Euro Silva Lopes Filho

A macrofauna fital de *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty ex. Silva e
sua influência na taxa de crescimento da alga em um cultivo em
Ubatuba, SP.

São Paulo

2007

Euro Silva Lopes Filho

A macrofauna fital de *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty ex. Silva e
sua influência na taxa de crescimento da alga em um cultivo em
Ubatuba, SP.

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biociências da Universidade de
São Paulo, para a obtenção de Título
de Mestre em Ciências, na Área de
Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Sergio Rosso

São Paulo

2007

Lopes, Euro S. Filho

A macrofauna fital de *Kappaphycus alvarezii* (Doty)
Doty ex. Silva e sua influência na taxa de crescimento
da alga em um cultivo em Ubatuba, SP.
64 páginas. Anexos.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo.
Departamento de Ecologia.

1. Fital 2. Macrofauna 3. *Kappaphycus alvarezii*
4. Cultivo 5. Crescimento.

I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências.
Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Sergio Rosso

Orientador

Dedicatória

Aos meus avós, aos meus pais, e ao meu
filho.

Epígrafe

"O mar é o espelho da lua

E a lua descansa na serra
Serra do mar, minha terra
Sempre serei teu cantor."

Luis Perequê

Trecho da música Serra do Mar

Agradecimentos

Pela oportunidade de conhecer novas maneiras de tratar problemas em ecologia.

A todos os amigos e funcionários do Instituto de Pesca de Ubatuba pela receptividade e ajuda nas atividades de campo.

Aos amigos do Departamento de Ecologia do IB-USP e do Laboratório de Ecologia Marinha (LABMAR).

Aos companheiros e professores de graduação na Universidade Santa Cecília em Santos.

Pela colaboração na identificação taxonômica, meus agradecimentos aos Professores Edmundo Ferraz Nonato e Ana Maria Setubal Pires Vanin do Instituto Oceanográfico da USP, Professoras Maria Teresa Valério Berardo e Franci Mary Fantinato Varoli do Departamento de Biologia da Universidade Mackenzie, Professores Gustavo Augusto Schmidt de Melo e Luiz Ricardo Lopes de Simone do Museu de Zoologia da USP e ao pesquisador Flávio Dias Passos do laboratório de moluscos do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da USP.

Finalmente agradeço ao Professor e Orientador Sergio Rosso pelos inúmeros e enriquecedores estímulos à percepção.

Índice

1.	Introdução	1
1.1.	O ecossistema fital	1
2.	Material & Métodos	8
2.1.	Caracterização da área de estudo	8
2.2.	<i>Kappaphycus alvarezii</i>	10
2.3.	Coletas preliminares	14
2.4.	Delineamento amostral	14
2.4.1.	Variáveis abióticas	15
2.4.2.	Variáveis bióticas	15
2.4.2.1.	Seleção e cultivo experimental dos talos	15
2.4.2.2.	Coleta dos talos e da macrofauna associada	18
2.4.2.3.	Triagem, identificação e quantificação da macrofauna	18
2.5.	Tratamento das observações	19
2.5.1.	Dimensionamento amostral	20
2.5.2.	Variáveis abióticas	20
2.5.3.	Variáveis bióticas	20
2.5.3.1.	Taxa de crescimento da alga	20
2.5.3.2.	Avaliação da importância dos táxons e guildas	22
2.5.3.3.	Densidades populacionais entre as estações do ano	23
2.5.3.4.	Relação entre a macrofauna e o crescimento da alga	23
3.	Resultados	25
3.1.	Variáveis abióticas	25
3.2.	Variáveis bióticas	26

3.2.1.	Taxa de crescimento da alga	26
3.2.2.	Macrofauna	28
3.2.2.1.	Táxons	28
3.2.2.2.	Guildas	33
3.2.2.3.	Densidades populacionais entre as estações do ano	37
3.2.3.	Relação entre a macrofauna e o crescimento da alga	38
3.2.3.1.	Táxons	38
3.2.3.2.	Guildas	38
4.	Discussão	43
4.1.	Taxa de crescimento da alga	43
4.1.1.	Fator estação do ano	43
4.1.2.	Fator morfotipos de cor	46
4.2.	Relação entre a macrofauna e o crescimento da alga	47
5.	Conclusão	49
6.	Referências Bibliográficas	50
Anexo A	Exemplares da macrofauna sésil nos talos de <i>Kappaphycus alvarezii</i>	
Anexo B	Referências bibliográficas utilizadas para a composição das guildas ecológicas	
Anexo C	Lista qualitativa da macrofauna vágil e semi-sésil do fital de <i>Kappaphycus alvarezii</i>	

Resumo

O presente estudo visa avaliar a influência das densidades populacionais da macrofauna vágil e semi-séssil fital sobre o crescimento da macroalga *Kappaphycus alvarezii* em um cultivo experimental localizado em Ubatuba, litoral norte do Estado de São Paulo. Quatro talos de cada um dos morfotipos de cor verde, vermelho e marrom foram analisados nas estações de verão e inverno. Diferenças quanto às taxas de crescimento dos talos foram testadas para os fatores morfotipos de cor dos talos, estação do ano e densidades das populações da macrofauna fital, organizada em táxons e guildas por diferentes critérios. A taxa de crescimento dos talos de *K. alvarezii* foi significativamente diferente para o fator estação de ano, mas não para os morfotipos. As densidades das variáveis populacionais também foram testadas por diferenças entre as estações de verão e inverno. A macrofauna total se apresentou significativamente diferente para o fator estação do ano. Na análise das densidades das variáveis populacionais em separado, algumas das variáveis, entre elas a guilda dos mesoherbívoros, não apresentaram diferenças significativas para o fator estação do ano. A queda na densidade desta guilda sugere que ela não afetou a redução da produtividade entre as estações do ano. Anfípodos foram os mais abundantes, predominando organismos comedores de partículas.

As correlações parciais entre as densidades de táxons e guildas da macrofauna e a taxa de crescimento dos talos dentro de cada estação do ano apontaram a densidade dos anfípodos tubícolas como a maior previsora das variações no crescimento dos talos na estação de inverno.

Abstract

The present study aims to assess the influence of population densities of mobile and semi-sessile phytal macrofauna on the growth of the seaweed *Kappaphycus alvarezii* in field experimental cultivation at Ubatuba, northern coast of São Paulo State. Four thalli of each green, red and brown color morphotypes were analyzed in summer and winter seasons. Their growth rates were assessed and tested for differences to the factors color morphotypes, season and macrofaunal population densities, the latter being analyzed through organization of taxa and guild variables. The growth rate was significantly different for the factor season, but returned no significant differences for the morphotypes. Also, the total macrofauna was significant different for the factor season. When population densities were treated in separate, some variables, including the mesoherbivorous guild showed no significant differences through season. The drop in the density of this group suggests no effects on the growth drop between seasons. Amphipods represented the dominant group. The detritivorous-suspensivorous guild dominated the macrofauna.

Partial correlations between macrofaunal taxa and guild variables and thalli growth rate within each season showed tubicolous amphipods as the most effective group accounting for the differences in algal growth rate in winter season.

1. Introdução

1.1. O ecossistema fital

O fital é um ecossistema marinho formado por macrófitas, representadas por gramas marinhas e macroalgas, e a epiflora e epifauna que vivem associadas (Masunari, 1987). Enquanto as gramas marinhas ocupam substratos não consolidados das zonas litorâneas e sublitorâneas de estuários e adjacências, as macroalgas habitam os substratos consolidados nos costões rochosos e recifes de corais. Nestas regiões as macrófitas desempenham importante função na manutenção da biodiversidade marinha (Edgar 1983a, Jernakoff *et al.* 1996, Taylor 1998).

A elevada produtividade primária (produção de biomassa/área/tempo) coloca estes ecossistemas entre os mais produtivos do ambiente marinho bentônico (Gao & McKinley 1994).

Macroalgas e epífitas sustentam diferentes níveis tróficos, compostos por animais residentes, essencialmente do fital, e por animais visitantes, incluindo recursos pesqueiros (Dubiascki-Silva 1999, Ruitton *et al.* 2000, Jackson *et al.* 2004). Uma miríade de invertebrados marinhos constitui o componente residente no substrato algal, onde encontra recursos e condições favoráveis ao maior sucesso adaptativo. O habitat, provedor de refúgios, de espaço para o recrutamento, desenvolvimento e reprodução; e o alimento, por vezes incluindo o próprio substrato, são as principais causas para a associação entre as macroalgas e a sua epifauna (Hayward 1980, Edgar 1983a, Lawton 1994).

Estudos descritivos apresentaram ampla variedade de espécies e elevada abundância nas diferentes escalas de tamanho dos organismos bentônicos residentes (Colman 1940, Dahl 1948, Wieser 1952, Masunari 1982), a saber: microfauna (< 0,062 mm), constituída essencialmente por protozoários, meiofauna (0,062-0,5 mm), constituída por nemátodos,

copépodos harpaticóides, ostrácodos, tardígrados e ácaros marinhos, e a macrofauna ($> 0,5$ mm), a mais diversificada (Edgar & Moore 1986).

Na macrofauna coexistem espécies com diferentes estratégias de vida. No componente sésil, permanentemente fixo ao substrato algal, destacam-se ascídias e briozoários que se desenvolvem em colônias incrustantes. No componente semi-sésil e vágil, dos organismos com menor ou maior habilidade de locomoção, destacam-se diversos grupos de crustáceos, principalmente anfípodos e isópodos, moluscos, poliquetos e picnogonidos, compostos por espécies com variadas abundâncias (Hayward 1980).

A composição e a abundância da epifauna associada são reguladas por diversos atributos físicos e biológicos do ambiente. Entre eles, a complexidade morfológica do substrato algal pode ser um fator intensificador (Edgar 1983a). Algas de morfologia mais complexa são aquelas mais ramificadas e com maior área superficial por volume (Edgar 1983b, Masunari 1995, Jacobi & Langevin 1996), e por isso, propiciam maior diversidade de habitats, incrementam a abundância e promovem a coexistência de diferentes espécies (Parker *et al.* 2001). Nicotri (1980) demonstrou que quando é oferecido um novo substrato algal ao isópodo herbívoro *Idotea*, este prefere o refúgio ao valor nutricional. Edgar (1983a) assinalou que o povoamento por algas epífitas pode modificar substancialmente a estrutura do habitat nos talos das algas substrato e influenciar a densidade da epifauna.

Outros fatores reguladores das flutuações temporais e espaciais na abundância da macrofauna incluem: hidrodinamismo (Masunari 1982, Krapp-Schickel 1993, Kitsos & Koukouras 2003) e interações biológicas diretas e indiretas, incluindo-se aí a predação e a herbivoria por animais, nem todos residentes no fital; é o caso de pequenos peixes bentônicos da família Gobiidae, Blennidae e Pomacentridae) (Brawley 1992, Duffy & Hay 2000). Para anfípodos e isópodos o canibalismo e a predação intra-guilda também já foram reportados

como mecanismos reguladores da densidade (Leonardson 1991; Otto 1998; MacNeil & Prenter 2000).

Densidades elevadas da epifauna podem interferir tanto de maneira positiva quanto de maneira negativa no metabolismo da alga hospedeira e, por vezes influenciar a produtividade primária (Williams & Seed 1992). Em bancos monoespecíficos, como no caso de monoculturas comerciais, estas influências podem tanto limitar quanto elevar o ritmo de crescimento da alga substrato. Quando o efeito prejudicial não resulta diretamente da remoção do tecido da alga, pode ainda ser causado indiretamente pelo recobrimento de invertebrados sésseis e semi-sésseis, que interferem na eficiência fotossintética e nas trocas de nutrientes com o meio (Seed & O'Connor 1981, Williams & Seed 1992).

No componente sésstil, por exemplo, a alta densidade de recobrimento por briozoários incrustantes sobre a superfície dos talos diminui a disponibilidade de luz (Oswald *et al.* 1984) interferindo na eficiência fotossintética e portanto na produção. Algumas ascídias bentônicas concentram elementos químicos que retiram da água produzindo substâncias como o ácido sulfúrico, que é destrutivo aos tecidos da alga substrato (Webb 1939). Por outro lado, concentrações de vanádio acima de 100 ppm em peso úmido reduzem a palatabilidade para peixes e crustáceos (Stoecker 1980) e impedem o recrutamento de epibiontes, parasitas e competidores (Whittaker & Feeny 1971).

As espécies vágeis da macrofauna apresentam estratégias diversificadas de aquisição do alimento: organismos herbívoros, carnívoros e onívoros, com diferentes modos de forrageio são comuns. Neste componente do fital, os anfípodos são os organismos mais estudados quanto às características biológicas. A dinâmica populacional (Sainte-Marie 1990), biologia reprodutiva, cuidado parental (Nelson 1980, Thiel 1999) e interações tróficas (Brawley 1992, Sano *et al.* 2003, Jacobucci 2005) são temas comuns no estudo destes organismos. Anfípodos possuem atributos morfológicos e comportamentais que

correspondem ao tipo de habitat ocupado (Steele 1988, Krapp-Schickel 1993). São taxonômica e morfológicamente diversos e apresentam variados modos de vida e hábitos alimentares (Schram 1986, Taylor & Cole 1994). Podem ser suspensívoros (Caine 1977), detritívoros (Zimmerman *et al.* 1979), herbívoros pastadores de algas epífitas (Brawley & Fei 1987) ou até mesmo da alga-substrato (Duffy 1990, Duffy & Hay 2000) além de predadores de outras espécies componentes da epifauna (Sano *et al.* 2003). Quanto ao hábito de vida podem ser vágéis ou semi-sésseis, estes últimos frequentemente construindo tubos compostos por detritos presentes na superfície do substrato algal (Dixon & Moore 1997).

Os mesoherbívoros, organismos vágéis e semi-sésseis com dimensões entre 0,05 e 2,5 cm, habitam e partejam sobre os talos de macroalgas hospedeiras e epífitas. Este grupo funcional inclui diferentes espécies de anfípodos e isópodos e, mais estritamente, de moluscos gastrópodos e poliquetos (Brawley 1992). A herbivoria, tanto por espécies do fital (essencialmente mesoherbívoros) como por espécies do pelagial (essencialmente macroherbívoros), é um fator de influência para a estrutura da comunidade de macroalgas marinhas (Brawley 1992).

A interferência negativa da macrofauna vágil no crescimento da alga, através da herbivoria, decorre da: a) ação direta de mesoherbívoros anfípodos (Hay *et al.* 1987) e isópodos (Kangas *et al.* 1982) predando a alga-substrato, b) ausência de predadores controladores da população de herbívoros (Duffy & Hay 2000) ou ainda c) especificidade da dieta. Neste último aspecto Cruz-Rivera & Hay (2003) assinalaram que anfípodos raramente possuem dieta específica em função da baixa qualidade nutricional e alta concentração de compostos não assimiláveis nas macroalgas. Dietas balanceadas compostas por detritos e eventualmente organismos carnívoros provém novas fontes de compostos nitrogenados e proteínas.

Embora muitas destas espécies epifaunais pareçam se alimentar da microfauna e detritos, uma fração significativa destes animais alimenta-se de espécies de algas, desde microalgas unicelulares, espécies de algas pardas do gênero *Sargassum* (Viejo 1999), “kelps” gigantes (Duffy 1990) e algas vermelhas (Duffy & Hay 2000). Hay *et al.* (1987) sugere que o pastejo por anfípodos e poliquetos causa danos de 1 a 20 % nas lâminas da alga parda *Dictyota*. Os danos ao hospedeiro se iniciam frequentemente quando o alimento preferido (microalgas presentes nas frondes) se torna escasso, ou ainda na ausência de carnívoros que controlam a densidade destes animais (Duffy & Hay 2000).

Por outro lado, efeitos positivos podem resultar indiretamente quando predadores carnívoros eliminam epibiontes sésseis incrustantes, principalmente briozoários e hidrozoários (D’Antonio 1985, Todd & Havenhand 1989, Sano *et al.* 2003), ou ainda quando herbívoros consumidores da epiflora são abundantes. Steneck (1982) reportou que a remoção do gastrópodo herbívoro *Acmaea* resultou na morte da alga vermelha *Clathromorphum* como consequência do sufocamento por epífitas. Brawley & Adey (1981) demonstraram que espécies de algas filamentosas persistiram em um mesocosmo quando anfípodos foram impedidos de colonizar o tanque. Na presença deles as algas filamentosas desapareceram e a macroalga *Hypnea spinella* dominou a comunidade. Em condições hidrológicas extremas que limitam o pastejo por macroherbívoros, os anfípodos controlam as populações de algas. Sousa (1979) verificou que a sucessão de algas verdes efêmeras para uma comunidade de algas vermelhas perenes era retardada quando o caranguejo herbívoro *Pachygrapsus crassipes* era experimentalmente excluído. Nos sistemas naturais as populações de herbívoros podem alterar a composição florística, além da produção, favorecendo o predomínio de determinadas espécies de macroalgas em detrimento de outras.

Em condições de cultivo, alguns trabalhos abordaram a resposta da alga cultivada em função da densidade dos componentes da epifauna, especialmente tratando a influência de

anfípodos e isópodos. Brawley & Fey (1987) reportaram que a introdução de anfípodos herbívoros em sistemas de ficocultura pode ser uma medida eficaz na remoção de algas epífitas, elevando a produtividade das culturas. Investigando o impacto da herbivoria sobre as macroalgas vermelhas *Gracilaria* e *Neogardhiela*, Nicotri (1977) determinou a porcentagem em peso úmido de alga consumida pelo isópodo *Idotea* sp e pelo anfípodo *Amphitoe* sp, concluindo que a densidade destes crustáceos herbívoros não chegou a oferecer um problema quando as algas estavam em fase de crescimento acelerado. Entretanto, o autor sugeriu que a alta densidade destes organismos pode se tornar um agravante em épocas de baixa produtividade dos talos. Daí o interesse em realizar o estudo em diferentes estações do ano.

Os estudos que trataram das relações entre a macrofauna e a alga substrato, na sua maioria, são baseados em manipulações experimentais (Nicotri 1977, 1980, D'Antonio 1985, Brawley & Fey 1987, Duffy 1990, Duffy & Hay 2000). Muitas vezes, o uso de macrófitas livres de epífitas em estudos experimentais pode ocasionar mudanças no hábito alimentar destes organismos. Por definição, experimentos de laboratório podem somente indicar o hábito alimentar de certas espécies de mesoherbívoros em comunidades naturais (Brawley 1992). Na natureza existem poucos, se algum, substrato algal monoespecífico.

Embora as espécies diferenciem-se pela especialização em algumas funções, são semelhantes na utilização de uma série de outros recursos, ou dimensões do nicho ecológico. Neste contexto, o reconhecimento de guildas, definidas como grupos de organismos que exploram determinado recurso de maneira semelhante, independentemente de suas relações filogenéticas (Root 1967), e sua utilização como unidade de estudo, é uma alternativa adequada para investigar as relações entre algas e sua epifauna no ambiente natural.

Para acessar a relação da epifauna com o crescimento da alga em um cultivo extensivo (diretamente no mar, com condições naturais de suprimento de nutrientes), a definição de

grupos funcionais (guildas) pode ser uma técnica adequada e, indiretamente, gerar evidências e novas hipóteses para serem experimentadas em estudos laboratoriais de causa e efeito.

A macroalga *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty ex. Silva (Rhodophyta: Solieriaceae) é de origem das Filipinas e apresenta talos macroscópicos com morfotipos de cor verde, vermelho e marrom. Embora o conhecimento da epifauna associada aos talos desta macroalga exótica tenha sido elencado como parte dos requisitos para o aperfeiçoamento das atividades de cultivo, mesmo em regiões distantes do seu local de origem (Doty 1987, Paula *et al.* 1998), não há registros de trabalhos tratando da comunidade fital desta alga em ambiente natural, tampouco considerando suas relações com o crescimento dos talos em balsas de cultivo.

Neste trabalho serão apresentadas evidências de que determinados componentes da macrofauna do fital influenciam a taxa de crescimento dos talos num cultivo experimental em Ubatuba, SP.

Para isso:

- 1) obtiveram-se as taxas de crescimento de *Kappaphycus alvarezii*, ao longo do período experimental, testando eventuais diferenças entre os morfotipos de cor verde, vermelho e marrom da alga dentro de cada estação do ano (verão e inverno);
- 2) investigou-se a existência de variações sazonais nos componentes da macrofauna vágil e semi-séssil e nas taxas de crescimento de *K. alvarezii*; e
- 3) estabeleceram-se as correlações entre as taxas de crescimento dos talos de *Kappaphycus alvarezii* e as abundâncias dos táxons e guildas.

2. Material & Métodos

2.1. Caracterização da área de estudo

O município de Ubatuba está localizado no litoral norte do Estado de São Paulo e tem seus 53 km de extensão litorânea caracterizados por uma fisiografia acidentada, com planícies estreitas, e espigões da Serra de Mar se encerrando nas costeiras rochosas, separando inúmeras baías e enseadas originadas nos eventos de transgressão marinha no período Quaternário (Ab'Saber 2005). Muitos destes embaixamentos são bastante abrigados e opostos às ondulações predominantes de SE-SW, favorecendo as práticas de cultivos de recursos marinhos: a maricultura.

O clima é o tropical úmido, caracterizado por médias anuais de temperatura e pluviosidade elevadas (acima dos 20°C de temperatura e de 1500 a 2000 mm de chuva) com chuvas frontais e orogênicas, estas últimas mais freqüentes ao longo de todo ano devido à proximidade da Serra do Mar. As chuvas são mais intensas nos meses de verão, que também apresenta temperaturas mais elevadas, com médias de 28-30 °C. No inverno as médias de temperatura caem para 20-22 °C (CETESB 2003).

Quanto às condições hidrográficas, as temperaturas na coluna d'água apresentam variações sazonais decorrentes da entrada da massa d'água fria proveniente do Atlântico Sul (ACAS – Água Central do Atlântico Sul) sobre a região costeira. Durante o verão a ACAS se dirige no sentido norte sob a Corrente do Brasil penetrando na plataforma continental junto ao fundo e alcançando as regiões costeiras. Durante o inverno ela se retrai em direção a margem continental sendo substituída na plataforma interna pela Água Costeira, massa d'água quente e menos salina (Castro-Filho 1987). Nos meses mais quentes, a coluna d'água se estratifica tornando-se heterogênea. A pouco mais de 1 m de profundidade é notável a queda da temperatura da água de 28 para 19-20 °C.

A enseada de Ubatuba é a mais próxima do centro da cidade, região de maior densidade demográfica. A área inclui oito praias separadas por promontórios rochosos, ocupando 8 km², com extensão de 4,5 km entre a Ponta do Respingador e a Ponta Grossa, seus pontos mais externos. Mais adentro da enseada a Ponta do Alegre e a Ponta Surutuba delimitam a baía de Itaguá. Os rios Indaiá e Grande ao norte e os rios Lagoa e Acaraú (ou rio Itaguá) ao sul deságuam na enseada com grandes índices de poluição por aporte de efluentes domésticos.

As atividades de campo foram realizadas na área destinada à maricultura do Instituto de Pesca da Secretaria de Agricultura e Abastecimento do Estado de São Paulo, Núcleo de Pesca e Aqüicultura de Ubatuba (latitude 23°26.9'S, longitude 45°0.3'W), litoral norte do Estado de São Paulo, localizado na região costeira Sul da Baía de Itaguá (Figura 1).

Figura 1 – Carta náutica da enseada de Ubatuba. → : indica a localização do Instituto de Pesca. Escala: 1: 50.000

O Instituto de Pesca conta com infra-estrutura terrestre e marítima para o desenvolvimento de estudos de maricultura extensiva (cultivos realizados diretamente no mar com o suprimento natural de nutrientes) e intensiva (cultivos de laboratório).

2.2. *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty ex. Silva (1996)

A macroalga *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty ex. Silva (1996) (Rhodophyta: Solieriaceae) é de origem natural do Indo-Pacífico, onde habita os recifes de corais do arquipélago de Sulu, na República das Filipinas, e no leste da Malásia (Doty 1987, Atmadja 2001).

Os estudos sobre seus aspectos biológicos e ecológicos intensificaram-se com a sua importância econômica no provimento de goma carragenana. O estabelecimento de “fazendas” de cultivo teve seu início no final da década de 60, na República das Filipinas. Os primeiros registros de cultivo bem sucedido datam de 1967 e 1972, na Província de Sulu, Mindanao, segundo maior grupo de ilhas do arquipélago, e de 1969, no Atol de Panagatan, Província de Antique, em Visayas, arquipélago central (Doty 1973, Doty & Alvarez 1973, 1975). Posteriormente, o cultivo foi introduzido nas Províncias de Palawan, sudoeste do Mar de Sulu, Batangas, em Luzon, e em Bali, na Indonésia (Hatta & Purnomo 1994, Trono 1999) incentivando a implantação de culturas em outros países.

Doty (1988) caracterizou a espécie *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty (sinonímia: *Eucheuma alvarezii* Doty) pela produção de carragenana do tipo *kappa*. Posteriormente estudos de biologia molecular suportaram esta modificação taxonômica (Fredericq *et al.* 1999, Aguilan 2003), separando-a do gênero *Eucheuma*. A espécie, hoje cultivada em larga escala, foi selecionada no início dos anos 70 a partir de 23 linhagens selvagens, conhecidas pelo nome popular de “cottonii”. Desta seleção obteve-se uma linhagem com maiores taxas de crescimento, menores coeficientes de variação (relação entre o desvio padrão e a média das

taxas de crescimento) e maior resistência à doença fisiológica conhecida como “ice-ice”, que torna o talo descolorido e enfraquecido, facilitando sua fragmentação (Paula 2001).

As carragenanas são polissacarídeos sulfatados presentes nas paredes celulares de diferentes gêneros de macroalgas vermelhas (e.g. *Hypnea*, *Gracilaria*, *Chondrus*, *Kappaphycus*, *Eucheuma*). Entre os três tipos de carragenana, *lambda*, *iota* e *kappa*, este último apresenta a maior demanda no mercado por conter a maior quantidade de compostos sulfatados na parede celular, e *K. alvarezii* é a principal fonte de extração deste produto (Dawes *et al.* 1974, Doty 1987).

Nas macroalgas do gênero *Kappaphycus*, gel carragenana de melhor qualidade está diretamente relacionado às concentrações dos compostos químicos 3,6 anidro-galactose, que são mais elevadas nos tecidos senescentes. Nas algas de ritmo de crescimento acelerado e grande quantidade de tecidos novos, as paredes celulares são mais ricas em compostos sulfatados. Nas algas com baixas taxas de crescimento, os tecidos senescentes apresentam-se dessulfatados em maiores proporções, sendo assim formado o polissacarídeo (Tian *et al.* 1988, Hayashi 2001).

A *kappa*-carragenana é utilizada na indústria alimentícia, na preparação de rações para animais domésticos e peixes. Os resíduos do processo de extração de carragenana apresentam altas concentrações de Potássio (K) e menores concentrações de Sódio (Na) e Fósforo (P) e podem representar fonte adicional de minerais para a agricultura (De Mario & Ballesterro, 2004). Recentemente foi reportada uma nova aplicação onde as carragenanas atuam como agentes inibitórios do “Human Papillomavirus” (ou vírus HPV) (Buck *et al.* 2006). Os talos de *K. alvarezii* servem também como bioindicadores de poluição por metais pesados (e.g. Pb e Cd) (Trono 1993, Hu & Wu 1998).

O ciclo de vida de *K. alvarezii* é trifásico, característico de Rhodophyceae-Florideophycidae, com gerações tetrasporofítica (2N) e carposporofítica (2N) isomórficas

assexuadas, e, geração gametofítica (N) dióica sexuada. É uma macroalga perene, com talos rígidos e de ramificações cilíndricas, alcançando dimensões de até 2 cm de diâmetro e mais de 1 metro de comprimento (Doty, 1987). Apresenta plasticidade fenotípica, diferenciando-se em talos mais delgados ou mais robustos, e, variantes morfológicas de cor verde, vermelho e marrom (Dawes, 1992). O crescimento dos talos se dá pela proliferação celular nos meristemas apicais (Lee 1999, Atmadja 2001).

A técnica de cultivo mais produtiva utiliza balsas flutuantes onde os talos são mantidos permanentemente imersos cerca de 20-50 cm abaixo da superfície da água do mar e as safras são obtidas pela propagação vegetativa através da quebra dos talos depois de 30 dias de crescimento ou, no momento em que a biomassa apresenta o dobro de massa de plantio (Doty 1987). Neste momento os talos mais vigorosos e produtivos são selecionados e replantados.

A produtividade (biomassa/área/tempo) nos cultivos depende da ação compensatória dos fatores físicos luminosidade, temperatura, hidrodinamismo moderado com corrente contínuas e constantes e nutrientes (Doty 1987, Santelices 1999). A amplitude da temperatura nas águas do Indo-Pacífico (23 – 30 °C) indica as condições para o seu melhor desempenho no crescimento.

Em síntese os trabalhos realizados com *K. alvarezii* abordaram na sua maioria os processos biológicos envolvidos na produtividade dos talos. Trataram da eficiência fotossintética (Dawes 1992, Ganzon-Fortes 1993) incluindo ritmos circadianos endógenos (Granbom *et al.* 2001), da qualidade do gel carragenana entre as variantes de cor dos talos (Hurtado-Ponce 1995, Lechat *et al.* 1997), e também dos fatores ambientais interferentes nas taxas de crescimento dos talos em cultivos extensivos (Mairh *et al.* 1986, Ohno *et al.* 1994, Paula *et al.* 1998, 2002). Hurtado *et al.* (2001) apresentou as implicações econômicas resultantes da produção sazonal dos cultivos.

Fatores bióticos exógenos também podem perturbar o ritmo de crescimento dos talos. Entre eles, de maior relevância, estão a epibiose e a predação dos talos por organismos herbívoros (Doty 1987, Ohno *et al.* 1994, Paula *et al.* 1998). Trabalhos tratando destes efeitos na produtividade do cultivo são limitados. A literatura apresenta apenas alguns registros de efeitos deletérios causados por macroherbívoros. Em Cuba os efeitos de peixes recifais herbívoros (Acanthuridae) sobre a produtividade dos talos provenientes do cultivo (Areces 1995) foram investigados e reportados como negativos, com perdas significativas de biomassa (Serpa-Madrigal *et al.* 1997). Em outro estudo, sobre os efeitos da morfologia dos talos de *K. alvarezii*, a epifauna (ensaios com lagostas juvenis da espécie *Palinurus argus*) preferiu, com significância, talos mais ramificados (de maior tamanho) (Serpa-Madrigal, 1998).

Nas últimas três décadas, o aumento significativo na demanda por carragenana estimulou o cultivo de *K. alvarezii* fora dos limites do Indo-Pacífico (Paula *et al.* 1998; Ask & Azanza 2002). Doty (1987) compilou um guia contendo as instruções de cultivo de *K. alvarezii* (= *Eucheuma alvarezii*) com os métodos e parâmetros adequados para o estabelecimento de culturas produtivas.

No Brasil, um plano de introdução experimental foi iniciado em 1995 para avaliar e produção comercial, viabilidade econômica e os riscos ambientais da introdução da macroalga exótica *K. alvarezii* (Paula 2001). O cultivo iniciou com um ramo de 2,5 g de peso úmido do talo tetrasporofítico do morfotipo marrom de *Kappaphycus alvarezii*, natural das Filipinas e resultante de cultivo no Japão (Ohno *et al.* 1994). Após 10 meses sob cultivo intensivo em laboratório, 20 talos de tetrasporófitos obtidos por propagação vegetativa foram introduzidos nas águas de Ubatuba, SP (Paula *et al.*, 1998). Atualmente são reconhecidas as três variantes de *K. alvarezii* em Ubatuba, sendo que as variantes verde e vermelho surgiram como novos ramos vegetativos a partir da variante original marrom.

Nas águas da baía de Itaguá, Ubatuba, SP, local da introdução efetiva da espécie, a alga apresenta maior crescimento em épocas de água do mar com temperaturas elevadas. Confirmando a expectativa de limitação reportada em outros estudos, esse ritmo sofre redução nas épocas de água fria (18-20°C). As temperaturas que sazonalmente chegam a estar abaixo do limite tolerado por estas espécies (20° C) levam à estagnação do crescimento ou até mesmo à morte das plantas (Paula *et al.* 1998). A queda na salinidade também apresentou relações diretas com o crescimento de *K. alvarezii* (Paula *et al.* 2002).

2.3. Coletas preliminares

Investigações preliminares foram realizadas nos meses de maio de 2001, e janeiro e fevereiro de 2002, visando aprimorar as técnicas de coleta, obter um levantamento qualitativo prévio da macrofauna total, e estimar o tamanho dos talos no plantio inicial do experimento. Nesta fase observou-se que os pesos iniciais dos talos praticados no cultivo (de 100-150g) resultavam em colonizações mais densas, principalmente por organismos da macrofauna sésil, com predominância de ascídias coloniais (Anexo A) e algas filamentosas epífitas. Como o principal propósito deste estudo foi quantificar e relacionar os componentes da macrofauna vágil e semi-sésil com a alga substrato, considerou-se mais adequado utilizar talos de tamanhos menores (ao redor de 60 g).

2.4. Delineamento amostral

Os períodos de experimento foram alocados nas estações de verão e de inverno, pois é entre estas estações que se verificaram em outros trabalhos as maiores diferenças das taxas de crescimento de *Kappaphycus alvarezii* (Ohno *et al.* 1994, Paula *et al.* 2002). No verão os talos foram fixados na balsa de cultivo no dia 20 de fevereiro de 2002 e coletados no dia 20 de março de 2002, permanecendo na balsa por 28 dias. No inverno os talos foram fixados no dia 17 de julho e coletados no dia 21 de agosto de 2002, perfazendo um período de 35 dias.

2.4.1. Variáveis abióticas

Variáveis ambientais são rotineiramente registradas por funcionários do Instituto de Pesca de Ubatuba. Dentre estas, foram utilizadas a salinidade (densímetro e/ou refratômetro) e a temperatura instantânea da água superficial do mar (termômetro de mercúrio), registradas nos dias úteis, às 11:00 am, a 0,5 m de profundidade, dentro de um limite de 10 m de raio da posição do experimento. Os valores diários coletados correspondem às réplicas das observações dentro de cada uma das estações de verão e inverno, com $n = 17$ observações sorteadas do total.

2.4.2. Variáveis bióticas

2.4.2.1. Seleção e cultivo experimental dos talos

Quatro talos vigorosos, dentre os maiores (mais produtivos) e sem patologias evidentes (como por exemplo, a doença “ice-ice”, que torna o talo descolorido e enfraquecido, facilitando sua fragmentação), foram selecionados de cada uma das variantes pigmentares verde, vermelho e marrom. Todos os 12 talos foram obtidos por propagação vegetativa da produção do cultivo no mês anterior. Os próprios talos experimentais que cresceram no verão foram manualmente desbastados e replantados no inverno.

Os talos utilizados no experimento trazem, além do polimorfismo cromático, outra característica comum nos talos de *K. alvarezii*, que é a diferenciação no grau de ramificação dos talos (Figura 2). A análise de variância unifatorial foi realizada previamente para verificar a ausência de diferenças significativas nas taxas de crescimento dos talos em função do fator ramificação. O resultado mostrou que não houve diferenças significativas nas taxas de crescimento dos talos para este fator ($p > 0,05$).

Figura 2 – Doze (12) talos do experimento de verão. A coluna da esquerda contém os talos verdes 1, 4, 7 e 10. A coluna do centro contém os talos vermelhos 2, 5, 8 e 11. A coluna da direita contém os talos marrons 3, 6, 9 e 12. Análise de variância unifatorial para o fator ramificação não significativa ($p > 0,05$). Escala = 5 cm.

Em seguida, as incrustações foram removidas manualmente e com o auxílio de um pincel, os talos foram enxugados com papel filtro para a remoção da água superficial e por

fim pesados em balança digital (0,001g de precisão). No verão o peso úmido inicial dos talos foi de 61.44g em média (coeficiente de variação = 0.46 %), e, no inverno, de 60.18g (coeficiente de variação = 0.88 %). Posteriormente os talos foram atados com fitilhos a cada 20 cm de distância, ao longo de duas cordas de polipropileno devidamente lastreadas e equidistantes 40 cm entre si, contendo seis talos em cada uma delas. Essas cordas foram fixadas em uma das balsas do cultivo (Figura 3).

Figura 3 - A) esquema da balsa do experimento, de 2 x 2 m, demonstrando as posições dos talos e das duas cordas (em destaque). B) - detalhe real da balsa de cultivo; a = flutuadores de isopor e b = lastro.

Os talos utilizados no experimento foram mantidos em uma das balsas flutuantes, juntamente com os outros talos em cultivo, a uma profundidade constante de cerca de 30-40 cm da superfície da água, aproximadamente 3 m acima do fundo areno-lodoso, e distante cerca 30 m do costão rochoso. A posição de cada talo na balsa manteve-se constante ao longo de todo o experimento. Toda a balsa de cultivo foi mantida protegida por uma tela de malha de 8 cm para evitar predação por macro-herbívoros marinhos de tamanho acima desta dimensão (em julho de 2001, aparentemente como resultado de herbivoria intensa ocasionada

por tartarugas marinhas e peixes herbívoros, restaram no cultivo apenas pequenas porções basais dos talos).

2.4.2.2. Coleta dos talos e da macrofauna associada

Os talos foram coletados com sacolas de tela de nylon com malha de 400 μm , 100 μm a menos que o limite inferior da classe de tamanho que caracteriza a macrofauna. Cada talo ainda dentro d'água foi envolvido por completo, de baixo para cima, e destacado com o auxílio de uma tesoura. As sacolas contendo os talos foram fechadas e levadas imediatamente ao laboratório do Instituto de Pesca. Cada talo foi retirado de sua sacola, posto numa bandeja plástica branca e submetido a um fluxo de água corrente até que a bandeja estivesse com água até a metade de seu volume total. Em seguida o conteúdo foi despejado sobre uma peneira com abertura de malha de 500 μm para a seleção dos organismos da macrofauna. Este procedimento foi realizado por mais quatro vezes com todo o cuidado para que não se perdesse qualquer organismo. Concluída a bateria de lavagem em água doce corrente, organismos visíveis a olho nu que ainda persistiam nos ramos dos talos foram manualmente coletados com o auxílio de um pincel. A sacola do talo correspondente foi lavada também em água corrente, sobre a mesma peneira, juntando-se os dois materiais num único lote referente a seu talo de origem. Toda a macrofauna vágil e sésil foi fixada em formol 4% e, após uma semana transferida para solução de álcool 70% para conservação do material.

2.4.2.3. Triagem, identificação e quantificação da macrofauna

Todos os organismos presentes nos lotes pluriespecíficos de cada talo foram identificados sob lupa estereoscópica e microscópio de luz. Todos os exemplares foram identificados. Ao longo do processo de triagem cada nova espécie encontrada foi identificada e os exemplares foram enviados aos especialistas para a confirmação, com exceção de exemplares de fácil diagnose. Quando a identificação até espécie foi operacionalmente inviável, pela falta dos caracteres essenciais à diagnose, os exemplares foram mantidos no

nível taxonômico menos abrangente possível e reunidos em lotes supra-específicos. Os indivíduos de cada lote da macrofauna vágil e semi-séssil foram então contados. As abundâncias absolutas dos indivíduos discretos foram padronizadas em densidades (número de indivíduos por 100 g de talo):

$$D_{ij} = \frac{A_{ij}}{P_i} \times 100g \quad , \text{ onde:}$$

D_{ij} = densidade padronizada da espécie j no talo i

A_{ij} = abundância da espécie j no talo i

P_i = peso úmido do talo i .

2.5. Tratamento das observações

Na investigação de hipóteses, a aplicação de testes paramétricos assume o atendimento a certos pressupostos, entre eles: um número grande de unidades amostrais e distribuição normal das variáveis de interesse em seus respectivos grupos. Embora a não normalidade possa ser compensada pela transformação dos dados originais, a restrição no número de unidades amostrais continua sendo limitante. Neste trabalho o número de réplicas é limitado e as distribuições de muitas das variáveis são assimétricas e, portanto não normais. Em vista disso optou-se apenas por procedimentos não paramétricos (e entre estes se incluem os testes baseados em permutações de Monte Carlo - Manly 1997, Anderson 2001). Nas análises baseadas em permutações de Monte Carlo foi adotado o índice de distância multivariada de Bray-Curtis (Bray & Curtis 1957), que mede o grau de diferença quantitativa entre as macrofaunas dos talos.

O índice de Bray-Curtis é assim descrito:

$$d_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^p |y_{ik} - y_{jk}|}{\sum_{k=1}^p (y_{ik} + y_{jk})} \quad , \text{ onde:}$$

y_{ik} = valor de densidade da variável i na linha k

y_{jk} = valor de densidade da variável j na linha k

$k = 1, \dots, p$ linhas.

2.5.1. Dimensionamento amostral

Como alternativa metodológica para verificar a representatividade das amostras foram utilizadas curvas de coletor dos descritores *versus* tamanho amostral, representando os valores médios dos descritores, obtidos por incremento do tamanho amostral. Em cada estação do ano foram aleatoriamente compostos $2n + 1$ subgrupos com 1, 2, 3,...n unidades amostrais. Para cada tamanho amostral calculou-se a média dos $2n + 1$ valores de riqueza real S e riqueza aparente Shannon-Hill (obtida pelo descritor de Hill, 1973) bem como os desvios padrão. Estes valores foram então plotados nos gráficos permitindo avaliar a representatividade do tamanho amostral adotado. Este procedimento de sub-amostragem com reposição (“bootstrap”) foi realizado pelo programa MINAREA 1.0 (Rosso, não publicado).

2.5.2. Variáveis abióticas

Para o teste da hipótese nula de ausência de diferença nas variáveis temperatura e salinidade entre as estações de verão e inverno foi empregada a análise de variância não paramétrica por técnica de permutação de Monte Carlo (PERMANOVA, Anderson 2005).

2.5.3. Variáveis Bióticas

2.5.3.1. Taxa de crescimento da alga

O crescimento tem sido a forma principal de avaliação do desenvolvimento vegetativo de algas em cultivo. Neste trabalho o crescimento dos talos foi avaliado relacionando-se o incremento de massa fresca com o tempo, possibilitando assim, o cálculo de taxas de crescimento (TC). A análise do crescimento dos talos de *K. alvarezii* foi realizada com base em duas formulações. Para possibilitar comparações com os resultados obtidos no trabalho de introdução do cultivo em Ubatuba (Paula *et al.* 2002) e outros trabalhos que trataram da

análise do crescimento de *K. alvarezii* em cultivo foi utilizada a seguinte fórmula, tal qual Lignell & Pedersén (1989):

$$TC(\%.dia^{-1}) = \left[(P_t / P_o)^{1/t} - 1 \right] . 100 \quad , \text{ onde:}$$

P_t = peso em t dias e P_o = peso inicial.

Para a análise das correlações parciais entre o crescimento e os componentes da macrofauna foi utilizada a seguinte fórmula:

$$TC(g.dia^{-1}) = P_t - P_o / t \quad , \text{ onde:}$$

P_t = peso em t dias e P_o = peso inicial.

Esta fórmula foi preferida para as relações com o crescimento, pois expressa valores absolutos, assim como as densidades das variáveis da macrofauna.

Os talos foram testados por diferenças quanto aos fatores cor e estação do ano. A PERMANOVA (Anderson, 2005) foi empregada para testar a hipótese nula de ausência de diferença nas taxas de crescimento entre os morfotipos de cor verde, vermelho e marrom, separadamente em cada estação.

No que se refere ao fator estação do ano, a falta de total independência amostral entre os talos de verão e inverno, visto que foram utilizados os mesmos talos em ambas as estações, e que por isso foram provenientes da mesma linhagem gênica, sugere a condição de teste de medidas repetidas. Por outro lado, a exposição a diferentes condições físicas e de colonização da epifauna em cada uma das estações descarta a condição de total dependência. Por este impasse, dois testes não paramétricos foram empregados: o teste de Wilcoxon para dados pareados e o teste de Mann-Whitney para grupos independentes (Sokal & Rohlf 1995).

2.5.3.2. Avaliação da importância dos táxons e guildas

Os componentes taxonômicos (gêneros) e funcionais (guildas) da macrofauna tiveram suas importâncias avaliadas por um Índice de Valor Ecológico (IVE), computado através do programa DIVCALC 1.0 (Rosso, não publicado). Este índice quantitativo define a importância ecológica de uma espécie ou guilda pela média geométrica de três componentes: a presença no conjunto das unidades amostrais (talos, neste estudo), a equitatividade das abundâncias relativas específicas nas réplicas em que se registrou a ocorrência, e por último a abundância relativa global (a razão entre a abundância absoluta de uma espécie ou guilda e o total na soma de todas as abundâncias. Estes três componentes situam-se entre 0 e 1, da mesma maneira que a média geométrica resultante. Nas condições deste estudo, o máximo de importância (= 1) corresponderia à espécie ou guilda ocorrendo em todos os talos (réplicas), com equitatividade total entre os efetivos da espécie “j” nas amostras em que ocorreu, e, por último com abundância relativa global máxima (i.e. ,neste caso, haveria apenas uma única espécie ou guilda) (Giordano, 2001).

A fórmula do IVE é:

$$IVE_j = \sqrt[3]{P_j \cdot E_j \cdot A_j}$$

Onde:

$$P_j = \frac{n_j}{N} \quad , \text{ para } n_j = \text{n}^\circ. \text{ de amostras com ocorrência da espécie ou guilda "j" e } N = \text{n}^\circ. \text{ total de amostras;}$$

$$E_j = \frac{Levins_j}{\ln(n_j)} \quad , \text{ sendo que } Levins_j = \sum_{i=1}^N p_{i,j} \cdot \ln(p_{i,j}) = \text{índice de amplitude de nicho;}$$

$$A_j = \frac{\sum_{i=1}^N a_{i,j}}{\sum_{j=1}^S \sum_{i=1}^N a_{i,j}} \quad , \text{ para "a}_{i,j}\text{" = abundância absoluta da espécie ou guilda "j" na amostra "i".}$$

No índice de Levins $p_{i,j}$ é a abundância relativa da espécie ou guilda “j” na amostra “i”. E_j mede a equitatividade entre os efetivos de “j” nas amostras em que esta espécie ocorreu, correspondendo ao descritor sintético de equitatividade de Pielou (Pielou 1984) aplicado aos efetivos de uma única espécie ou guilda no total das amostras em que esta ocorreu, ao invés dos efetivos de todas as espécies presentes em uma mesma amostra, que é o modo tradicional.

2.5.3.3. Densidades populacionais entre as estações do ano

A análise de variância unifatorial (fator: estação do ano) multivariada não paramétrica por técnica de permutação de Monte Carlo (M.C.), desenvolvida para experimentos desbalanceados (com grupos de tamanho desigual) (ver Anderson 2004) foi empregada para testar a hipótese nula de ausência de diferenças na macrofauna total entre as estações de verão e inverno. Esta análise foi empregada para os táxons (gêneros) e guildas em separado, sendo que para os táxons foram incluídas somente as variáveis que apresentaram IVE superior a 0.10. Em seguida a análise de variância univariada foi empregada para acessar as variáveis de maior contribuição para a diferença da macrofauna total entre as estações do ano.

2.5.3.4. Relação entre macrofauna e crescimento da alga

A análise da relação entre os componentes da macrofauna e as taxas de crescimento de *K. alvarezii* foi realizada em separado para os gêneros e guildas através da correlação parcial por técnica de permutação de Monte Carlo (MC) (ver Anderson 2003). Nesta análise foram obtidas as proporções acumuladas das variáveis explanatórias mais discriminatórias, através da seleção sequencial do tipo “forward”, na qual a equação começa vazia e cada preditor entra, um por um, em uma sequência decrescente de significância em termos de sua contribuição adicional, eliminando o efeito das variáveis já incluídas como covariadas. Os testes foram realizados para as estações do ano em separado.

As características biológicas dos componentes do fital consideradas para a formação das guildas estão apresentadas abaixo (Tabela 1). No critério **A** as guildas foram estabelecidas com base no modo de vida dos componentes da macrofauna, onde T representou a guilda dos organismos tubícolas, construtores de domicílio e, NT representou a guilda dos organismos que utilizam o substrato como hábitat de maneira direta, os não tubícolas. No critério **B** as guildas foram estabelecidas com base no hábito alimentar, onde MEH representou a guilda dos mesoherbívoros, CP representou a guilda dos carnívoros predadores e P representou a guilda dos organismos comedores de partículas depositadas. Por último, no critério **C**, as guildas foram estabelecidas pela associação do modo de vida e hábito alimentar produzindo cinco (5) variáveis, onde TP e NTP representaram respectivamente os tubícolas e não tubícolas comedores de partículas; TMEH e NTMEH representaram respectivamente os tubícolas e não tubícolas mesoherbívoros; e NTCP representou os não tubícolas carnívoros predadores. Outras combinações não foram analisadas devido à dificuldade de interpretação dos efeitos sobre a alga. A organização das guildas foi baseada em uma extensa revisão literária descrita no Anexo B.

Tabela 1 – Critérios para definição das variáveis da macrofauna para os testes de correlações parciais.

Critério	Variáveis
Gêneros	Gêneros com IVE superior a 0,10
(A) Modo de vida	T e NT
(B) Hábito alimentar	MEH, CP e P
(C) Hábito de vida x alimentar	TP, TMEH, NTCP, NTP, NTMEH

T = tubícola; NT = não tubícola; P = comedores de partículas; CP = carnívoro predador; MEH = mesoherbívoros.

3. Resultados

3.1. Variáveis abióticas

A temperatura e a salinidade superficial da água do mar apresentaram diferenças significativas entre as estações de verão e inverno, ambas com $p < 0.001$. A figura 4 apresenta a dispersão destas variáveis no período do experimento.

Figura 4 - Temperatura e salinidade da água superficial do mar no local de cultivo do Instituto de Pesca em Ubatuba (SP). Barras em ordem decrescente de tamanho indicam: mediana, quartis e valores mínimo e máximo, respectivamente.

No verão a temperatura predominou em 27-28°C, variando entre mínimas e máximas de 27°C a 31°C respectivamente. No inverno a temperatura máxima registrada foi de 24°C, chegando a valores mínimos de 22°C. A salinidade da água superficial do mar também diminuiu no inverno. No verão predominou entre 32,5 e 35,4 g/l e no inverno entre 31,6 e 33,6 g/l.

3.2. Variáveis bióticas

3.2.1. Taxa de crescimento da alga

As taxas de crescimento de *K. alvarezii*, obtidas pelas duas fórmulas, não apresentaram diferenças significativas para o fator cor dos talos, tanto no verão quanto no inverno. No inverno as diferenças foram testadas apenas para talos verdes e vermelhos em função da perda de 3 talos da cor marrom.

No verão as taxas se apresentaram significativamente maiores em comparação às taxas verificadas no inverno, para cada um dos talos (Figura 5). Todos os talos apresentaram queda no crescimento no inverno.

Figura 5 – Taxas de crescimento dos talos no verão (n = 12) e no inverno (n = 9), obtidas pelas duas fórmulas. Pontos nas cores verde, vermelho e marrom representam os morfotipos de cor da alga.

A tabela 2 apresenta os resultados da análise de variância unifatorial não paramétrica por técnica de permutação de Monte Carlo para o fator cor dos talos. As taxas não apresentaram diferenças significativas entre os morfotipos de cor.

Tabela 2 - Resultados da ANOVA por permutação de Monte Carlo para as taxas de crescimento dos talos de *K.alvarezii* no verão (n = 4 para verde, vermelho e marrom) e inverno entre (n = 4 para verde e vermelho) obtidas pelas duas fórmulas. Fator: cor dos talos.

Estação do ano	gl	F ^c	p	
$TC\left(g.dia^{-1}\right)=P_t-P_o / t$				
Verão	Cor	2	0,711	0,54 ^a
	Resíduo	9		
Inverno	Cor	1	2,91	0,13 ^b
	Resíduo	6		
$TC\left(\%.dia^{-1}\right)=\left[\left(P_t / P_o\right)^{1 / t}-1\right] .100$				
Verão	Cor	2	1,02	0,39 ^a
	Resíduo	9		
Inverno	Cor	1	1,09	0,35 ^b
	Resíduo	6		

^a p > 0.05; fator cor dos talos com três níveis: verde, vermelho e marrom

^b p > 0.05; fator cor dos talos com dois níveis: verde e vermelho

^c residual / fator cor

Estes resultados permitiram considerar todas as unidades amostrais como um único lote, independentemente da cor, dentro de cada estação do ano, totalizando 12 talos no verão e 9 talos no inverno.

Com relação ao fator estação do ano as taxas de crescimento dos talos apresentaram diferenças altamente significativas entre as estações de verão e inverno, em ambas as fórmulas utilizadas para a análise do crescimento (Tabela 3).

Tabela 3 – Resultados dos testes não-paramétricos para as taxas de crescimento de *K.alvarezii* entre verão (n = 12) e inverno (n = 9); **negrito**: p < 0.01 para ambas as fórmulas de taxa de crescimento.

Teste	Tipo de amostragem	Significância (α)
Wilcoxon (W)	dependente	0.008
Mann-Whitney (U)	independente	0.0003

No verão, a taxa de crescimento foi de 5,6 % por dia, em média, semelhante àquela documentada no trabalho de introdução de *K. alvarezii* em Ubatuba (Paula *et al.* 2002). No

inverno elas estiveram bastante diferentes. No presente estudo a taxa de crescimento foi de 2,8 % em média diária. No trabalho de Paula *et al.* (2002), para a mesma estação, a taxa de crescimento foi quase o dobro, com 5,1 % de acúmulo de biomassa em média diária (Tabela 4).

Tabela 4 - Médias das taxas de crescimento obtidas neste estudo e apresentadas com as médias obtidas por Paula *et al.* (2002) para as comparações. N = número de talos; P_o = peso inicial; P_t = peso em t dias de cultivo; C.V. = coeficiente de variação; T.C. = taxa de crescimento: $TC(\%.dia^{-1}) = \left[(P_t / P_o)^{1/t} - 1 \right] \cdot 100$; $TC(g.dia^{-1}) = P_t - P_o / t$; CV = coeficiente de variação.

Período	N	Dias	T (°C)	Sal. (g/l)	P _o (g)	CV (%)	P _t (g)	CV (%)	T.C (%)	T.C (g)
Paula <i>et al.</i> 2002										
fev / mar 1996	20	29	27,7	28,5	99	14,6	467	19,4	5,5	-
jul / ago 1996	20	35	20,4	33,5	146	7,2	845	10,2	5,1	-
Presente estudo										
fev / mar 2002	12	28	28,47	34,3	61,4	0,46	291,15	28,71	5,6	8,2
jul / ago 2002	9	35	22,70	33,1	60,1	0,88	165,22	31,31	2,8	3

3.2.2. Macrofauna

3.2.2.1. Táxons

As curvas de coletor dos descritores riqueza real S e riqueza aparente (Shannon-Hill) alcançaram o platô com 4-6 unidades amostrais (Figura 6). Poucas unidades amostrais já se mostraram suficientes para se conhecer os componentes de maior densidade na comunidade da macrofauna vágil e semi-séssil.

Figura 6 - Curvas de coletor dos descritores riqueza real S e riqueza aparente (Shannon-Hill) com o incremento do tamanho amostral. Aleatorização realizada por técnica de sub-amostragem com reposição (“bootstrap”); simulações: 25 no verão (pontos cheios) e 19 no inverno (pontos vazios). Barras = desvio padrão.

O anexo C apresenta uma lista qualitativa das espécies registradas na macrofauna vágil e semi-séssil do fital de *Kappaphycus alvarezii*. A comunidade da macrofauna esteve composta por diversos táxons, com espécies dominantes, freqüentes e raras. No verão registrou-se a maior riqueza de espécies (39 espécies contra 16 no inverno), sendo a maioria delas consideradas raras. Ao mesmo tempo, no verão a densidade total registrada foi de 2359,74 indivíduos a cada 100 gramas de talo úmido. No inverno a densidade foi elevada para 2846,40 indivíduos por 100 gramas de talo úmido.

O táxon dominante foi sempre Amphipoda. No verão estes organismos corresponderam a 89,5 % da densidade total. Isópodos da espécie *Paracerceis sculpta*, corresponderam a 9,1 %, e os demais grupos: poliquetos, braquiúros, gastrópodos, pantópodos

e tanaidáceos, corresponderam a 1,4 %. No inverno os anfípodos corresponderam a 98 % da densidade da macrofauna vágil. Poliquetos e isópodos representaram 1,3 e 0,7 % respectivamente. De modo geral os anfípodos apresentaram a maior importância ecológica em termos de densidade e destacaram-se como os organismos dominantes.

A figura 7 apresenta as importâncias de cada um dos gêneros da macrofauna vágil e semi-séssil, segundo valores de IVE, nas estações de verão e inverno. Nota-se a divisão da comunidade em três patamares, de gêneros principais, intermediários e raros tanto no verão quanto no inverno.

No verão o grupo dos gêneros principais vai de *Podocerus* a *Paracerceis*, o grupo dos gêneros intermediários, de *Corophium* a *Ampithoe* e o grupo dos gêneros raros, de *Hyale* a *Panopeus*.

Figura 7 - Índice de Valor Ecológico (IVE) dos gêneros no verão e no inverno.

No inverno o grupo dos gêneros principais foi menor, apresentando apenas dois deles, que foram: *Ericthonius* e *Corophium*. O grupo dos gêneros intermediários conteve de *Caprella* a *Paracerceis* e o grupo dos gêneros raros conteve apenas *Platynereis*. Nesta estação a dominância dos anfípodos foi acentuada pelas altas densidades de *Ericthonius* e *Corophium* (Figura 7).

Todos os gêneros com IVE abaixo de 0,10 foram considerados raros. No verão, 11 dos 39 gêneros registrados apresentaram IVE superior a este valor. No inverno 8 gêneros apresentaram IVE acima de 0,10.

A figura 8 apresenta as densidades dos gêneros ordenados de maneira decrescente a partir dos valores de IVE acima de 0,10, em cada um dos talos do experimento, em ambas as estações do ano.

Figura 8 - Densidades (nº ind. . 100⁻¹ g de talo) dos gêneros com IVE de carga superior a 0,10. Espectro tracejado representa as médias.

3.2.2.2. Guildas

A composição das guildas está apresentada na tabela 5. Todos os gêneros considerados raros pelos valores de IVE também constituíram as guildas. Em ambas as estações do ano predominaram as guildas que utilizam fontes de alimento de origem alóctone, tanto em suspensão quanto acumuladas no substrato algal.

No verão, dentre as guildas analisadas, NTCP, NTMEH e TP foram taxonomicamente as mais diversificadas, respectivamente com 12, 10 e 7 espécies. As menos diversificadas foram NTO, NTP e TMEH com 5, 3 e 2 espécies respectivamente.

Anfípodos estiveram entre os grupos de maior abundância dentro de cada uma das guildas, com exceção de NTO (dos organismos não tubícolas onívoros), também composta por braquiúros e poliquetos, e de NTMEH (dos organismos não tubícolas mesoherbívoros), também composta pelo isópodo *Paracerceis sculpta* (Tabela 5).

A figura 9 apresenta as densidades das guildas ordenadas de maneira decrescente a partir dos valores de IVE.

Tabela 5 – Médias das densidades (nº ind. 100⁻¹ g de talo) dos componentes das guildas; **negrito**: espécies com IVE superior a 0,10, acompanhadas dos seus postos em parênteses.

Guildas				Estação do ano	
Modo de vida	Hábito alimentar	Acrônimo	Espécies constituintes	Verão	Inverno
Tubícola	Comedor de partículas	TP	<i>Erichthonius brasiliensis</i>	25,15; 0,471 (4)	170,01; 0,793 (1)
			Corophium sp.	5,36; 0,29 (6)	67,26; 0,56 (2)
			<i>Photis longicaudata</i>	0,13	0,05
			<i>Chevalia</i> sp.	0,08	-
			<i>Cheiriphotis</i> sp.	0,03	-
			<i>Leptochelia savignyi</i>	0,04	-
			<i>Zeuxo (Parazeuxo) coralensis</i>	0,10	0,06
			Ampithoe sp.	0,58; 0,109 (11)	0,07
Não tubícola	Comedor de partículas	NTP	Cymadusa filosa	3,42; 0,217 (7)	0,12
			Elasmopus sp.	44,96; 0,607 (2)	13,37; 0,295 (6)
	Carnívoro predador	NTCP	Podocerus sp.	67,09; 0,676 (1)	16,12; 0,341 (4)
			<i>Nematonereis schmardae</i>	0,06	-
			Stenothoe sp.	27,40; 0,495 (3)	10,85; 0,299 (5)
			<i>Leucothoe spinicarpa</i>	0,02	-
			<i>Achelia sawayai</i>	0,04	-
			<i>Anoplodactylus stictus</i>	0,14	-
			<i>Endeis spinosa</i>	0,04	-
			<i>Spurilla neapolitana</i>	0,05	-
			<i>Gastropteron rubrum</i>	0,05	-
			<i>Berthella tupala</i>	0,03	-
			<i>Gyptis</i> sp.	0,03	0,12
			<i>Lepidasthenia</i> sp.	0,03	-
			<i>Pionosyllis cf. articulata</i>	0,04	-
			<i>Proceraea picta</i>	0,03	3,23
	Mesoherbívoro	NTMEH	Dulichia appendiculata	1,09; 0,159 (8)	5,88; 0,221 (7)
			Paracerceis sculpta	17,81; 0,437 (5)	2,33; 0,165 (8)
			Caprella sp.	0,27	26,16; 0,393 (3)
			<i>Hyale</i> sp.	0,42	-
			<i>Aplysia</i> sp.	0,02	-
			<i>Bulla striata</i>	0,04	-
			<i>Bittium varium</i>	0,12	-
			<i>Atys</i> sp.	0,02	-
			<i>Haminoea antillarum</i>	0,14	-
			<i>Cylichna bidentata</i>	0,03	-
	Onívoro*	NTO	Nereis riisei	0,74; 0,134 (9)	0,06
			Hexapanopeus schimitti	0,53; 0,11 (10)	-
			<i>Panopeus rugosus</i>	0,25	-
			<i>Macrocoeloma laevigatum</i>	0,03	-
			<i>Platynereis coccinea</i>	0,22	0,56

T = tubícola; NT = não tubícola; CP = carnívoro predador; MEH = mesoherbívoro; P = comedor de partículas; O = onívoro. * esta categoria não foi analisada devido à dificuldade de interpretação da sua influência sobre a alga.

Figura 9 - Densidades (nº.ind.. 100⁻¹g de talo) das guildas no verão e no inverno. Espectro tracejado representa as médias.

No verão a guilda NTP, representada pelos anfípodos não tubícolas *Elasmopus* e *Podocerus* com hábito alimentar baseado na ingestão de detritos em suspensão e/ou depositados foi dominante, seguida pela guilda TP (dos anfípodos tubícolas *Erichthonius* e *Corophium*) de mesmo hábito. A guilda NTMEH (não tubícolas mesoherbívoros) assumiu postos intermediários nas duas estações do ano, aparecendo com frequência, mas com densidades baixas (Figura 9).

No inverno a guilda TP foi a dominante representando 76,6 % das densidades da macrofauna fital nesta estação do ano. No verão a importância deste grupo foi de apenas 19,75 % das densidades totais da macrofauna. Nesta estação os anfípodos não tubícolas somaram 80,25 % de importância relativa.

A figura 10 apresenta os espectros dos IVEs das guildas nas duas estações do ano. Nota-se a dominância das guildas que se alimentam de material alóctone no espectro decrescente de importância ecológica. As guildas que se alimentam de material autóctone (TMEH, NTMEH, NTCP e NTO) assumiram importâncias intermediárias e baixas.

Figura 10 – Espectros dos Índices de Valor Ecológico (IVE) das guildas.

3.2.2.3. Densidades populacionais entre as estações do ano

No conjunto das variáveis a macrofauna do fital apresentou diferenças significativas quanto ao fator estação do ano, para as variáveis analisadas pelos diferentes critérios. Quando agrupados em gêneros, ou em guildas houve diferenças significativas entre as estações de verão e inverno, com p (M.C.) $< 0,001$.

Na análise das variáveis em separado certas variáveis da macrofauna não apresentaram densidades significativamente diferentes em função do fator estação do ano (Tabela 6).

Tabela 6 – ANOVA não balanceada por permutação para o fator estação do ano. Gêneros de IVE superior a 0,10. Verão com $n = 12$ e inverno com $n = 9$.

	Significância (M.C.)
Gênero	
<i>Ampithoe</i>	0,03 ^b
<i>Caprella</i>	0,0001 ^a
<i>Corophium</i>	0,0001 ^a
<i>Cymadusa</i>	0,006 ^a
<i>Dulichchiella</i>	0,48 ^{ns}
<i>Elasmopus</i>	0,0008 ^a
<i>Erichthonius</i>	0,0001 ^a
<i>Hexapanopeus</i>	0,002 ^a
<i>Nereis</i>	0,005 ^a
<i>Paracerceis</i>	0,0003 ^a
<i>Podocerus</i>	0,0007 ^a
<i>Stenothoe</i>	0,03 ^b
Hábito de vida	
T	0,0002 ^a
NT	0,004 ^a
Hábito alimentar	
MEH	0,52 ^{ns}
CP	0,074 ^{ns}
P	0,09 ^{ns}
Modo de vida x hábito alimentar	
NTCP	0,086 ^{ns}
NTMEH	0,57 ^{ns}
NTO	0,0002 ^a
NTP	0,0001 ^a
TMEH	0,002 ^a
TDP	0,0001 ^a

^a $p < 0,01$; ^b $p < 0,05$; ^{ns} $p > 0,05$

Considerando os gêneros, a densidade de *Dulichchiella* não foi significativamente alterada pelo fator estação do ano ($p > 0,05$). Na análise funcional, certas guildas também não

apresentaram diferenças entre verão e inverno. Pelo critério hábito alimentar todas as variáveis não apresentaram densidades significativamente diferentes para o fator estação do ano. No critério modo de vida x hábito alimentar, NTCP e NTMEH não foram significativamente diferentes para o fator estação do ano.

3.2.3. Relação entre a macrofauna e o crescimento da alga

3.2.3.1. Táxons

Na análise sobre os gêneros, *Paracerceis*, *Podocerus*, *Dulichella* e *Ericthonius*, ordenados nesta seqüência (Tabela 7), foram os táxons que apresentaram informação significativa para explicar a taxa de crescimento da alga. Ordenados nesta seqüência de importância, explicaram 91% das variações das taxas de crescimento registradas no verão. No inverno, *Caprella* e *Ericthonius* explicaram juntos 78 % das variações na taxa de crescimento da alga. Nesta estação do ano *Caprella* foi o melhor predictor explicando 55% das variações de biomassa de *K. alvarezii*.

3.2.3.2. Guildas

Na análise sobre as guildas de modo de vida (critério A) os tubícolas apresentaram maior significância ($p < 0,05$) explicando 56 % das variações nas taxas de crescimento dos talos no inverno (Tabela 7). No verão as guildas de modo de vida não foram significantes para explicar as variações registradas nas taxas de crescimento dos talos.

Na análise do hábito alimentar (critério B), CP apresentou correlação parcial significativa ($p < 0,01$), explicando 53 % das variações nas taxas de crescimento dos talos no verão. No inverno as guildas não foram predictoras significantes das variações registradas nas taxas de crescimento.

Na análise do modo de vida x hábito alimentar (critério C) ambas as estações do ano apresentaram preditores significantes para as variações registradas nas taxas de crescimento

da alga. No verão NTCP explicou 54 % das variações nas taxas de crescimento enquanto que no inverno P explicou 50 %.

Tabela 7 - Contribuição das variáveis na explicação das variações das taxas de crescimento nas estações de verão e inverno em separado. **Negrito**: resultados significantes.

Variável explanatória	p	Proporção acumulada de variabilidade
Gêneros		
Verão		
<i>Paracercis</i>	0,01	0,52
<i>Podocerus</i>	0,05	0,67
<i>Dulichella</i>	0,06	0,79
<i>Erichthonius</i>	0,01	0,91
Inverno		
<i>Caprella</i>	0,02	0,55
<i>Erichthonius</i>	0,01	0,78
<i>Stenothoe</i>	0,20	0,84
<i>Dulichella</i>	0,15	0,90
Modo de vida		
Verão		
T	0,09	0,25
NT	0,91	0,26
Inverno		
T	0,03	0,56
NT	0,47	0,61
Hábito alimentar		
Verão		
CP	0,00	0,53
P	0,05	0,68
MEH	0,46	0,71
Inverno		
MEH	0,22	0,18
CP	0,24	0,35
P	0,90	0,36
Modo de vida x hábito alimentar		
Verão		
NTCP	0,00	0,54
NTMEH	0,09	0,66
Inverno		
TP	0,01	0,50
NTP	0,24	0,60

Na figura 11 apresentam-se as coordenadas entre as variáveis da macrofauna (táxons e guildas) e as taxas de crescimento dos talos que apresentaram maior discriminação segundo as suas proporções acumuladas, apresentadas na tabela acima.

VERÃO

INVERNO

Figura 11 - Coordenadas das variáveis significativamente discriminatórias nas relações com as taxas de crescimento dos talos no verão ($n = 12$) e no inverno ($n = 9$).

Estas coordenadas não resultam das correlações parciais entre as variáveis. Entretanto possibilitam verificar a linearidade e o tipo de relação entre as variáveis, se direta ou inversa.

Algumas relações não apresentaram linearidade e todas as variáveis da macrofauna estiveram inversamente relacionadas com as taxas de crescimento dos talos, tanto no verão quanto no inverno. Desta forma o aumento na densidade de determinadas variáveis da macrofauna esteve relacionado ao decréscimo no acúmulo de biomassa nos talos de *K. alvarezii*.

Por último a importância quantitativa das variáveis utilizadas no critério modo de vida x hábito alimentar foram relacionadas às proporções explanatórias das variáveis obtidas nas correlações parciais (figura 12).

Figura 12 – Coordenadas das proporções acumuladas de variabilidade obtidas pelas correlações parciais e as importâncias quantitativas segundo os IVEs. Pontos cheios = $p < 0,05$; pontos vazios = $p > 0,05$.

Nota-se no inverno que a guilda TP, de maior importância quantitativa, foi também a que apresentou a maior proporção de explicação das variações no crescimento dos talos.

4. Discussão

4.1. Taxa de crescimento de *Kappaphycus alvarezii*

4.1.1. Fator estação do ano

Outros estudos que investigaram com maior rigor a influência de fatores físicos ambientais na produtividade de *Kappaphycus alvarezii* citaram a queda da temperatura e também da salinidade da água do mar como os principais fatores causais da redução da produtividade sazonal.

No presente estudo a diferença significativa da taxa de crescimento de *Kappaphycus alvarezii* verificada entre o verão e o inverno apresentou relação direta com os valores de temperatura e salinidade da água do mar, confirmando novamente, também para talos de menores dimensões, as limitações do crescimento em função das quedas na temperatura e na salinidade da água do mar. Diversos autores citaram a necessidade de temperaturas elevadas (acima de 20°C) para o sucesso no cultivo de *K. alvarezii* (Mairh 1986, Ohno *et al.* 1994, Paula *et al.* 2002), contanto que os outros fatores relevantes no conceito de fertilidade do cultivo, i.e. luminosidade, hidrodinamismo e nutrientes (Doty 1987, Santelices 1999) não estejam em intensidades ou concentrações limitantes.

A variação da temperatura da água do mar ao longo das estações do ano (maior escala) ou decorrente do deslocamento vertical de termoclinas na coluna d'água (menor escala) é um dos principais fatores controladores da atividade fotossintética e da produção primária nas macroalgas marinhas (Luning 1990). As causas da queda no crescimento dos talos frente às variações na temperatura incluem: desnaturação protéica e danos a enzimas instáveis às flutuações da temperatura da água do mar (enzimas ditas estenotérmicas) e, destruição de lipídios e proteínas da membrana plasmática. A intensidade do efeito deletério resultante da queda na temperatura varia dependendo dos limites de tolerância de determinada espécie ou ecótipo (Luning 1990, Lobban & Harrison 1997).

Macroalgas eurióicas (de ampla distribuição geográfica) são mais tolerantes às variações de temperatura da água do mar (euritérmicas) enquanto que espécies de distribuição restrita são menos tolerantes (estenotérmicas). Dawes (1989) reportou que a macroalga *Eucheuma isiforme*, cultivada na Flórida (onde as temperaturas variaram entre 16 a 28°C) apresentou melhor desempenho na aclimação a temperaturas de 18°C em comparação a *K. alvarezii* (= *E. alvarezii*) das Filipinas (temperaturas em torno de 25°C). No Mar de Sargaços, *Sargassum natans* apresentou crescimento entre temperaturas de 18-30°C. Já congêneres de ambientes bentônicos na costa da Florida podem desenvolver-se em águas mais frias, com temperatura de até 12 graus, considerada letal para *S. natans* (Hanisak & Samuel 1987).

A macroalga *Kappaphycus alvarezii* é de origem dos recifes de corais do Mar de Sulu nas Filipinas onde as temperaturas apresentam pouca variação sazonal (entre 23 e 33°C) (Doty 1987). Macroalgas perenes de histórico de vida isomórfico, como *Kappaphycus* não apresentam mecanismos de escape ao “stress” (Levitt 1980). Por consequência apresentam diminuição ou até mesmo cessamento no crescimento nas épocas de águas frias.

Em Ubatuba, algumas diferenças e semelhanças foram detectadas comparando os resultados deste estudo com aqueles resultantes do monitoramento realizado entre 1995 e 1996 na introdução de *Kappaphycus* (Paula *et al.* 2002).

No verão as taxas de crescimento se assemelharam, apesar das diferenças entre os pesos iniciais de plantio dos talos. Entretanto no estudo de Paula *et al.* (2002) as taxas de crescimento registradas estão entre as menores para o período, em função da elevada pluviosidade e queda na salinidade da água do mar. No inverno as taxas de crescimento foram apenas 50 % daquelas observadas na introdução do cultivo experimental. Esta diferença observada entre as estações de inverno nos dois trabalhos pode estar relacionada ao peso inicial de plantio dos talos, que foi de 100-150 g no trabalho de Paula *et al.* (2002) e de 60-62

g neste estudo. O tamanho inicial de plantio dos talos no inverno pode ter intensificado as limitações do crescimento em épocas de águas frias.

Paralelamente, esta queda pode estar relacionada à propagação vegetativa dos talos, que já foi reportada como possível causa da queda na adaptabilidade dos talos às variações dos parâmetros físicos, principalmente a temperatura, resultando em safras cada vez mais sazonais. Esta situação decorre da propagação contínua dos talos de uma única planta-mãe (Paula et al. 1999). Isto pode explicar a menor produtividade no inverno 6 anos depois dos experimentos de introdução da alga.

Uma medida para o aperfeiçoamento na produtividade dos talos no inverno seria a seleção de ecótipos mais produtivos nesta estação do ano. Estes talos representariam os reprodutores ou, propagadores especializados aos fatores predominantes em cada estação do ano.

A salinidade da água do mar também é um fator limitante da produtividade, mas a sua alta correlação com a temperatura dificulta a interpretação dos efeitos isolados desta variável física no crescimento dos talos (Hurtado *et al.* 2001, Paula *et al.* 2002; Paula & Pereira 2003). Nos ambientes costeiros as quedas na temperatura da água do mar estão frequentemente associadas com as quedas na salinidade em virtude da entrada de frentes frias acompanhadas de chuvas frontais.

Sabe-se que as variações na salinidade da água do mar interferem no equilíbrio osmótico das macroalgas marinhas alterando o potencial de troca de diversos íons com o meio (i.e. sódio e potássio). O potássio é um íon eficiente na ativação de determinadas enzimas sendo que muitas enzimas de sínteses protéicas não atuam com eficácia na ausência deste íon. As variações na salinidade da água do mar alteram o potencial osmótico entre a alga e o meio interferindo também na atividade enzimática relacionada à fotossíntese e por consequência diminuindo a eficiência de produção primária (Lobban & Harisson 1997).

Se a temperatura e a salinidade se apresentassem estáveis em ambas as estações do ano, e, mesmo assim as taxas apresentassem variação sazonal, então, a queda observada na produtividade entre as estações de verão e inverno seria atribuível somente a fatores de natureza biótica, ou além destes, outros fatores de natureza abiótica, como por exemplo, a luz e os nutrientes, não considerados neste trabalho. Acredita-se que dentro de cada estação do ano a temperatura tenha permanecido estável para cada talo investigado, o que significa que a temperatura não se apresenta como uma fonte de variabilidade entre talos numa mesma estação. O mesmo pode ser dito com relação aos outros fatores de natureza abiótica, sugerindo assim maior importância do componente biótico na explicação da variação na produtividade dos talos.

4.1.2. Fator morfotipos de cor

A ausência de diferenças significativas verificadas na taxa de crescimento entre os morfotipos de cor *Kappaphycus alvarezii* é uma característica comumente reportada nos trabalhos que trataram deste fator. O mais recente registro ocorreu no cultivo de Yucatan, no México (Muñoz *et al.* 2004), onde talos de *K. alvarezii* provenientes do cultivo de Ubatuba foram utilizados para experimentos em cultivo extensivo. Os talos de morfotipo verde, vermelho e marrom submetidos a 15 dias consecutivos de crescimento não apresentaram diferenças no crescimento quanto ao fator cor.

Resultados semelhantes foram reportados nas Filipinas (Trono & Ohno 1989, Hurtado *et al.* 2001) e na Baía de Tampa na Flórida (Dawes 1992) onde a atividade fotossintética também não apresentou diferenças quanto ao fator cor dos talos. Nas Filipinas Dawes *et al.* (1994) também não encontrou diferenças na eficiência fotossintética entre os três morfotipos de cor dos talos. Hurtado (1995), investigando o desempenho na produtividade destas variantes de cor em diferentes profundidades demonstrou que o morfotipo de cor verde

apresentou maior taxa de crescimento em relação aos demais. No entanto, os resultados não apresentaram interações com a estação do ano e com a profundidade.

Pelo que já foi documentado, os morfotipos de cor parecem responder da mesma forma dentro de uma mesma estação do ano no que se refere à produtividade, seja em cultivos de menor período (de 6 a 14 dias; Ohno *et al.* 1994, Munõz *et al.* 2004), de período intermediário (no caso do presente estudo) ou até mesmo em cultivos mais prolongados (60 dias; Hurtado *et al.* 2001) em regiões tropicais e em regiões subtropicais. Recentemente foi demonstrado que as diferentes concentrações de pigmentos acessórios, responsáveis pelos morfotipos de cor dos talos de *K. alvarezii* não interferem na fotossíntese e no crescimento desta alga (Aguirre von Wobeser *et al.* 2001).

4.2. Relação entre a macrofauna e o crescimento da alga

Os mesoherbívoros não apresentaram influências na queda da produtividade observada entre as estações de verão e inverno. A ausência de diferença nas densidades da guilda NTMEH, e a queda significativa na guilda TMEH entre os períodos experimentais de verão e inverno, acompanhando a queda na produtividade na estação de inverno, são evidências de que os fatores físicos são mais relevantes para a queda da produtividade dos talos entre o verão e o inverno.

Em menor escala temporal, dentro de cada estação do ano, a natureza biológica parece ser mais influente na variabilidade das taxas de crescimento dos talos.

Na análise das guildas de modo de vida, T (dos tubícolas) foi a melhor variável biótica explanatória do decréscimo nas taxas de crescimento dentro do inverno. O efeito negativo é provavelmente resultante do bloqueio da intensidade luminosa, já limitada nesta época do ano, em função da cobertura por tubos dos anfípodos dominantes *E. brasiliensis* e *Corophium* sp.. No verão a falta de significância das variáveis bióticas neste critério permite concluir que não houve influência na queda da taxa de crescimento dos talos.

Os principais fatores causais da queda na produtividade dos talos reportados na literatura referem-se à herbivoria e ao bloqueio da intensidade luminosa pela epibiose (Seed & O'Connor 1981). Efeitos deletérios resultantes do bloqueio da luz incidente pela colonização da macrofauna do fital já foram reportados anteriormente por alguns autores (Oswald *et al.* 1984, Williams & Seed 1992). Briozoários e ascídias sésseis coloniais foram os principais desencadeadores da queda na atividade fotossintética e por consequência da produtividade.

Anfípodos tubícolas apresentam baixa capacidade de dispersão permanecendo nos limites do ramo em que recrutaram (Nelson 1980, Sainte-Maire 1990, Dixon & Moore 1997). A locomoção nestes organismos limita-se no máximo ao encontro de fêmeas em outros domicílios em períodos de pré-cópula. Comparando-os aos anfípodos de maior mobilidade e dispersão as suas densidades no ato da coleta representam com maior rigor o passado recente de ocupação dos talos e torna as evidências de influências negativas mais plausíveis nos limites do cultivo experimental.

5. Conclusão

- As taxas de crescimento de *Kappaphycus alvarezii* foram significativamente diferentes entre as estações de verão e inverno, com redução do crescimento no inverno. Não foram detectadas diferenças significativas nas taxas de crescimento para os morfotipos dentro de cada período experimental;
- Na análise das densidades populacionais entre as estações do ano não foi detectado diferença significativa somente para *Dulichella*, entre os gêneros. Já as guildas de hábito de vida T e NT apresentaram densidades significativamente diferentes entre as estações de verão e inverno, o que não foi detectado no critério hábito alimentar para as guildas MEH, CP e P. Para o critério modo de vida *versus* hábito alimentar as guildas NTCP e NTMEH também não apresentaram densidades significativamente diferentes em função do fator estação do ano;
- Dentro de cada estação do ano, correlações parciais significativas com as taxas de crescimento foram detectadas nas duas abordagens: táxons e guildas dos diferentes critérios. Os gêneros *Paracerceis*, *Podocerus*, *Dulichella* e *Erichthonius* responderam pela maior variabilidade nas taxas de crescimento no verão. No inverno *Caprella* e *Erichthonius* foram os melhores previsores. Entre as guildas, no critério modo de vida, T apresentou no inverno a maior explicação da variabilidade nas taxas de crescimento. No critério hábito alimentar CP foi o melhor previsor no verão e no critério modo de vida *versus* hábito alimentar NTCP e TP foram os melhores previsores no verão e inverno respectivamente;
- A dominância por anfípodos comedores de partículas sugere que a influência direta da herbivoria não seja significativa no decréscimo de biomassa dos talos. O incremento na densidade dos anfípodos tubícolas no inverno sugere influência desta guilda na redução das taxas de crescimento.

6. Referências Bibliográficas

- Ab' Saber, A.N., 2005. Litoral do Brasil. Metalivros. São Paulo. 279 p.
- Aguilan, J. T., Broom, J. E. , Hemmingson, J. A., Dayrit, F. M., Montaña, M. N. E., Dancel, M. C. A., Niñonuevo, M. R. & R. H. Furneaux, 2003. Structural Analysis of Carrageenan from Farmed Varieties of Philippine Seaweed. **Botanica Marina**, **46**: 179–192.
- Aguirre-von-Wobeser, E., Figueroa, F. L. & A. Cabello-Pasini, 2001. Photosynthesis and growth of red and green morphotypes of *Kappaphycus alvarezii* (Rhodophyta) from the Philippines. **Marine Biology**, **138**: 679-686.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology** **26**: 32-46.
- Anderson, M.J., 2003. XMATRIX: a FORTRAN computer program for calculating design matrices for terms in ANOVA designs in a linear model. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand. 16 p.
- Anderson, M.J., 2004. DISTLM v.5: a FORTRAN computer program to calculate a distance-based multivariate analysis for a linear model. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand. 10 p.
- Anderson, M.J., 2005. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand. 24 p.
- Appadoo, C. & A.A. Myers, 2004. Corophiidea (Crustacea: Amphipoda) from Mauritius. **Records of the Australian Museum** **56(3)**: 331–362.
- Ask, E.I & R.V. Azanza, 2002. Advances in cultivation technology of commercial

- eucheumatoid species: a review with suggestions for future research. **Aquaculture**, **206**: 257-277.
- Atmadja, W.S., 2001. *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty ex P.C. Silva. In: **Plant Resources of South-East Ásia 15(1). Cryptogams: Algae**, Prud'homme van Reine, W.F. & Trono Jr, G.C. (eds.): Backhuys Publishers Leiden, the Netherlands, 215-219.
- Beck, M.W., 2000. Separating the elements of habitat structure: independent effects of habitat complexity and structural components of rocky intertidal gastropods. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **249**: 29-49.
- Bezerra, L. E. A., Carvalho, A. F. U., Barreira, L. A., Nogueira, V. L. R., Silva, J. R. F., Vasconcelos, I. M. & V. M. M. Melo, 2004. The relationship between seaweed diet and purple fluid production in *Aplysia dactylomela* Rang, 1828 (Gastropoda: Opisthobranchia) from Northeastern Brazil. **Journal of Shellfish Research** **23**: 581-584.
- Brawley, S.H. & W.H. Adey, 1981. The effect of micrograzers on algal community structure in a coral reef microcosm. **Marine Biology**, **61**: 167-177.
- Brawley, S.H. & X.G. Fey, 1987. Studies of mesoherbivory in aquaria and in an unbarricated mariculture farm on the Chinese Coast. **Journal of Phycology**, **23**: 614-23.
- Brawley, S.H., 1992. Mesoherbivores. In: **Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos**, John, D.M., Hawkins, S.J., & Price, J.H. (eds). The Systematics Association Special volume 46. Oxford: Clarendon Press, 235-263.
- Bray, J.R. & J.T. Curtis, 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. **Ecological Monographs**, **27**: 325-349.
- Buck, C. B., Thompson C. D., Roberts J. N., Müller M. & D.R. Lowy, 2006. Carrageenan is a potent inhibitor of papillomavirus infection. **PLoS Pathogens** **2(7)**: 671-680.
- Caine, E. A., 1977. Feeding mechanisms and possible resource partitioning of the Caprellidae

- (Crustacea: Amphipoda) from Puget Sound, USA. **Marine Biology**, **42**: 331-33.
- Castro Filho, B. M., Miranda, L B & S.Y. Miyao, 1987. Condições hidrográficas na plataforma continental ao largo de Ubatuba: variações sazonais e em média escala. **Boletim do Instituto Oceanográfico, São Paulo**, **35(2)**: 135-51.
- Colman, J.M.A., 1940. On the faunas inhabiting intertidal seaweeds. **Journal of Marine Biological Association of the U.K.**, **24**: 129-183.
- COMPANHIA DE TECNOLOGIA DE SANEAMENTO AMBIENTAL (CETESB). Relatório de qualidade daa águas litorâneas do Estado de São Paulo – Balneabilidade das Praias – 2003. São Paulo, 2003. 46 p.
- Cruz-Rivera, E. & M.E. Hay, 2003. Prey nutritional quality interacts with chemical defenses to affect consumer feeding and fitness. **Ecological Monographs**, **73(3)**: 483-506
- D'Antonio, C., 1985. Epiphytes in the rocky intertidal alga *Rhodomela larix* (Turner) C. Agardh: negative effects on the host and food for herbivores. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **86**: 197-218.
- Dahl, E., 1948. On the smaller Arthropoda of marine algae, especially in the polyhaline waters off the Swedish West Coast. **Under. Oresund**, **35**: 1-193.
- Dawes, C.J., 1992. Irradiance Acclimation of the cultured philippines seaweeds, *Kappaphycus alvarezii* and *Eucheuma denticulatum*. **Botanica Marina**, **35**: 189-195.
- Dawes, C.J., 1989. Temperature acclimation in cultured *Eucheuma isiforme* from Florida and *Eucheuma alvarezii* from the Philippines. **Journal of Applied Phycology**, **1**: 59-69.
- Dawes, C.J., Lluisma, A.O. & G.C. Trono, 1994. Laboratory and field growth studies of commercial strains of *Eucheuma denticulatum* and *Kappaphycus alvarezii* in the Philippines. **Journal of Applied Phycology**, **6**: 21-24.
- Dawes, C.J., Mathieson, A.C. & D.P. Cheney, 1974. Ecological studies of Floridean

- Eucheuma* (Rhodophyta, Gigartinales): I. Seasonal growth and reproduction. **Bulletin of Marine Science**, **24**: 235-273.
- Dixon, I. M. T. & P. G. Moore, 1997. A comparative study on the tubes and feeding behaviour of eight species of corophioid Amphipoda and their bearing on phylogenetic relationships within the Corophioidea. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, **352 (1349)**: 93-112.
- Doty, M.S., 1973. Farming the red seaweed *Eucheuma* for carrageenans. **Micronesica**, **9**: 59-73
- Doty, M.S., 1985a. *Eucheuma alvarezii*, sp Nov. (Gigartinales, Rhodophyta) from Malaysia. **In: Taxonomy of Economic Seaweeds: With Reference to Some Pacific and Caribbean Species**, Abbott, I.A., Foster, M.S., Eklund, L.F. (eds). California Seagrant College Program. Rep. T-CSGCP-011, La Jolla, California, 37-45.
- Doty, M.S., 1985b. *Eucheuma* species (Solieriaceae, Rhodophyta) that are major sources of carrageenan. **In: Taxonomy of Economic Seaweeds: With Reference to Some Pacific and Caribbean Species**, Abbott, I.A., Norris, J.N. (eds). California Sea Grant College Program. Rep. T-CSGCP-011, La Jolla, California, 47-61.
- Doty, M.S., 1987. The Production and Use of *Eucheuma*. **In: Case Studies of Seven Commercial Seaweed Resources** Doty, M.S., Caddy, J.F., Santelices, B. (eds). FAO Fisheries Technical Papers, 281 Rome, 123-161.
- Doty, M.S., 1988. Prodomus ad systematica Eucheumatoideorum: a tribe of commercial seaweed related to *Eucheuma* (Solieriaceae, Gigartinales). **In: Taxonomy of Economic Seaweeds: With Reference to Some Pacific and Caribbean Species**. Abbott, I.A. (ed). California Seagrant College Program. Rep. T-CSGCP-011, La Jolla, California, 159-207.
- Doty, M.S., & V.B. Alvarez, 1973. Seaweed farms: a new approach for U.S. industry.

Annu.Conf.Proc. Mar.Technol.Soc., 9: 701-8

Doty, M.S., & V.B. Alvarez, 1975. Status, problems, advances and economics of Eucheuma farms. **Mar. Technol. Soc. J., 9(4):** 30-5

Dubiaski-Silva, J. & S. Masunari, 1995. Ecologia populacional dos Amphipoda (Crustacea) dos fitais de Caiobá, Matinhos, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia, 12:** 373-396.

Duffy, J.E. & Hay, M.E. 2000. Strong impacts of grazing amphipods on the organization of a benthic community. **Ecological Monographs, 70(2):** 237- 63.

Duffy, J.E. 1990. Amphipods on seaweeds: Partners or pests? **Oecologia, 83:** 267-76.

Edgar, G.J., 1983a. The ecology of South-east Tasmanian phytal animal communities. I. Spatial organization on a local scale. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 70:** 129-157.

Edgar, G.J., 1983b. The ecology of South-east Tasmanian phytal animal communities. II. Seasonal change in plant and animal populations. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 70:** 159-179.

Edgar, G.J. and P.G. Moore, 1986. Macro-algae as habitat for motile macrofauna. In: Santelices, B. (Ed.) Simposio Internacional. Usos y Funciones Ecológicas de las Algas Marinas Bentónicas. **Monografías Biológicas, 4:** 255-277.

Fauchald, K. & P.A. Jumars, 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. **Oceanography and Marine Biology Annual Review, 17:** 193 - 284.

Franke, H.D., 1999. Reproduction of the Syllidae (Annelida: Polychaeta). **Hidrobiologia, 402:** 39-55.

Fredericq, S., Freshwater D. W. & M. H. Hommersand, 1999. Observations on the phylogenetic systematics and biogeography of the Solieriaceae (Gigartinales,

- Rhodophyta) inferred from rbcL sequences and morphological evidence. **Hydrobiologia**, **398/399**: 25–38.
- Ganzon-Fortes, E.T., Azanza-Corrales, R. & T. Aliaza, 1993. Comparison of photosynthetic responses of healthy and diseased *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty using P vs I curve. **Botanica marina**, **36(6)**: 503-506.
- Gao, K. & K.R. McKinley, 1994. Use of macroalgae for marine biomass production and CO₂ remediation - a review. **Journal of Applied Phycology**, **6**: 45– 60.
- Giordano, F., 2001. Colonização de placas de fouling no estuário de Santos (Santos-SP): análises transicional e de sensibilidade complementando a abordagem baseada em recobrimentos específicos e diversidade. Tese de Doutorado, Instituto de biociências, Universidade de São Paulo. 159 p.
- Gotelli, N.J. Lewis, F.G. & C.M. Young, 1987. Body-size differences in a colonizing amphipod-mollusc assemblage. **Oecologia**, **72**: 104-108
- Granbom, M., Pedersén, M., Kadel, P. & K. Lüning, 2001. Circadian rhythm of photosynthetic oxygen evolution in *Kappaphycus alvarezii* (Rhodophyta): dependence on light quantity and quality. **Journal of Phycology**, **37(6)**: 1020–1025.
- Greenwood, P.G. & R.N. Mariscal, 1984. Immature nematocyst incorporation by the aeolid nudibranch *Spurilla neapolitana*. **Marine Biology**, **80**: 35-38.
- Hanisak, M. D. & M. A. Samuel, 1987. Growth rates in culture of several species of *Sargassum* from Florida, USA. **Hydrobiologia**, **151-152 (1)**: 399-404.
- Hatta, A.M. & A.H. Purnomo, 1994. Economic seaweed resources and their management in eastern Indonesia. **Naga**, **17(2)**: 10-12.
- Hay, M.E., Duffy, J.E., Pfister, C.A., & W. Fenical, 1987. Chemical defense against different marine herbivores: are amphipods insect equivalents? **Ecology**, **68**: 1567-1580.

- Hayashi, L. 2001. Extração, teor e propriedades de carragenana de *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty ex P. Silva, em cultivo experimental em Ubatuba, SP. Tese de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 83 p.
- Hayward, P.J., 1980. Invertebrate epiphytes of costal marine algae. *In: The Shore Environment, 2: Ecosystems*, J.H. Price, D.E.G. Irvine & W.F. Farnham (eds). London:Academic Press, 761-787.
- Hill, M. O., 1973. Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. **Ecology**, **54(2)**: 427-432.
- Hu, S. & M. Wu, 1998. Cadmium sequestration in the amrine macroalga *Kappaphycus alvarezii*. **Molecular Marine Biology and Biotechnology**, **7(2)**: 97-104.
- Hurtado, A.Q., Agbayani, R.F., Sanares, R. & M.T.R. Castro-Mallare, 2001. The seasonality and economic feasibility of cultivating *Kappaphycus alvarezii* in Panagatan Cays, Caluya, Antique, Philippines. **Aquaculture**, **199**: 295-310.
- Hurtado-Ponce, A.Q., 1995. Carrageenan properties and proximate composition of three morphotypes of *Kappaphycus alvarezii* Doty (Gigartinales, Rhodophyta) grown at two depths. **Botanica marina**, **38(3)**: 215-219.
- Jackson, E. L., Rowden, A. A., Attrill, M.J., Bossey, S. J. & B. J. Malcolm, 2001. The importance of seagrass beds as habitat for fishery species. **Oceanography and Marine Biology: an annual review**, **39**: 269-303.
- Jacobi, C.M. & R. Langevin, 1996. Habitat geometry of benthic substrata: effects on arrival and settlement of mobile epifauna. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **206**: 39-54.

- Jacobucci, J. B., 2005. Interações *Sargassum* – epífitas – anfípodes herbívoros na região de Ubatuba, litoral norte de São Paulo. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, Universidade de Campinas, São Paulo. 120p
- Jernakoff, P., A. Brearley, & J. Nielsen, 1996. Factors affecting grazer–epiphyte interactions in temperate seagrass meadows. **Oceanography and Marine Biology: an Annual Review** **34**: 109–162.
- Johnson, K.B. & A.L.A. Brink, 1998. Predation on bivalve veligers by polychaete larvae. **Biological Bulletin**, **194**: 297-303.
- Kangas, P., Autio, H., Hallsfors, G., Luther, H., Niemi, A., & H. Salemaa, 1982. A general model of the decline of *Fucus vesiculosus* at Tvarminne, south coast of Finland in 1977-81. **Acta Botanica Fennica**, **118**: 1-27.
- Kitsos, M. S. & A. Koukouras, 2003. Effects of a tidal current of graded intensity on the midlittoral hard substratum peracarida fauna in the Aegean Sea. **Crustaceana**, **76** (3): 295-306.
- Krapp-Schickel, G. 1993. Do algal-dwelling amphipods react to the ‘critical zones’ of a coastal slope? **Journal of Natural History** **27**: 883-900.
- Lawton, J.H., 1994. What do species do in ecosystems? **Oikos** **71**: 367–374
- Lee, R.E., 1999. Phycology. Cambridge University Press. 614 p.
- Leonardson, K., 1991. Effects of cannibalism and alternative prey on population-dynamics of *Saduria entomon* (Isopoda). **Ecology**, **72**: 1273-1285.
- Levitt, J., 1980. Responses of plants to environmental stresses: water, radiation, salt and other stresses. New York: Academic Press. 607 p.
- Lignell, A. & M. Pedersén, 1989. Agar composition as a function of morphology and growth rate. Studies on some morphological strains of *Gracilaria secundata* and *Gracilaria verrucosa* (Rhodophyta). **Botanica Marina** **32**: 219-227.

- Lobban, C & P. J. Harrison, 1997. Seaweed ecology and physiology. Cambridge University Press. 366 p.
- Lüning. K., 1990. Seaweeds: their environment, biogeography, and ecophysiology. New York: Wiley. 527 p.
- MacNeil C. & J. Prenter, 2000. Differential microdistributions and interspecific interactions in coexisting native and introduced *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda). **Journal of Zoology (London)**, **251**: 377–384.
- Mairh, O.P., Soe-Htun, U. & M. Ohno, 1986. Culture of *Eucheuma striatum* (Rhodophyta, Solieriaceae) in Subtropical Waters of Shikoku, Japan. **Botanica Marina**, **29**: 185-191.
- Manly, B. F. J., 1997. Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology. CRC Press. 399 p.
- Masunari, S., 1982. Organismos do fital *Amphiroa beauvoisii* Lamouroux, 1816 (Rhodophyta:Coriellinaceae) .I.autoecologia. **Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo**, **7**: 57-148.
- Masunari, S., 1987. Ecologia das comunidades fitais. *In*: **Simpósio sobre ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira: síntese dos conhecimentos** – Cananéia. Academia de Ciências do Estado de São Paulo.
- Melo, G. A. S., 1985. Taxonomia e padrões distribucionais e ecológicos do brachyura (crustacea: decapoda) do litoral sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 280 p.
- Mendoza, J. A., 1982, Some aspects of the auto ecology of *Leptochelia dubia* (Kroyer, 1842) (Tanaidacea). **Crustaceana**, **43(3)**: 225-240.
- Muniz, P. & Pires, A.M.S., 1999. Trophic structure of polychaetes in the São Sebastião Channel (southeastern Brazil). **Marine Biology**, **134(3)**: 517-528.

- Muñoz, J., Freile-Pelegrín, Y. & D. Robledo, 2004. Mariculture of *Kappaphycus alvarezii* (Rhodophyta, Solieriaceae) color strains in tropical waters of Yucatán, México. **Aquaculture**, **239**: 161–177.
- Myers, A. A. & J. K. Lowry, 2003. A phylogeny and new classification of the corophiidea Leach, 1814 (AMPHIPODA). **Journal of Crustacean Biology**, **23**(2): 443-485.
- Nelson, W. G., 1980. Reproductive aspects of gammaridean amphipods. **Sarsia**, **65**: 61-71.
- Nicotri, M.E., 1977. The impact of crustacean herbivores on cultured seaweeds populations. **Aquaculture**, **12**: 127-136.
- Nicotri, M.E., 1980. Factors involved in herbivore food preference. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **42**: 13-26.
- Ohno, M., Largo, D.B. & T. Ikumoto, 1994. Growth rate, carrageenan yield and gel properties of cultured Kappa-carrageenan producing red alga *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty in the subtropical waters of Shikoku, Japan. **Journal of Applied Phycology**, **6**: 1-5.
- Oswald, R.C., Telford, N., Seed, R. & C.M. Happey-Wood, 1984. The effect of encrusting bryozoans on the photosynthetic activity of *Fucus serratus* L. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, **19**: 697-702.
- Otto, C., 1998. Factors affecting the disjunct distribution of amphipods along a North Swedish river. **Oikos**, **83**: 21-28.
- Parker, J.D., Duffy, J.E. & R.J. Orth, 2001. Plant species diversity and composition: experimental effects on marine epifaunal assemblages. **Marine Ecology Progress Series**, **224**: 55-67.
- Paula, E.J., 2001. Marinomia da alga exótica, *Kappaphycus alvarezii* (Rhodophyta), para produção de carragenanas no Brasil. Tese de Livre Docência, Instituto de biociências, Universidade de São Paulo. 39 p.

- Paula, E.J., Pereira, R.T.L., 2003. Factors affecting growth rates of *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty ex P. Silva (Rhodophyta, Solieraceae) in subtropical waters of São Paulo, Brazil. **Proceedings of the International Seaweed Symposium, 17**: 381-388.
- Paula, E.J., Pereira, R.T.L. & S. Ostini, 1998. Introdução de espécies exóticas de *Eucheuma* e *Kappaphycus* (Gigartinales, Rhodophyta) para fins de maricultura no litoral brasileiro: abordagem teórica e experimental. In: **IV Congresso Latino Americano de Ficologia, II Reunião Ibero-Americana de Ficologia e VII Reunião Brasileira de Ficologia. Sociedade Brasileira de Ficologia**, Paula, E.J., Cordeiro-Marino, M., Pupo Santos, D., Fujii, M., Plastino, E.M. & Yokoya, N. (eds). São Paulo. 340-357.
- Paula, E.J., Pereira, R.T.L. & M. Ohno, 2002. Growth rate of the carrageenophyte *Kappaphycus alvarezii* (Rhodophyta, Gigartinales) introduced in subtropical waters of São Paulo State, Brazil. **Phycological Research, 50**: 1-9.
- Paula E.J., Pereira R.T.L. & S. Ostini, 1999. Strain selection in *Kappaphycus alvarezii* var. *alvarezii* (Solieriaceae, Rhodophyta) using tetraspore progeny. **Journal of Applied Phycology, 11**: 111-121.
- Pielou, E.C., 1984. The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination. Wiley, 263 p.
- Poore, A.G.B., Watson M.J., de Nys, R., Lowry, J.K. & P.D. Steinberg, 2000. Patterns of host use in alga- and sponge-associated amphipods. **Marine Ecology Progress Series 208**:183-196.
- Rogers, C.N., de Nys, R. & Steinberg, P.D. 2003. Ecology of the sea hare *Aplysia parvula* (Opisthobranchia) in New South Wales, Australia. **Molluscan Research, 23**: 185-198
- Root, R. B., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. **Ecological Monographs, 37**: 317-350.
- Ruitton, S.P. Francour & C.F. Boudouresque, 2000. Relationships between algae, benthic

- herbivorous invertebrates and fishes in rocky sublittoral communities of a temperate sea (Mediterranean). **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, **50**: 217-230.
- 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. **Hydrobiologia**, **223**: 189-227.
- Sano, M., Omori, M. & K. Taniguchi, 2003. Predator-prey systems of drifting seaweed communities off the Tohoku coast, northern Japan, as determined by feeding habit analysis of phytal animals. **Fisheries Science**, **69**: 260-268.
- Santelices, B., 1999. A conceptual framework for marine agronomy. **Hydrobiologia**, **398/399**: 15-23.
- Schram, F.R., 1986. Crustacea. Oxford University Press, Oxford, UK. 620 p. **Science**, **50**: 217-230.
- Seed, R. & R.J. O'Connor, 1981. Community organization in marine algal epifaunas. **Annual Review of ecology and Systematics**, **12**: 49-74.
- Serpa-Madrigal, A., Areces, A.J., Cano, M. & G. Bustamante, 1997. Depredacion sobre las carragenofitas comerciales *Kappaphycus alvarezii* (Doty) Doty Y *Kappaphycus striatum* (Schmitz) Doty (Rhodophyta: Gigartinales) introducidas en Cuba. **Ver. Invest. Mar.**, **18(1)**: 65 - 69.
- Serpa-Madrigal, A. & A.J. Areces, 1998. Influencia de algunos factores fitotécnicos en la actividad delos herbívoros sobre el cultivo de *Kappaphycus* Doty (Gigartinales: Rhodophyta) en el ecosistema arrecifal caribeño. **Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente** **37(1&2)**: 64-68.
- Shuster, S. M. & E.E. Guthrie, 1999. Effects of temperature and food availability on adult body length in natural and laboratory populations of *Paracerceis sculpta* (Holmes), a Gulf of California isopod. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **233**: 269-

284.

- Silva, P.C., Basson, P.W. & R.L. Moe, 1996. Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean. **University of California Publications in Botany** **79**: 1-1259.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf, 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. WH Freeman and Company, New York. 887 p.
- Sousa, W.P., 1979. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. **Ecological Monographs**, **49**: 227-54.
- Steele, D.H., 1988. What is the amphipod lifestyle? **Crustaceana**, **13**: 134-142.
- Steneck, R.S., 1982. A limpet-coralline alga association: adaptations and defences between a selective herbivore and its prey. **Ecology**, **63**: 507-522.
- Stoecker, D., 1980. Relationships between chemical defense and ecology in benthic ascidians. **Marine Ecology Progress Series**, **3**: 257-265.
- Tararan, A. S., Wakabara, Y. & H.S.L. Mesquita, 1985. Feeding habits of *Hyale media* (Dana, 1853) (Crustacea: Amphipoda). **Boletim do Instituto Oceanográfico, São Paulo**, **33(2)**: 193-199.
- Taylor, R.B. & R.G. Cole, 1994. Mobile epifauna on subtidal brown seaweeds in northeastern New Zealand. **Marine Ecology Progress Series**, **115**: 271-282.
- Taylor, R.B., 1998. Density, biomass and productivity of animals in four subtidal rocky reef habitats: the importance of small mobile invertebrates. **Marine Ecology Progress Series**, **172**: 37-51.
- Thiel, M., 1999. Extended parental care in marine amphipods II. Maternal protection of juveniles from predation. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, **234**: 235-253.
- Tian, M., Wen, S. & C. Wu, 1988. Effects of tissue age and season on the content and

- composition of carrageenan in *Eucheuma* species. *In: Algal Biotechnology*, Stadler, T. et al. (eds). Proceedings of the 4th International Meeting of the SAA, 383-392.
- Todd, C.D. & J.N. Havenhand, 1989. Nudibranch-briozoan associations: the quantification of ingestion and some observations on partial predation among Doridoidea. **Journal of Molluscan Studies**, **55**: 245-259.
- Trono G.C. Jr., 1993. *Eucheuma* and *Kappaphycus*: taxonomy and cultivation. *In: Seaweed cultivation and marine ranching*, Ohno, M & Critchley, A.T. (ed.). Kanagawa, Japan International Cooperation Agency, 75-88.
- Trono, G.C. Jr., 1999. Diversity of the seaweed flora of the Philippines and its utilization. **Hydrobiologia**, **398/399**: 1-6.
- Trono, G.C. & M. Ohno, 1989. Seasonality in the biomass production of the *Eucheuma* strains in Northern Bohol, Philippines. *In: Scientific Survey of Marine Algae and their Resources in the Philippine Islands*, Umezaki, I. (ed). Monbushio International Scientific Research Program, Japan, 71-80.
- Valdés, A. & T.M. Gosliner, 1999. Phylogeny of the radula-less dorids (Mollusca, Nudibranchia), with the description of a new genus and a new family. **Zoologica Scripta**, **28**: 315-360.
- Varoli, F.M.F., 1981. Aspectos da distribuição, reprodução e alimentação de pantopoda do *Sargassum* de Itanhaem e Ubatuba, Estado de São Paulo. Tese de Mestrado, Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, São Paulo. 89 p.
- Viejo, R.M., 1999. Mobile epifauna inhabiting the invasive *Sargassum muticum* and two local seaweeds in northern Spain. **Aquatic Botany**, **64**: 131-49.
- Wägele, H. & A. Klussmann-Kolb, 2005. Opisthobranchia (Mollusca, Gastropoda) - more than just slimy slugs. Shell reduction and its implications on defence and foraging. **Frontiers in Zoology**, **2-3**: 1-18.

- Webb, D.A., 1939. observations in the blood of certain ascidians, with special reference to the biochemistry of vanadium. **Journal of Experimental Biology**, **16**: 499-523.
- Whittaker, R. H. & Feeny, P. P., 1971. Allelochemics: chemical interactions between species. **Science**, **171(973)**: 757-770.
- Wieser, W., 1952. Investigations on the microfauna inhabiting seaweeds on rocky coast. IV. Studies on the vertical distribution of the fauna inhabiting seaweeds below the Plymouth Laboratory. **Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom**, **31**: 145-173.
- Williams, G.A. & R. Seed, 1992. Interaction between macrofaunal epiphytes and their host algae. *In*: **Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos**, John, D.M., Hawkins, S.J., & Price, J.H. (eds). The Systematics Association Special Volume 46, Oxford: Clarendon Press, 189-211.
- Zimmerman, R.R. Gibson & J. Harrington, 1979. Herbivory and detritivory among gammaridean amphipods from a Florida seagrass community. **Marine Biology**, **54**:41-47.

Anexo A – Exemplos da macrofauna sésil nos talos de *Kappaphycus alvarezii*

Legenda: a = *Botryllus niger*, b = *Didemnum perlucidum*, c = *Clavelina oblonga*, d = *Perna perna*, e = *Savignyella lafonti*, f = *Schizoporella* sp g = *Pomatocerus minutus* , h = *Balanus* sp.

Anexo B – Referências bibliográficas utilizadas para a composição das guildas ecológicas.

Modo de vida	Hábito alimentar	Acrônimo	Espécies constituintes	Referência
Tubícola	Comedores de partículas	TP	<i>Erichthonius brasiliensis</i> <i>Corophium</i> sp. <i>Photis longicaudata</i> <i>Chevalia</i> sp. <i>Cheiriphotis</i> sp. <i>Leptochelia savignyi</i> <i>Zeuxo (Parazeuxo) coralensis</i>	Myers & Lowry 2003; Gotelli <i>et al</i> 1987 Myers & Lowry 2003; Gotelli <i>et al</i> 1987 Gotelli et al. 1987 Myers & Lowry 2003 Myers & Lowry 2003 Mendoza 1982 Mendoza 1982
	Meso-herbívoro	TMEH	<i>Ampithoe</i> sp. <i>Cumadusa filosa</i>	Myers & Lowry 2003 Appadoo & Myers 2003
Não tubícola	Comedores de partículas	NTP	<i>Elasmopus</i> sp. <i>Podocerus</i> sp. <i>Nematonereis schmardae</i>	Cruz-Rivera & Hay 2003, Hitsos & Koukouras 2003 Jacobucci 2005 Muniz & Pires 1999
	Carnívoro predador	NTCP	<i>Stenothoe</i> sp. <i>Leucothoe spinicarpa</i> <i>Achelia sawayi</i> <i>Anoplodactylus stictus</i> <i>Endeis spinosa</i> <i>Spurilla neapolitana</i> <i>Gastropteron rubrum</i> <i>Berthella tupala</i> <i>Gyptis</i> sp. <i>Lepidasthenia</i> sp. <i>Pionosylis</i> cf. <i>articulata</i> <i>Proceraea picta</i>	Sano <i>et al</i> 2003 Jacobucci 2005 Varoli 1981 Varoli 1981 Varoli 1981 Greenwood & Mariscal 1984 Wägele & Klussmann-Kolb, 2005 Young (1969, apud Valdés & Gosliner 1999) Johnson & Brink 1998 Fauchald & Jumars 1979, Martin & Britayev 1998 Fauchald & Jumars 1979 Franke 1999
	Meso-herbívoro	NTMEH	<i>Dulichella appendiculata</i> <i>Hyale</i> sp. <i>Paracerceis sculpta</i> <i>Aplysia</i> sp. <i>Caprella</i> sp. <i>Bulla striata</i> <i>Bittium varium</i> <i>Alys</i> sp. <i>Haminoea antillarum</i> <i>Cylichna bidentata</i>	Jacobucci 2005 Tararan <i>et al</i> 1985, Poore <i>et al</i> 2000 Shuster & Guthrie 1999 Rogers <i>et al</i> 2003; Bezerra <i>et al</i> 2004 Myers & Lowry 2003, Jacobucci 2005, Sano <i>et al</i> 2003 Wägele & Klussmann-Kolb 2005 Wägele & Klussmann-Kolb, 2005 Wägele & Klussmann-Kolb, 2005 Wägele & Klussmann-Kolb, 2005 Wägele & Klussmann-Kolb, 2005
	Onívoro*	NTO	<i>Hexapanopeus schimitti</i> <i>Panopeus rugosus</i> <i>Macrocoeloma laevigatum</i> <i>Nereis riisei</i> <i>Platynereis coccinea</i>	Melo 1985; comunicação pessoal Melo 1985; comunicação pessoal Melo 1985; comunicação pessoal Fauchald & Jumars 1979 Fauchald & Jumars 1979

* esta categoria não foi analisada devido à dificuldade de interpretação da sua influência sobre a alga.

Anexo C

Lista qualitativa da macrofauna vágil e semi-séssil do fital de *Kappaphycus alvarezii*

- Filo Mollusca
 - Classe Gastropoda
 - Subclasse Prosobranchia
 - Ordem Caenogastropoda
 - Família Cerithiidae
 - Bittium varium* (Pfeiffer, 1840)
 - Subclasse Opisthobranchia
 - Ordem Anaspidea
 - Família Aplysiidae
 - Aplysia* sp.
 - Ordem Notaspidea
 - Família Pleurobranchidae
 - Berthella tupaia* (Marcus, 1957)
 - Ordem Cephalaspidea
 - Família Bullidae
 - Bulla striata* (Bruguier, 1792)
 - Família Haminoeidae
 - Haminoea antillarum* (d'Orbigny, 1841)
 - Atys* sp.
 - Ordem Philinoidea
 - Família Gastropteridae
 - Gastropterion rubrum* (Rafinesque, 1814)
 - Família Cylichnidae
 - Cylichna bidentata* (d'Orbigny, 1841)
 - Ordem Nudibranchia
 - Família Aeolidiidae
 - Spurilla neapolitana* (delle Chiaje, 1823)
 - Filo Arthropoda
 - Subfilo Chelicerata
 - Classe Pycnogonida
 - Ordem Pantopoda
 - Família Endeidae
 - Endeis spinosa* (Montagu, 1808)
 - Família Ammotheidae
 - Achelia sawayai* (Marcus, 1940)
 - Família Phoxichilidiidae
 - Anoplodactylus stictus* (Marcus, 1940)
 - Subfilo Crustacea
 - Classe Maxillopoda
 - Subclasse Cirripedia
 - Classe Malacostraca
 - Subclasse Eumalacostraca
 - Superordem Eucarida
 - Ordem Decapoda
 - Subordem Pleocyemata
 - Infraordem Brachyura

Família Xanthidae
 Hexapanopeus schimitti (Rathbun, 1930)
 Panopeus rugosus (Milne-Edwards, 1880)
 Família Majidae
 Macrocoeloma laevigatum (Stimpson, 1860)
 Superordem Peracarida
 Ordem Isopoda
 Família Sphaeromatidae
 Paracerceis sculpta (Holmes, 1904)
 Ordem Amphipoda
 Família Corophiidae
 Corophium sp.
 Cheiriphotis sp.
 Photys longicaudata (Bate & Westwood, 1862)
 Chevalia mexicana (Pearse, 1913)
 Família Ischyroceridae
 Erichthonius brasiliensis (Myers, 1982)
 Família Melitidae
 Elasmopus rapax (Costa, 1853)
 Elasmopus brasiliensis (Dana, 1855)
 Elasmopus pectinicus (Bate, 1862)
 Dulichella appendiculata (Say, 1818)
 Família Ampithoidae
 Ampithoe ramondi (Audouin, 1826)
 Cymadusa filosa (Savigny, 1816)
 Família Stenothoidae
 Stenothoe sp.
 Família Podoceridae
 Podocerus brasiliensis (Dana, 1853)
 Podocerus fissipes (Serejo, 1995)
 Família Hyalidae
 Hyale media (Dana, 1853)
 Hyale nigra (Haswell, 1879)
 Família Caprellidae
 Caprella scaura (Templeton, 1836)
 Caprella equilibra (Say, 1918)
 Filo Annelida
 Classe Polychaeta
 Família Nereidiidae
 Nereis riisei (Grube, 1857)
 Platynereis coccinea (delle Chiaje, 1841)
 Família Hesionidae
 Gypsis sp.
 Família Polynoidae
 Lepidasthenia sp.
 Família Eunicidae
 Nematonereis schmardae (McIntosh, 1995)
 Família Syllidae
 Pionosyllis cf. *articulata* (Kudnov & Harris, 1995)
 Proceraea picta (Ehlers, 1864)