influence of wave-induced disturbance on seasonal spawning patterns in the sabellariid polychaete *Phragmatonoma lapidosa*. *Marine Ecology Progress Series*, **256**, 123-133.

McLachlan A. (1980) Intertidal zonation of macrofauna and stratification of meiofauna on high energy sandy beaches in the Eastern Cape, South Africa. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, **44**(2), 213-223.

Melo K.V. and Amaral F.D. (2005) Ampliação da distribuição das anêmonas-do-mar (Cnidaria, Actiniaria) no Estado de Pernambuco, Brasil. *Tropical Oceanography*, **33**(1), 19-31.

- Mettam C.** (1992) The influence of *Sabellaria* reefs on sublittoral community structure. *Polychaete research newsletter*, **14**, 1-3.
- Micheletti-Flores C.V. and Negreiros-Fransozo M.L.** (1999) Porcellanid crabs (Crustacea, Decapoda) inhabiting sand reefs built by *Phragmatopoma lapidosa* (Polychaeta, Sabellariidae) at Paranapuã Beach, São Vicente, SP, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, **59**(1), 63-73.
- Monteiro V.F.** (2009) *Eficiência de diferentes abordagens metodológicas e caracterização das associações macrobentônicas estuarinas da zona costeira amazônica*. Master (Ecologia Aquática e Pesca), Universidade Federal do Pará, Belém.
- Morais G.C. and Tony Lee J.** (2013) Intertidal benthic macrofauna of rare rocky fragments in the Amazon region. *Revista de Biología Tropical*, **62**(1), 69-86.
- Naylor L.A. and Viles H.A.** (2000) A temperate reef builder: an evaluation of the growth, morphology and composition of *Sabellaria alveolata* (L.) colonies on carbonate platforms in South Wales. *Carbonate Platform Systems: Components and Interactions*, **178**, 9-19.
- Pagliosa P.R. and Lana P.C.** (2000) Population dynamics and secondary production of *Nereis Oligohalina* (Nereididae: Polychaeta) from a subtropical marsh in southeast Brazil. *Bulletin of Marine Science*, **67**(1), 259-268.
- Pereira L.C.C., Sozinho da Silva N.I., da Costa R.M., Asp N.E., da Costa K.G. and Vila-Concejo A.** (2012) Seasonal changes in oceanographic processes at an equatorial macrotidal beach in northern Brazil. *Continental Shelf Research*, **43**, 95-106.
- Pinheiro M.A.A., Bertini G., Fernandes-Góes L. and Fransozo A.** (1997) Decapod Crustaceans associated to sand reefs of *Phragmatopoma lapidosa* (Kinberg, 1867) (Polychaeta, Sabellariidae), at Praia Grande, Ubatuba, SP, Brazil. *Nauplius*, **5**(2), 77-83.
- Pizzolla P.** (2008) *Eulalia viridis*. Green-leaf worm. *Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information Sub-programme [on-line]*. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom.
- Porras R., Bataller J.V., Murgui E. and Torregrosa M.T.** (1996) Trophic structure and community composition of polychaetes inhabiting some *Sabellaria alveolata* (L) reefs along the Valencia Gulf Coast, Western Mediterranean. *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I*, **17**(4), 583-602.
- Power M.E.** (1997) Estimating impacts of a dominant detritivore in a neotropical stream. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**(2), 47-49.
- Rosa Filho J.S., Almeida M.F. and Aviz D.** (2009) Spatial and temporal changes in the benthic fauna of a macrotidal Amazon sandy beach, Ajuruteua, Brazil *Journal of Coastal Research*, **SI** (56 (Proceedings of the 10th International Coastal Symposium)), 1796 - 1780.
- Rosa Filho J.S., Gomes T.P., Almeida M.F. and Silva R.F.** (2011) Benthic fauna of macrotidal sandy beaches along a small-scale morphodynamic gradient on the Amazon coast (Algodoal Island, Brazil). *Journal of Coastal Research*, **64**, 435-439.
- Schoener T.W.** (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science*, **185**(4145), 27-39.
- Silva R.F., Rosa Filho J.S., Souza S.R. and Souza-Filho P.W.** (2011) Spatial and temporal changes in the structure of soft-bottom benthic communities in an Amazon estuary (Caete estuary, Brazil). *Journal of Coastal Research*, **64**, 440-444.

Simenstad C.A., Miller B.S., Nyblade C.F., Thornburgh K. and Bledsoe L.J. (1979) Food web relationships of Northern Puget Sound and the Strait of Juan de Fuca: a synthesis of the available knowledge. In Environmental Protection Agency O.o.E.E.a.T. (ed.) vol. 600/7, pp 79-259.

Somero G.N. (2002) Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: optima, limits, and costs of living. *Integrative and Comparative Biology*, **42**(4), 780-789.

St Pierre J.I. and Kovalenko K.E. (2014) Effect of habitat complexity attributes on species richness. *Ecosphere*, **5**(2).

Stephenson T.A. and Stephenson A. (1949) The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *Journal of Ecology*, **37**(2), 289-305.

Sveshnikov V.A. (1985) The life-history of the polychaetes (Polychaeta). *Issledovaniya Fauny Morei*, **34**, 112-117.

Thiel M. and Kruse I. (2001) Status of the Nemertea as predators in marine ecosystems. *Hydrobiologia*, **456**, 21-32.

Thomas M.L.H. (1985) Littoral community structure and zonation on the rocky shores of Bermuda. *Bulletin of Marine Science*, **37**(3), 857-870.

Tokeshi M. and Arakaki S. (2012) Habitat complexity in aquatic systems: fractals and beyond. *Hydrobiologia*, **685**(1), 27-47.

Underwood A.J. (2000) Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **250**(1-2), 51-76.

Vovelle J. (1965) Le tube de *Sabellaria alveolata* (L.). Annelide Polychete Hermellidae et son ciment: Étude écologique, expérimentale, histologique et histochimique. *Archives de zoologie experimentale et generale*, **106**, 1-187.

Wilson D.P. (1971) *Sabellaria* colonies at Duckpool, North Cornwall, 1961-1970. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom*, **51**(3), 509-580.

Wright J.P. and Jones C.G. (2006) The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: Progress, limitations, and challenges. *Bioscience*, **56**(3), 203-209.

CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS

O presente estudo deu um passo inicial para a compreensão do funcionamento dos recifes de Sabellariidade na costa amazônica brasileira. Embora diversos padrões observados em águas temperadas tenham sido confirmados, vários aspectos sobre a biologia da espécie construtora e dinâmica da fauna associada estão diretamente relacionados ao clima tropical amazônico.

Recifes biológicos são habitats extremamente raros na Zona Costeira Amazônica, o que faz das construções de *Sabellaria wilsoni* vitais para a manutenção da biodiversidade local. Até o momento, *S. wilsoni* é a única espécie de sabelarídeo registrada na costa amazônica e a formação de extensos recifes é uma condição singular ao longo de sua distribuição no Atlântico. A ocorrência desses recifes indica que os recursos encontrados possam ser ideais e que os afloramentos rochosos da Ilha de Algodual-Maiandeuá, assim como em outras áreas do nordeste paraense, são essenciais para a conservação da espécie.

As modificações sazonais da hidrodinâmicas determinaram os momentos de crescimento e destruição dos seus recifes na ilha. A espécie, que assim como outros sabelarídeos mostra alta capacidade de persistir em ambientes instáveis, respondeu aos distúrbios naturais potencializando sua reprodução e possivelmente o momento para o assentamento massivo. A hidrodinâmica indica ser um fator importante na distribuição da espécie, mesmo dentro de recifes já estabelecidos. Várias lacunas nesse campo ficam em aberto, como: necessidade de medição direta de ondas e correntes nos locais, graus de tolerância da espécie às condições físicas, duração do período larval, dispersão, transporte e comportamento (no assentamento e metamorfose) das larvas, mecanismos pós-recrutamento e conectividade entre subpopulações locais.

Na Ilha de Algodual-Maiandeuá a extensão, proximidade e tamanho dos elementos do substrato rochoso parecem ser os principais determinantes do grau de desenvolvimentos

dos recifes nas praias arenosas, os quais se apresentam como extensas plataformas (áreas com fragmentos rochosos) ou cogumelos (sobre matacões). Esses recifes são sistemas altamente dinâmicos e resilientes, que passam por períodos de destruição e rápida reconstrução. A dinâmica estrutural do recife influenciou fortemente o estabelecimento da macrofauna associada, concordando com padrões já observados na literatura de águas temperadas. Recifes com maior complexidade (cogumelos/destruídos) foram mais propícios ao estabelecimento da fauna, quando comparado com formas mais desenvolvidas (plataforma) e saudáveis (em crescimento e com alta densidade de construtores). A ocorrência de distúrbios (destruição dos recifes e redução do número de sabelarídeos) e as condições de salinidade (oligohalina e euhalina) do estuário podem ser consideradas os principais agentes sazonais na estruturação da fauna associada. Um amplo campo de discussões sobre os efeitos das perturbações físicas no funcionamento do habitat poderá ser explorado. Estudos experimentais podem ser facilmente desenvolvidos, tendo em vista a boa acessibilidade, facilidade para coleta e rápida resposta em termos de recolonização.

Os futuros estudos abordando mudanças morfológicas dos recifes sobre a biota devem utilizar melhores atributos físicos para caracterizar os tipos e fases estruturais das construções, tais com: área de cobertura do recife sobre o substrato, rugosidade das machas, densidade e orientação de tubos e proporção de massa morta (tubos vazios e comatados) e viva (tubos ocupados por vermes construtores). Outros tipos de agregados de *S. wilsoni* podem também ser explorados na ilha, pois formações menos desenvolvidas ocorrem sobre fragmentos em áreas lamosas protegidas e paredões rochosos em áreas expostas.

Os recifes de *S. wilsoni* foram habitat para uma grande diversidade (um total de 168 táxons) de organismos macrobentônicos, comparativamente mais abundantes e diversos que o substrato arenoso adjacente. A fauna do recife foi composta, sobretudo, por espécies

que habitam fundos duros e substratos lamosos e areno-lamosos locais. Embora seja prematuro falar sobre endemismo numa região tão pouco estudada, destaca-se a ocorrência de pelo menos 22 espécies nunca antes citadas para a costa amazônica. Esses são resultados relevantes para a valoração do ambiente, pois em diversas partes do mundo, os recifes de sabelarídeos são reconhecidos como habitats de alta diversidade, mais ricos e produtivos que substratos adjacentes, o que têm justificado ações governamentais para seu monitoramento e conservação. Nesse sentido, os dados produzidos são relevantes e necessários de divulgação para órgãos gestores, ora a Ilha de Algodoal-Maiandeuá, que é uma Área de Proteção Ambiental, ainda não tem plano de manejo que é uma ferramenta indispensável para gerenciar o uso sustentável e a conservação dos recursos naturais.

Embora os resultados tenham ratificado o papel dos sabelarídeos como engenheiros de ecossistemas, outros aspectos devem ser investigados. Ainda é necessário determinar os efeitos da presença das construções sobre outras características ambientais e realizar comparações com resultados menos óbvios, como com áreas de fragmentos rochosos sem recife e outros substratos mistos de semelhante heterogeneidade. Isso seria importante para identificar possíveis efeitos deletérios, como exclusão de espécies que possam ser competidores diretos com sabelarídeos por substrato duro, como acontece com epifaunais sésseis (algas, cracas, ostras e mexilhões) em costas temperadas. Os efeitos específicos da presença dos vermes construtores devem ser avaliados, esclarecendo seu papel como presa, hospedeiro, competidor (por espaço e alimento) e predador de larvas e juvenis de outros invertebrados.

Embora um grande esforço tenha sido realizado afim elucidar a composição da macrofauna associada, a determinação taxonômica mais específica de muitos grupos de organismos se faz necessária, para se conhecer a real diversidade das associações e avaliar respostas em níveis individuais. Igualmente, a história de vida das espécies precisa ser

conhecida, considerando a função dos recifes e dos demais substratos adjacentes onde ocorrem.

De forma geral, são necessários futuros estudos em maior escala espacial e temporal, a fim de confirmar os padrões observados. Mesmo diante das claras modificações sazonais, escalas anuais são comumente referidas para sabelarídeos em águas temperadas e alterações em algumas machas, nem sempre refletem toda a modificação que ocorre em termos de costa. Portanto, é plausível que em outras porções (por ex. áreas mais abrigadas ou mais expostas) e profundidades (por exemplo, no infralitoral) do litoral amazônico, novos padrões de colonização possam ser revelados, tendo em vista à ação de outras forçantes, diferentes intensidades e amplitudes hidrodinâmicas.

ESTUDOS COMPLEMENTARES

Além dos estudos apresentados nos capítulos da tese, dados referentes ao período de coleta servirão para a produção dos seguintes trabalhos:

- i) **Dinâmica populacional e produção secundária do verme *Sabellaria wilsoni*:** esse trabalho utilizará dados coletados ao longo de um ano de amostragem, com medições morfométricas e biomassa de organismos, numa maior escala espacial do recife em plataforma (conforme coletadas do Capítulo II). Espera-se obter estimativas dos parâmetros de crescimento da espécie, informações mais relevantes sobre recrutamento e produtividade do habitat.

- ii) **Os recifes de *Sabellaria wilsoni* como habitats vitais para a macrofauna bentônica:** esse trabalho utilizará os dados coletados da macrofauna durante um ano de amostragem (Capítulo II), com a escolha de algumas espécies (por exemplo, *Allita succinea*, *Leukoma pectorina*, *Cyrtopleura costata*, *Alpheus armilatus*, *Petrolisthes armatus*, *Menippe nodifrons*, *Paradella diana* e *Elasmopus rapax*). Para essas além da abundância, dados morfométricos e outros aspectos biológicos (por ex. sexo, maturidade, presença de fêmeas ovígeras, epítocos etc.) serão avaliados. Espera-se obter informações sobre o papel dos recifes na história de vida dos diferentes organismos selecionados.

- iii) **Check-list: Invertebrados macrobentônicos associados aos recifes de *Sabellaria wilsoni*:** as espécies coletadas ao longo de todo período de coleta (maio de 2009 a novembro de 2010) (Apêndice I) serão reunidos em uma lista taxonômica como forma de contribuir para conhecimento da diversidade da fauna bentônica amazônica e ressaltar a importância dos recifes nesse contexto.

Apêndice 1. Macroinvertebrados bentônicos associados aos recifes de *Sabellaria wilsoni* na Ilha de Algodão-Maiandeuá, considerando a presença (x)/ausência (-) no período seco e chuvoso e condições de erosão e desenvolvimento. % FO = frequência de ocorrência (n= 272). CE=classificação espacial utilizada nos capítulos II e III (EPS= epifauna sésil; END= formas infaunais; FEN= ocupantes de fendas e grandes cavidades; MD= formas móveis epifaunais e/ou infaunais). OBS= observações adicionais, ♀ov = presença de fêmeas ovígeras; juv= presença de juvenis; lar= fase larval. (Continua)

TÁXONS	CHUVOSO	SECO	ERODIDOS	DESENVOLVIDOS	FO	CE	OBS
PORIFERA (n.ind.)	X	X	X	X	1	EPS	
CNIDARIA							
Hidrozoa (n.ind.)	X	X	X	X	7	EPS	
<i>Bunodosoma cangicum</i> Corrêa, 1964 (Anthozoa)	X	X	X	X	75	EPS	
Actiniaria sp. (Anthozoa)					44	EPS	
PLATYHELMINTHES							
Turbellaria (n.ind.)	X	X	X	X	25	MD	
NEMERTEA (n.ind.)	X	X	X	X	98	MD	
MOLLUSCA							
<i>Anachis isabellei</i> (d'Orbigny, 1839) (Gastropoda)	X	X	X	X	12	MD	
<i>Anachis lyrata</i> (G. B. Sowerby I, 1832)(Gastropoda)	X	X	X	X	19	MD	
<i>Cerithiopsis</i> sp. (Gastropoda)		X		X	<1	MD	
<i>Epitonium</i> sp. (Gastropoda)	X	X	X	X	8	MD	
<i>Eulimastoma didymum</i> (Verrill & Bush, 1900) (Gastropoda)	-	X	X	-	<1	END	
<i>Euspira catena</i> (da Costa, 1778) (Gastropoda)	-	X	X	-	<1	MD	
<i>Heleobia</i> sp.(Gastropoda)	X	-	X	X	<1	MD	
<i>Leucozonia nassa</i> (Gmelin, 1791)(Gastropoda)	X	X	X	X	12	MD	
Limapontioidea (Gastropoda)	X	-	-	X	<1	MD	
<i>Littoraria angulifera</i> (Lamarck, 1822) (Gastropoda)	X	X	X	-	1	MD	
<i>Littoraria flava</i> (King, 1832)(Gastropoda)	X	X	X	-	1	MD	
<i>Miralda robertsoni</i> Altena, 1975 (Gastropoda)	X	X	X	X	33	END	
<i>Nerita tessellata</i> Gmelin, 1791 (Gastropoda)	-	X	-	X	6	MD	
<i>Nassarius vibex</i> (Say, 1822) (Gastropoda)	-	X	-	X	<1	MD	
<i>Odostomia (Chrysallida) bushiana</i> Bartsch, 1909 (Gastropoda)	X	X	X	X	26	END	
<i>Olivella minuta</i> (Link, 1807)(Gastropoda)	-	X	X	-	1	MD	
<i>Parvanachis obesa</i> (C. B. Adams, 1845) (Gastropoda)	X	X	X	X	22	MD	
<i>Pugilina morio</i> (Linnaeus, 1758) (Gastropoda)	-	X	X	-	1	MD	
<i>Semicassis granulata</i> (Born, 1778)(Gastropoda)	-	X	X	-	<1	MD	
Skeneidae sp. (Gastropoda)	-	X	X	-	<1		
<i>Solariella</i> sp. (Gastropoda)	-	X	X	-	<1	MD	
<i>Solariorbis schumoi</i> (Vanatta, 1913) (Gastropoda)	X	X	X	X	13	MD	
<i>Stramonita</i> sp. (Gastropoda)	X	X	X	X	19	MD	

Apêndice 1. Macroinvertebrados bentônicos associados aos recifes de *Sabellaria wilsoni* na Ilha de Algodual-Maiandeuá, considerando a presença (x)/ausência (-) no período seco e chuvoso e condições de erosão e desenvolvimento. % FO = frequência de ocorrência (n= 272). CE=classificação espacial utilizada nos capítulos II e III (EPS= epifauna sésil; END= formas infaunais; FEN= ocupantes de fendas e grandes cavidades; MD= formas móveis epifaunais e/ou infaunais). OBS= observações adicionais, ♀ov = presença de fêmeas ovígeras; juv= presença de juvenis; lar= fase larval. (Continua)

TÁXONS	CHUVOSO	SECO	ERODIDOS	DESENVOLVIDOS	FO	CE	OBS
<i>Thaisella coronata</i> (Lamarck, 1816)(Gastropoda)	-	X	X	-	2	MD	
<i>Triphora</i> sp. (Gastropoda)	-	X	X	-	<1	MD	
<i>Turbonilla multicostata</i> (C. B. Adams, 1850) (Gastropoda)	X	X	X	X	3	END	
<i>Turbonilla</i> sp. (Gastropoda)	X	X	X	X	10	END	
<i>Anomalocardia flexuosa</i> (Linnaeus, 1767)(Bivalvia)	-	X	-	X	<1	END	
<i>Caryocorbula swiftiana</i> (C. B. Adams, 1852)(Bivalvia)	X	-	-	X	<1	END	
<i>Crassostrea</i> sp. (Bivalvia)	X	X	X	X	19	EPS	
<i>Cyrtopleura costata</i> (Linnaeus, 1758)(Bivalvia)	X	X	X	X	60	END	
<i>Donax striatus</i> Linnaeus, 1767 (Bivalvia)	X	X	X	X	<1	END	
<i>Ervilia</i> sp. (Bivalvia)	-	X	X	-	1	END	
<i>Hiatella arctica</i> (Linnaeus, 1767) (Bivalvia)	X	X	X	X	62	END	
<i>Iphigenia brasiliensis</i> (Lamarck, 1818)(Bivalvia)	-	X	X	-	<1	END	
<i>Leukoma pectorina</i> (Lamarck, 1818) (Bivalvia)	X	X	X	X	31	END	
<i>Macoma constricta</i> (Bruguière, 1792)(Bivalvia)	X	X	X	X	3	END	
<i>Martesia</i> sp. (Bivalvia)	X	X	X	X	<1	END	
<i>Modiolus americanus</i> (Leach, 1815)(Bivalvia)	X	X	X	X	<1	EPS	
<i>Mulinia cleryana</i> (d'Orbigny, 1846) (Bivalvia)	-	X	X	-	<1	END	
<i>Mytella charruana</i> (d'Orbigny, 1842)(Bivalvia)	-	X	X	X	<1	EPS	
<i>Papyridea semisulcata</i> (Gray, 1825)(Bivalvia)	X	X	X	-	2	END	
<i>Semelina nuculoides</i> (Conrad in Hodge, 1841)(Bivalvia)	X	X	X	X	2	END	
<i>Sphenia fragilis</i> (H. Adams & A. Adams, 1854)(Bivalvia)	X	X	X	X	98	END	
<i>Tellina iheringi</i> Dall, 1900 (Bivalvia)	X	X	X	X	2	END	
<i>Thracia</i> sp. (Bivalvia)	-	X	X	-	<1	END	
ANNELIDA							
<i>Aedicira</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	<1	END	
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)(Polychaeta)	X	X	X	X	87	END	Epi
<i>Bocardiella</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	56	END	
<i>Bonuania</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	20	END	
<i>Capitella</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	49	END	
<i>Cautleriella</i> sp. (Polychaeta)	-	X	X	-	<1	END	
<i>Ceratonereis mirabilis</i> Kinberg, 1865 (Polychaeta)	-	X	X	X	3	FEN	
<i>Ceratonereis</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	<1	FEN	

Apêndice 1. Macroinvertebrados bentônicos associados aos recifes de *Sabellaria wilsoni* na Ilha de Algodão-Maiandeuá, considerando a presença (x)/ausência (-) no período seco e chuvoso e condições de erosão e desenvolvimento. % FO = frequência de ocorrência (n= 272). CE=classificação espacial utilizada nos capítulos II e III (EPS= epifauna sésil; END= formas infaunais; FEN= ocupantes de fendas e grandes cavidades; MD= formas móveis epifaunais e/ou infaunais). OBS= observações adicionais, ♀ov = presença de fêmeas ovígeras; juv= presença de juvenis; lar= fase larval. (Continua)

TÁXONS	CHUVOSO	SECO	ERODIDOS	DESENVOLVIDOS	FO	CE	OBS
<i>Cirriiformia</i> sp. (Polychaeta)	-	X	X	-	<1	END	
<i>Cistenides</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	3	END	
<i>Diopatra</i> sp. (Polychaeta)	-	X	X	-	<1	END	
<i>Eulalia viridis</i> (Linnaeus, 1767)(Polychaeta)	X	X	X	X	70	MD (FEN)	
<i>Eunereis</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	4	END	
<i>Flabelligera</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	-	4	END	
<i>Glycinde</i> sp. (Polychaeta)	X	-	-	X	<1	END	
<i>Heteromastus</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	24	END	
<i>Hydroides</i> sp. (Polychaeta)	-	X	X	-	9	END	
<i>Isolda pulchella</i> Müller in Grube, 1858 (Polychaeta)	X	X	X	X	14	END	
<i>Laeonereis culveri</i> (Webster, 1879)(Polychaeta)	X	X	X	X	16	END	
<i>Leodamas</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	16	END	
<i>Lepidonotus</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	42	MD	
<i>Lumbrinereis</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	2	END	
<i>Lumbrinerides</i> sp. (Polychaeta)	-	X	X	-	2	END	
<i>Lysidice</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	6	END	
<i>Magelona</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	3	END	
<i>Marphysa sanguinea</i> (Montagu, 1815)(Polychaeta)	X	X	X	X	37	END	
<i>Mediomastus</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	36	END	
<i>Microphthalmus</i> sp. (Polychaeta)	X	-	-	X	<1	END	
<i>Naineris</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	2	END	
<i>Namalycastis abiuma</i> (Grube, 1872)(Polychaeta)	X	X	X	X	1	END	
<i>Nephtys fluviatilis</i> (Monro, 1937)					1	END	
<i>Nephtys simonis</i> Perkins, 1980 (Polychaeta)	X	-	-	X	2	END	
<i>Nereis oligohalina</i> (Rioja, 1946) (Polychaeta)	X	X	X	X	53	END	
<i>Nereis pseudomoniliformis</i> Santos & Lana, 2003 (Polychaeta)	X	X	X	X	23	END	
<i>Nicolea</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	12	END	
<i>Nicon</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	11	END	
<i>Notomastus</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	2	END	
<i>Odontosyllis</i> sp. (Polychaeta)	-	X	X	-	1	END	
<i>Orbinia</i> sp. (Polychaeta)	-	X	-	X	<1	END	
<i>Owenia</i> sp. (Polychaeta)	X	-	-	X	1	END	

Apêndice 1. Macroinvertebrados bentônicos associados aos recifes de *Sabellaria wilsoni* na Ilha de Algodão-Maiandeu, considerando a presença (x)/ausência (-) no período seco e chuvoso e condições de erosão e desenvolvimento. % FO = frequência de ocorrência (n= 272). CE=classificação espacial utilizada nos capítulos II e III (EPS= epifauna sésil; END= formas infaunais; FEN= ocupantes de fendas e grandes cavidades; MD= formas móveis epifaunais e/ou infaunais). OBS= observações adicionais, ♀ov = presença de fêmeas ovígeras; juv= presença de juvenis; lar= fase larval. (Continua)

TÁXONS	CHUVOSO	SECO	ERODIDOS	DESENVOLVIDOS	FO	CE	OBS
<i>Paradoneis</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	3	END	
<i>Hermundura</i> sp. (Polychaeta)	X	-	X	X	1	END	
<i>Perinereis vancarica</i> (Ehlers, 1868)(Polychaeta)	X	X	X	-	1	END	
<i>Schistomeringos</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	22	END	
<i>Sigambra grubii</i> Müller in Grube, 1858 (Polychaeta)	X	X	X	X	1	END	
<i>Streblosoma</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	16	END	
<i>Syllis garciai</i> (Campoy, 1982)(Polychaeta)	X	X	X	X	24	MD	
<i>Syllis</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	5	MD	
Terebellinae sp.A (Polychaeta)	-	X	-	X	1	END	
Terebellinae sp.B (Polychaeta)	X	-	X	-	<1	END	
<i>Trochochaeta</i> sp. (Polychaeta)	X	X	X	X	20	END	
Enchytraeidae (n.ind.) (Clitellata)	X	X	X	-	6	END	
Tubificinae (n.ind.) (Clitellata)	X	X	X	X	98	END	
ECHIURA (n.ind.)	-	X	-	X	2	END	
SIPUNCULA (n.ind.)	X	X	X	-	11	END	
ARTHROPODA/CRUSTACEA							
Cumacea (n.ind.)	X	-	-	X	<1	END	
<i>Caprella</i> sp. (Amphipoda)	X	X	X	X	<1	MD	
<i>Cerapus</i> sp. (Amphipoda)	X	X	-	X	3	END	♀ov, juv
<i>Corophium</i> sp. (Amphipoda)	X	X	X	X	22	END	♀ov, juv
<i>Elasmopus rapax</i> Costa, 1853 (Amphipoda)	X	X	X	X	46	MD	♀ov, juv
<i>Grandidierella</i> sp. (Amphipoda)	X	X	X	X	14	END	♀ov, juv
<i>Hourstonius af. laguna</i> (Amphipoda)	X	X	X	X	40	MD	♀ov
<i>Hyale</i> sp. (Amphipoda)	X	X	X	X	<1	MD	♀ov
<i>Mellita</i> sp. (Amphipoda)	X	-	X	-	<1	MD	
<i>Parhyale</i> sp. (Amphipoda)	X	X	X	-	16	MD	♀ov, juv
<i>Quadrimaera miranda</i> (Ruffo, Krapp-Schickel & Gable, 2000) (Amphipoda)	X	X	X	X	14	MD	♀ov, juv
<i>Cassinidea fluminensis</i> (Mane-Garzon, 1944) (Isopoda)	X	X	X	X	<1	MD	♀ov
<i>Excirolana</i> sp. (Isopoda)	-	X	X	-	<1	MD	
<i>Metacirolana bicornis</i> (Kensley, 1978)(Isopoda)	X	X	X	X	11	MD	♀ov, juv
<i>Paradella diana</i> (Menzies, 1962)(Isopoda)	X	X	X	X	23	MD	♀ov, juv
<i>Pendanthura</i> sp. (Isopoda)	X	X	X	X	5	END	♀ov

Apêndice 1. Macroinvertebrados bentônicos associados aos recifes de *Sabellaria wilsoni* na Ilha de Algodão-Maiandeuá, considerando a presença (x)/ausência (-) no período seco e chuvoso e condições de erosão e desenvolvimento. % FO = frequência de ocorrência (n= 272). CE=classificação espacial utilizada nos capítulos II e III (EPS= epifauna sésil; END= formas infaunais; FEN= ocupantes de fendas e grandes cavidades; MD= formas móveis epifaunais e/ou infaunais). OBS= observações adicionais, ♀ov = presença de fêmeas ovígeras; juv= presença de juvenis; lar= fase larval. (Continua)

TÁXONS	CHUVOSO	SECO	ERODIDOS	DESENVOLVIDOS	FO	CE	OBS
Anthuridae sp. (Isopoda)	X	X	X	X	5	END	
Oniscidae spp. (Isopoda)	X	X	X	X	1	MD	
<i>Halmyrapseudes spaansi</i> Bacescu & Gutu, 1975 (Tanaidacea)	X	X	X	X	<1	END	♀ov
<i>Rhyscotus</i> sp. (Isopoda)	X	X	X	-	1	MD	
<i>Sphaeroma annandalei</i> Stebbing (Isopoda)	X	X	X	X	22	MD	♀ov, juv
<i>Sphaeromopsis mourei</i> (Loyola e Silva, 1960) (Isopoda)	X	-	-	X	12	MD	
<i>Valedoscia</i> sp. (Isopoda)	X	X	X	-	5	MD	
<i>Paratanais</i> sp. (Tanaidacea)	X	-	X	X	<1	END	
<i>Alpheus armilatus</i> H. Milne Edwards, 1837 (Caridea)	X	X	X	X	15	FEN	♀ov, juv
<i>Macrobrachium</i> sp. (Caridea)	X	-	-	X	<1	FEN	
<i>Eurypanopeus dissimilis</i> (Benedict & Rathbun, 1891) (Brachyura)	-	X	X	-	<1	FEN	
<i>Armases benedicti</i> (Rathbun, 1897) (Brachyura)	X	-	-	X	<1	FEN	
<i>Austinia bragantina</i> Coelho, 2005 (Brachyura)	-	X	X	-	<1	FEN	
<i>Eurytium limosum</i> (Say, 1818) (Brachyura)	X	X	X	X	<1	FEN	
<i>Hexapanopeus caribbaeus</i> (Stimpson, 1871) (Brachyura)	-	X	X	-	<1	FEN	
<i>Hexapanopeus</i> sp. (Brachyura)	X	X	X	X	<1	FEN	♀
<i>Menippe nodifrons</i> Stimpson, 1859 (Brachyura)	X	X	X	X	10	FEN	♀ov, juv
<i>Pachygrapsus gracilis</i> (Saussure, 1858) (Brachyura)	X	-	X	-	<1	FEN	♀
<i>Panopeus americanus</i> Saussure, 1857 (Brachyura)	X	X	X	X	31	FEN	♀ov, juv
<i>Panopeus occidentalis</i> Saussure, 1857 (Brachyura)	X	X	X	X	5	FEN	♀ov, juv
<i>Panopeus rugosus</i> A. Milne-Edwards, 1880 (Brachyura)	X	X	X	X	24	FEN	♀ov, juv
<i>Pinnixa</i> sp. (Brachyura)	-	X	-	X	<1	FEN	
<i>Clibanarius</i> sp. (Anomura)	X	X	X	X	10	MD	♀ov, juv
<i>Pachycheles greeleyi</i> (Rathbun, 1900) (Anomura)	X	X	X	X	19	FEN	♀ov, juv
<i>Petrolisthes armatus</i> (Gibbes, 1850) (Anomura)	X	X	X	X	55	FEN	♀ov, juv
<i>Porcellana</i> sp. (Anomura)	X	X	X	X	7	FEN	♀ov, juv
<i>Paguristes</i> sp. (Anomura)	-	X	X	-	<1	MD	
<i>Upogebia acanthura</i> (Coelho, 1973) (Decapoda)	X	X	X	X	6	FEN	
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854) (Sessilia)	X	-	X	X	11	EPS	
<i>Fistulobalanus citerosum</i> (Henry, 1973) (Sessilia)	X	-	-	X	4	EPS	
Ostracoda (n.ind.)	X	X	X	X	4	MD	

Apêndice 1. Macroinvertebrados bentônicos associados aos recifes de *Sabellaria wilsoni* na Ilha de Algodoal-Maiandeuá, considerando a presença (x)/ausência (-) no período seco e chuvoso e condições de erosão e desenvolvimento. % FO = frequência de ocorrência (n= 272). CE=classificação espacial utilizada nos capítulos II e III (EPS= epifauna sésil; END= formas infaunais; FEN= ocupantes de fendas e grandes cavidades; MD= formas móveis epifaunais e/ou infaunais). OBS= observações adicionais, ♀ov = presença de fêmeas ovígeras; juv= presença de juvenis; lar= fase larval. (Conclusão)

TÁXONS	CHUVOSO	SECO	ERODIDOS	DESENVOLVIDOS	FO	CE	OBS
ARTHROPODA/OUTROS							
Acari (Cheliceratha)	X	X	X	-	5	MD	
Picnogonida (Cheliceratha)	X	X	X	X	<1	MD	
Chironomidae (Insecta)	X	X	X	-	5	END	lar
Collembola (Insecta)	X	X	X	X	13	MD	
Dysticidae (Insecta)	-	X	X	-	<1	MD	lar
Dolichopodidae (Insecta)	-	X	X	-	<1	END	lar
Diplopoda (Myriapoda)	-	X	-	X	3	MD	
BRIOZOA							
<i>Jellyella tuberculata</i> (Bosc, 1802)	X	X	X	X	9	EPS	
<i>Alcyonidium</i> sp.	-	X	X	X	<1	EPS	
<i>Conopeum</i> sp.	X	X	X	X	2	EPS	
<i>Membranipora</i> sp.	X	X	X	X	<1	EPS	
ECHINODERMATHA							
Ophiuroidae (n.ind.)	X	X	X	X	2	MD	
CHORDATA							
Ascidacea	X	X	X	X	2	EPS	
CHAETOGNATHA	X	-	-	X	<1	MD	

ANEXO

Regras Gerais de Formatação (*Cambridge University Press*)

JOURNAL OF THE MARINE BIOLOGICAL ASSOCIATION

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Revised May 2015

Please read these instructions carefully

Manuscripts submitted to the *JMBA* must be original, not under consideration elsewhere and approved by all authors and institutions prior to submission. Papers should be written in clear succinct English and sentences must not start with an abbreviation. Acronyms must be written in full on their first occurrence and SI units should be used. Scientific names must be italicized (not underlined) and their first mention after the Abstract must be followed by the Authority and date in parenthesis when appropriate. Manuscripts should be arranged in the following order: Running Head, Title, Author(s), Address(es), Abstract, Keywords, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, References, Figure Legends, Tables and Appendices.

Manuscripts which do not comply with publication standards of written English will be rejected on submission. Cambridge recommends that authors have their manuscripts checked by an English language native speaker before submission; this will ensure that submissions are judged at peer review exclusively on academic merit. We list a number of third-party services specialising in language editing and / or translation, and suggest that authors contact as appropriate. Use of any of these services is voluntary, and at the author's own expense.
<http://journals.cambridge.org/action/stream?pageId=8728&level=2&menu=Authors&pageId=3608>

Please note that the journal uses software to screen papers where there is reason to believe that material may not be original. By submitting your paper you are agreeing to any necessary originality checks your paper may have to undergo during the peer review and production processes.

Submission. Please submit the manuscript for review to:
<http://mc.manuscriptcentral.com/jmba>

Suggested reviewers. Please suggest the names, institutions and e-mail addresses of up to four potential reviewers. Suggested reviewers should be selected from an INTERNATIONAL (at least three different countries) and not a LOCAL (from author(s) own country or laboratory) group of scientists in the research field of the paper.

Experimental design. All studies must have been conducted in accordance with institutional, national and international guidelines concerning the use of animals in research and/or the sampling of endangered species.

Preparation. The *JMBA* invites contributions as:

1. Research articles + figures + tables.
2. Reviews of current topics of interest.

E-mail. Please provide an e-mail address for the corresponding author. This will appear on the title page of each article.

Title (bold font). Should be no more than 20 words with no authorities associated with the species. A running head of not more than 43 characters should be suggested.

Authors addresses should follow the title. Use superscript numbers to indicate different addresses.

Abstracts (italic font). A concise abstract should outline the scope, main results and conclusion(s) of the paper without discussion or authorities associated with species. Species name(s) will be roman (normal).

Keywords. Please provide up to ten key words.

Headings. Follow the style and hierarchy for each section as shown below (but see later for taxonomy):

INTRODUCTION, MATERIALS AND METHODS (1st heading, upper case, left justified).

RESULTS (1st heading, upper case, left justified) then:

The sampled population (2nd heading, bold, left justified)

DENSITY AND BIOMASS (3rd heading, small caps, left justified)
Reproduction and development (4th heading, lower case italics, left justified)

DISCUSSION (1st heading, upper case, left justified). Subheadings, if used, should follow the instructions under RESULTS.

ACKNOWLEDGMENTS (1st heading, upper case, left justified). You may acknowledge individuals or organizations that provided advice, support (non-financial). Formal financial support and funding should be listed in the following section.

FINANCIAL SUPPORT. Please provide details of the sources of financial support of all authors, including grant numbers. For example, 'This work was supported by the Medical Research Council (grant number XXXXXXXX)'. Multiple grant numbers should be separated by a comma and space, and where research was funded by more than one agency, the different agencies should be separated by a semi-colon, with 'and' before the final funder. Grants held by different authors should be identified as belonging to individual authors by the authors' initials. For example, 'This work was supported by the Wellcome Trust (A.B., grant numbers XXXX, yyyy), (C.D., grant number ZZZZ); the Natural Environment Research Council (E.F., grant number FFFF); and the National Institutes of Health (A.B., grant number GGGG), (E.F., grant number HHHH)'. Where no specific funding has been provided for research, please provide the following statement: 'This research received no specific grant from any funding agency, commercial or not-for-profit sectors'.

Taxonomy should be presented as follows:

SYSTEMATICS (1st heading, upper case, centre justified)
Order AMPHIPODA Latreille, 1816
Suborder GAMMARIDEA Latreille, 1803
Family UROTHOIDEA Bousfield, 1978
Genus *Carangolia* Barnard, 1961
Carangolia barnardi sp. nov.
(Figures 1–6)

Carangolia spp.: Elizalde *et al.*, 1993; Sorbe & Weber, 1995; Dauvin & Sorbe, 1995. (left justified)

TYPE MATERIAL (taxonomic sub-headings, small caps, left justified)

Holotype: adult female (oostegites developed) 2.69 mm, completely dissected and mounted on 12 slides. (OXYBENT VIII, TS05-R, N4; coordinates: 43°49.34'N 02°02.74'W; water depth: 550 m) (MNHN-Am5129); coll. J.-C. Sorbe, 19 April 1999.

Paratype: adult male (penile papillae developed) 3.88 mm partially dissected, with both first antennae, maxillipeds, epimeral plates, pleopods, and second antenna and second gnathopod mounted on three slides; rest as five pieces preserved in 70% ethanol. (ECOMARGE 93, TS08-A, Ni; 44°34.57'N 02°12.60'W; water depth: 740–746 m) (MNHN-Am5130); coll. J.-C. Sorbe, 23 June 1993. Twenty-one additional specimens in J.-C. Sorbe Collection.

COMPARATIVE MATERIAL EXAMINED

Carangolia cornuta Bellan-Santini & Ledoyer, 1986. Holotype: female completely dissected on single slide (Museo Civico di Storia Naturale di Verona, slide no. 3276); RV 'Marion Dufresne' Cruise MD08 to Marion and Prince Edward Islands, Station 17BB97 (Marion Island: 46°52.5'S 37°53.5'E); collected on 25 March 1976 with Okean grab on muddy sand, 110 m depth.

DIAGNOSIS

Carangolia with well developed pointed process on posterolateral corner of head. Coxal plate 1 with anterior and posterior margins subparallel, distal margin straight. Coxal plate 7 pointed. Basis of pereopod 6 slender, not oblong. Dactylus of pereopod 5 elongate (more than 12 times longer than wide). Telson devoid of spines.

KEY FOR THE GENERA OF THE ALVINOCARIDIDAE (small caps, left justified)

1. Posterior telson margin armed only with spines, without plumose setae.....2
— Posterior telson margin armed with plumose setae.....3
(Insert a line space between each point)
2. Rostrum long, depressed laterally; pterygostomal spine present; lash on first maxilliped rudimentary.....*Alvinocaris*
— Rostrum short, compressed dorsoventrally, without teeth; pterygostomal spine absent; lash on first maxilliped well developed.....*Iorania*
3. Short rostrum present; exposed eyes separated from each other; distolateral spine present on scaphocerite.....*Chorocaris*

Text files should be submitted as line-numbered Microsoft Word files and should include Figure legends.

Figures. Should be referred to in full in the body of the text (e.g. Figure 1). Figure legends should take the following style:

Fig. 1. *Ceratothoa collaris* Schioedte & Meinert, 1883, adult female: (A) pereopod 1; (B) pereopod 7; (C–G) pleopods 1–5 ventral view; (H) uropods. Scale bars: A–G, 2 mm; H, 3 mm.

Figures' submission. IMAGES should be submitted as tif (preferably), jpg or png file-types. FIGURES SUPPLIED AS EMBEDDED OBJECTS IN MICROSOFT WORD OR AS PDF FILES CANNOT BE ACCEPTED. To ensure adequate print quality, please submit greyscale tif files NO LESS than 1200 pixels wide and NO MORE than 2500 pixels wide. These correspond to 300 dpi (118 pixels/cm) resolution at single (8.5 cm) and double (17.5 cm) column size respectively. The width should be checked in image editing software such as Photoshop, PaintShop Pro etc. Very high resolution images should be reduced to 2500 pixel width BEFORE submission to avoid uploading problems during submission.

Colour images cost £200 (GBP) per page in print but are free in the online version. To have a colour image online and a greyscale version in print it is ESSENTIAL to submit BOTH greyscale and colour versions. THE JOURNAL WILL NOT CONVERT COLOUR IMAGES TO GREYSCALE. If you request colour figures in the printed version, you will be contacted by CCC-Rightslink who are acting on our behalf to collect Author Charges. Please follow their instructions in order to avoid any delay in the publication of your article.

Failure to follow these guidelines may delay the processing of manuscripts.

The bit depth should be set to 2-colour (1 bit) for black and white line drawings or greyscale (8 bit) for images incorporating shades of grey. Colour images may be of whichever depth is most suitable. Halftones should be grouped as composites or as individual pictures and a scanned electronic version submitted with the revised text.

All figures should be labelled with a medium weight sans serif font of an appropriate size to result in 8 point (3.33 mm) type when reduced to published size. If figures are in parts, please label with upper case letters (A, B, C etc.) in the top left corner of each part.

Tables should be submitted as Microsoft Word tables, the journal cannot accept text formatted with tab characters or

images of tables embedded in word files.

Tables should not be excessive in size and headed by informative legends. Legend, headings and footnote are delimited by horizontal lines as shown in the example below; table headers are centred and roman (normal) typeface. Column headings are bold. The table below gives an example of layout:

Table 1. Tenacity of *Elminius modestus* and *Balanus perforatus* cypris larvae to natural biofilms developed at high (83 s^{-1}) and low (15 s^{-1}) shear rates. Forces of temporary adhesion are given as 10^4 Nm^{-2} .

Surface	<i>Elminius modestus</i>			<i>Balanus perforatus</i>		
	N	Mean	±SE	N	Mean	±SE
No biofilm	30	8.19	0.258	30	6.75	0.179
Low shear	30	7.59	0.274	30	4.94	0.136
High shear	30	9.20	0.219	30	6.50	0.162
Bartlett's statistic = 1.44;			Bartlett's statistic =			
$P = 0.486$			2.79; $P = 0.248$			

N, number; SE, standard error.

Failure to follow these guidelines may delay the processing of manuscripts.

Genus and species names should be *italicized* and appear in full at each mention in a new section and if starting a sentence. In italicized text (Abstracts) species names should be normal typeface.

Citation of literature. References in the text should refer to the author's name (no initials) and year of publication. Two authors should be cited using '&' (Rainbow & Dellinger, 1993); for more than two authors, the name of the first author followed by '*et al.*' (Lallier *et al.*, 1987). When citing more than one publication use date order and a semi-colon as a separator, e.g. (Mykels & Skinner, 1985a, b; Skinner, 1996; Gorind *et al.*, 1997). The manuscript should be carefully checked to ensure the details of authors and dates cited in the text exactly match those in the reference list. Cross checking of references in the text to the cited literature and vice versa is the responsibility of the author. All literature quoted in the text must be listed in alphabetical and chronological order of author names at the end of each manuscript. When more than one publication with the same first author is cited the following order alphabetically applies: (a) single author, according to publication dates; (b) same author and one co-author; (c) same author and more than one co-author.

The style follows the full name according to the 'World List of Scientific Periodicals' latest edition, London. Titles of journals must be written in **FULL** (not abbreviated) and references to books should include the place of publication and the publisher.

Dashes. Hyphen between connecting words; en-dash between ranges e.g. 3–10, B–G, and between opposite words e.g. male–female pairs, size–frequency, etc.

REFERENCES (1st heading, upper case, left justified)

Journals:

Marshall S.M., Nicholls A.G. and Orr A.P. (1939) On the growth and feeding of young herring in the Clyde. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 23, 427–455.

Books:

Cushing D.H. (1981) *Fisheries biology, a study in population dynamics*. 2nd edition. Madison: University of Wisconsin Press.

Chapters from books:

Weir B.S. (1990) Intraspecific differentiation. In Hillis D.M. and

Moritz C. (eds) *Molecular systematics*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, pp. 373–410.

Symposium proceedings:

Cinelli F., Fresi E., Mazzella L., Pansini M., Pronzato R. and Svoboda A. (1977) Distribution of benthic phyto- and zooecoenoses along a light gradient in a superficial marine cave. In Keegan B.F., Ceidigh P.O. and Boaden P.J.S. (eds) *Proceedings of the Eleventh European Symposium on Marine Biology, University College, Galway, 5–11 October 1976. Biology of benthic organisms*. Oxford: Pergamon Press, pp. 173–183.

Book series:

El Haj A.J., Whiteley N.M. and Harrison P. (1992) Molecular regulation of muscle growth over the crustacean moult cycle. In El Haj A.J. (ed.) *Molecular biology of muscle*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 151–165. [SEB Seminar Series, no. 46.]

Occasional publications:

Moore P.G. (1984) The fauna of the Clyde Sea area. Crustacea: Amphipoda. *University Marine Biological Station Millport, Occasional Publications*, no. 2, 84 pp.

Reports:

Gaard E. (1987) An investigation of the squid *Loligo forbesi* Steenstrup on Faroe Bank. *International Council for the Exploration of the Sea (CM Papers and Reports)*, CM 1987/K:18, 9 pp.

Baird Jr F.T. (1953) Observations on the early life history of the giant scallop (*Pecten magellanicus*). *Research Bulletin. Department of Sea and Shore Fisheries, Maine*, no. 14, 7 pp.

Theses:

Leighton D.L. (1968) *A comparative study of food selection and nutrition in the abalone, Haliotis rufescens Swainson, and the purple sea urchin, Strongylocentrotus purpuratus Stimpson*. PhD thesis. University of California, San Diego, USA.

Processing. Manuscripts will be assessed by an expert Associate Editor and their nominated referees. A decision will be made by the Associate Editor based on the referees' reports and their opinions. Authors will be advised of the decision by e-mail from the ScholarOne system via <http://mc.manuscriptcentral.com/jmba>. If papers are sent back to the authors, for revision and for checking editorial corrections, they must be returned within three weeks. The acceptance date will appear on the first page of the published manuscript.

Revised manuscripts and figures must be uploaded to: <http://mc.manuscriptcentral.com/jmba>

Proofs. The corresponding author will receive the proofs by e-mail as PDF files. Authors should send proof corrections by e-mail to the administrator.

Offprints. The contributing author will be provided with a PDF file of their article on publication. Extra printed offprints must be ordered before publication using the form provided with the proof.