

Marina de Oliveira Fernandez

Estrutura latitudinal e temporal de assembleias
de cnidários bentônicos em placas de
recrutamento em dois portos da costa brasileira

Latitudinal and temporal structure of benthic
cnidarians assemblages on recruitment panels
in two harbors of the Brazilian coast

São Paulo

2012

RESUMO

Diferentes escalas espaciais, nas quais diferentes fatores variam, podem ser importantes em estudos da biodiversidade. Estrutura e dinâmica de comunidades marinhas epifaunais variam com a latitude, mas como essa variação muda ao longo do tempo é pouco estudada. Investigamos como a estrutura de assembleias de cnidários bentônicos em portos varia temporalmente em uma latitude tropical e uma subtropical e devido a fatores locais. No Brasil, estudamos recrutamento ao longo de quatro trimestres em duas áreas portuárias (Pecém a 3°32'S e Ilhabela a 23°46'S), e ao longo de dois anos em Ilhabela. Verificamos que (1) a riqueza de espécies segue o gradiente latitudinal, com assembleias de cnidários bentônicos mais ricas no Pecém, o local mais tropical; (2) a composição das assembleias varia muito ao longo do tempo, mas é mais constante na latitude tropical e parece ser uma consequência de maior variação sazonal da temperatura na latitude subtropical; (3) as abundâncias dos membros das assembleias de Ilhabela não são sazonalmente definidas; (4) cada local possui diferentes táxons que são mais importantes na estrutura da assembleia; (5) as assembleias em Ilhabela estão estruturadas conforme o microhabitat, interações bióticas e tempo de submersão. Este estudo destaca a importância da perspectiva temporal no entendimento da dinâmica de comunidades, contribui com o entendimento da importância da escala na determinação de padrões em comunidades marinhas e de como impactos humanos no ambiente dificultam a interpretação e previsão de padrões em comunidades.

ABSTRACT

A variety of spatial scales, in which different factors vary, can be important in studies of biodiversity. Structure and dynamics of marine epifaunal communities are known to vary latitudinally, but how that variation changes over time is relatively unstudied. Here we investigate how the structure of fouling assemblages of cnidarians in harbors varies temporally at a tropical and a subtropical latitude and due to local factors. In Brazil, we studied recruitment during four 3 month periods in two harbors (tropical Pecém at 3°32'S and subtropical Ilhabela at 23°46'S) and over two years at Ilhabela. We found that (1) species richness follows a latitudinal gradient with more speciose benthic cnidarian assemblages at tropical Pecém; (2) composition of the assemblages varies widely over time, while being more constant at the tropical latitude and seems to be a consequence of greater seasonal variation in temperature at the subtropical latitude; (3) abundance of members of the assemblages at Ilhabela are not seasonally defined; (4) each site has different taxa that are more important in assemblage structure; (5) assemblages at Ilhabela are structured by microhabitat, biotic interactions and time of submersion. This study highlights the importance of a temporal perspective in understanding community dynamics, contributes to the understanding of the importance of scale in determining patterns of marine communities and how human impacts difficult interpretation and prediction of community patterns.

INTRODUÇÃO GERAL

Estudos da biodiversidade focam diversas escalas espaciais, em que fatores diferentes variam (Menge & Olson, 1990). A latitude, e seus fatores associados, é considerada como uma variável importante que influencia a estrutura e a dinâmica de comunidades biológicas nos tempos evolutivo e ecológico (Willig *et al.*, 2003). É clássica a hipótese de um gradiente de aumento da riqueza com a diminuição da latitude (*e.g.*, Hillebrand, 2004a, 2004b). Esta influencia também interações bióticas locais em comunidades epifaunais marinhas (Schemske *et al.*, 2009; Freestone & Osman, 2011; Freestone *et al.*, 2011).

Latitudes diferentes modulam graus de sazonalidade, a qual é menos definida em latitudes menores. Como ambientes heterogêneos tendem a ter maior heterogeneidade de espécies (Ellingsen & Gray, 2002), variações temporais são também importantes na caracterização da composição de comunidades (Magurran, 2007). Entretanto, a variação na composição de espécies depende da forma como estas espécies lidam com a variabilidade ambiental (Pandit & Kolasa, 2012), podendo adotar habitats ótimos temporalmente transitórios (Rosenzweig, 1995).

Padrões de biodiversidade resultam de processos agindo em indivíduos e comunidades, e podem ser melhor caracterizados quando estudados em escalas espaciais mais amplas (Fowler-Walker *et al.*, 2005; Leichter & Witman, 2009). Comunidades marinhas epifaunais estão estruturadas por vários fatores físicos e bióticos interagindo em escalas espaciais variáveis (Menge & Olson, 1990; Bertness *et al.*, 2001; Denny & Wetthey, 2001). Padrões de comunidades locais provavelmente resultam de uma soma de processos atuando desde escalas amplas até locais (Connell & Irving, 2009). Estimar em que medida processos locais influenciam a variação da comunidade facilita a detecção de padrões entre regiões. Comunidades locais com ampla variação podem ter processos locais atuantes tão importantes quanto processos de larga escala, enquanto uma maior variação entre regiões sugere padrões em uma escala espacial maior, superando variações locais (Connell & Irving, 2009). Assim, experimentos temporais em diferentes latitudes são uma forma de abordar hipóteses relacionadas à estrutura de comunidades.

O recrutamento é o processo que se segue ao assentamento larval, metamorfose e sobrevivência até a observação (Keough & Downes, 1982). O suprimento larval, variando no espaço e no tempo (Roughgarden *et al.*, 1988; Underwood & Keough, 2001), tem um papel importante no desenvolvimento e manutenção de comunidades bentônicas (Rodríguez *et al.*, 1993; Underwood & Keough, 2001), assim como padrões de ocupação do espaço nos estágios iniciais de desenvolvimento da comunidade (Sutherland, 1974). Padrões gerais também possuem um componente geográfico que depende da diversidade de espécies no ambiente circundante (Brown, 1988).

Espaço para assentamento é um recurso limitante em ambientes marinhos (Dayton, 1971; Jackson, 1977) e crucial para o estabelecimento de espécies exóticas (Stachowics *et al.*, 2002), que podem chegar a portos em cascos ou água de lastro de navios (Carlton & Geller, 1993; Wonham & Carlton, 2005) e recrutar nos píeres e pilares adjacentes (Glasby *et al.*, 2007). O estabelecimento bem sucedido de espécies exóticas, que caracteriza as invasões (Elton, 1958), é crescente em portos ao redor do mundo (Carlton, 1989; Ruiz *et al.*, 2000), e as alterações decorrentes na diversidade e dinâmica das comunidades são preocupantes (Megina *et al.*, 2012).

Este estudo foca em representantes do filo Cnidaria, cujo grupo mais rico em substratos artificiais é Hydrozoa, recrutando em estágios iniciais (Migotto *et al.*, 2001) ou posteriores (Morri & Boero, 1986) de desenvolvimento destas comunidades. Hidrozoários podem apresentar ciclos sazonais de atividade (Bavestrello *et al.*, 2006), taxas de recrutamento (Migotto *et al.*, 2001) e período reprodutivo (Gili & Hughes, 1995), primariamente acompanhando variações em temperatura (Calder, 1990). Em geral, estudos da sazonalidade de cnidários consideram as espécies individualmente (Calder, 1990; Migotto *et al.*, 2001; Bavestrello *et al.*, 2006). Estudos integrados que investiguem padrões temporais de riqueza e composição em assembleias de cnidários bentônicos em locais amplamente separados em latitude não foram conduzidos no Brasil, ou mesmo mundialmente.

O objetivo deste estudo é investigar a existência de padrões de variação temporal em duas assembleias de cnidários bentônicos em placas de recrutamento em duas latitudes da costa brasileira e a influência de fatores locais na estrutura das assembleias.

No primeiro capítulo investigamos a existência de padrões de variação temporal de riqueza e composição em duas assembleias de cnidários em placas de recrutamento em áreas portuárias em diferentes latitudes da costa brasileira: o equatorial porto do Pecém (3°32'S) e o subtropical late Clube de Ilhabela (23°46'S), sob influência do Porto de São Sebastião.

O segundo capítulo é um estudo da influência da sazonalidade, microhabitats, interações bióticas e tempo de submersão na estrutura de assembleias de cnidários bentônicos em placas de recrutamento em Ilhabela, no canal de São Sebastião.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bavestrello, G.; S. Puce; C. Cerrano; E. Zocchi & F. Boero. 2006. The problem of seasonality of benthic hydroids in temperate waters. *Chemistry and Ecology* 22:197-205.
- Bertness, M.D.; S.D. Gaines & M.E. Hay (Eds). 2001. *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, 550p.
- Brown, J.H. 1988. Species diversity. pp. 57-89. In: Myers A.A. & P.S. Giller (Eds) *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, London.
- Calder, D.R. 1990. Seasonal cycles of activity and inactivity in some hydroids from Virginia and South Carolina, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology* 68:442-450.
- Carlton, J.T. & J.B. Geller. 1993. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science* 261:78-82.
- Carlton, J.T. 1989. Man's role in changing the face of the ocean: biological invasions and implications for conservation of near-shore environments. *Conservation Biology* 3(3):265-273.
- Connell, S.D. & A.D. Irving. 2009. The subtidal ecology of rocky coasts: local-regional-biogeographic patterns and their experimental analysis. pp. 392-417. In: Witman, J.D. & K. Roy (Eds) *Marine macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Dayton, P.K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 41(4):351-389.

- Denny, M. & D. Wetthey. 2001. Physical processes that generate patterns in marine communities. pp.3-37. In: Bertness, M.D.; S.D. Gaines & M.E. Hay (Eds) *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Ellingsen, K. & J.S. Gray. 2002. Spatial patterns of benthic diversity: is there a latitudinal gradient along the Norwegian continental shelf? *Journal of Animal Ecology* 71:373-389.
- Elton, C.S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, 181p.
- Fowler-Walker, M.J.; S.D. Connell & B.M. Gillanders. 2005. Variation at local scales need not impede tests for broader scale patterns. *Marine Biology* 147:823-831.
- Freestone, A.L. & R.W. Osman. 2011. Latitudinal variation in local interactions and regional enrichment shape patterns of marine community diversity. *Ecology* 92:208-217.
- Freestone, A.L.; R.W. Osman; G.M. Ruiz & M.E. Torchin. 2011. Stronger predation in the tropics shapes species richness patterns in marine communities. *Ecology* 92(4):983-993.
- Gili, J.M. & R.G. Hughes. 1995. The ecology of marine benthic hydroids. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 33:351-426.
- Glasby, T.M.; S.D. Connell; M.G. Holloway & C.L. Hewitt. 2007. Nonindigenous biota on artificial structures: could habitat creation facilitate biological invasions? *Marine Biology* 151(3): 887-895.
- Hillebrand, H. 2004a. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist* 163:192-211.
- Hillebrand, H. 2004b. Strength, slope and variability of marine latitudinal gradients. *Marine Ecology Progress Series* 273:251-267.
- Jackson, J.B.C. 1977. Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies. *The American Naturalist* 111:743-767.
- Keough, M.J. & B.J. Downes. 1982. Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choice and early mortality. *Oecologia* 54:348-352.
- Leichter, J.J. & J.D. Witman. 2009. Basin-scale oceanographic influences on marine macroecological patterns. pp. 205-226. In: J.D. Witman & K. Roy (Eds). *Marine macroecology*, The University of Chicago Press, Chicago.
- Magurran, A.E. 2007. Species abundance distributions over time. *Ecology Letters* 10:347-354.

- Megina, C.; M.M. González-Duarte, P.J. López-González, S. Piraino. 2012. Harbours as marine habitats: hydroid assemblages on sea-walls compared with natural habitats. *Marine Biology* doi:10.1007/s00227-012-2094-3.
- Menge, B.A. & A.M. Olson. 1990. Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Ecology and Evolution* 5:52-57.
- Migotto, A.E.; A.C. Marques & M.N. Flynn. 2001. Seasonal recruitment of Hydroids (Cnidaria) on experimental panels in the São Sebastião Channel, Southeastern Brazil. *Bulletin of Marine Sciences* 68:287-298.
- Morri, C. & F. Boero. 1986. Hydroids. *Catalogue of main marine fouling organisms* 7:1-91.
- Pandit, S.N. & J. Kolasa. 2012. Opposite effects of environmental variability and species richness on temporal turnover of species in a complex habitat mosaic. *Hydrobiologia* 685:145-154.
- Rodríguez, S.R.; F.P. Ojeda; N.C. Inestrosa. 1993. Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 97:193-207.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, 460p.
- Roughgarden, J.; S. Gaines & H. Possingham. 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* 241:1460-1466.
- Ruiz, G.M.; P. Fofonoff; J.T. Carlton; M.J. Wonham & A.H. Hines. 2000. Invasions of coastal marine communities in North America: apparent patterns, processes, and biases. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:481-531.
- Schemske, D.W.; G.G. Mittelbach; H.V. Cornel; J.M. Sobel & K. Roy. 2009. Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:245-269.
- Stachowicz, J.J.; H. Fried; R.W. Osman & R.B. Whitlatch. 2002. Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology* 83(9): 2575-2590.
- Sutherland, J.P. 1974. Multiple stable points in natural communities. *The American Naturalist* 108: 859-873.

- Underwood, A.J. & M.J. Keough. 2001. Supply-side ecology: the nature and consequences of variations in recruitment of intertidal organisms. pp. 183-200. In: Bertness, M.D.; S.D. Gaines & M.E. Hay (Eds) *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Willig, M.R.; D.M. Kaufman & R.D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics* 34:273-309.
- Wonham, M.J. & J.T. Carlton. 2005. Trends in marine biological invasions at local and regional scales: the Northeast Pacific Ocean as a model system. *Biological Invasions* 7:369-392.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo revelou diferentes escalas de variação que, em conjunto, permitem um melhor entendimento da forma como assembleias de cnidários bentônicos estão estruturadas, destacando a importância de somar-se uma perspectiva temporal às diferentes escalas espaciais (Magurran, 2007).

A riqueza de espécies é maior no equatorial Pecém, não atingindo igual número em Ilhabela mesmo considerando-se o dobro do tempo de amostragem. Houve variação temporal grande e constante na composição de espécies da assembleia equatorial de cnidários bentônicos em oposição à variação que acompanha sazonalidade da temperatura na assembleia tropical-subtropical. Porém, há ausência de definição sazonal quando a composição e a abundância são consideradas em conjunto ao longo de dois anos em Ilhabela. Esta incongruência entre os anos mostra que, apesar de comunidades marinhas variarem temporalmente de forma diferente em diferentes latitudes, variações relacionadas à composição e à abundância são imprevisíveis.

Padrões gerais de variação temporal emergiram da comparação entre os locais, uma vez que, apesar da existência de variação local na composição de espécies ao longo de dois anos em Ilhabela, as assembleias não chegam a se estruturar temporalmente de forma semelhante à do Pecém, o que mostra que as diferenças entre regiões superam a variação local.

Claramente, diferentes espécies possuem diferentes papéis nessa estrutura. Algumas espécies mais abundantes são responsáveis por predizer padrões sazonais. No entanto, espécies mais raras, menos importantes na estruturação sazonal, são importantes na estruturação de um padrão bimodal de ocorrência temporal, com espécies sempre presentes e espécies raramente presentes, observado tanto para Ilhabela quanto para o Pecém. Este padrão evidencia que a disposição da diversidade não é somente espacial, mas também temporal (White *et al.*, 2006), e destaca a importância das espécies raras nessa estruturação, colocando estes fatores como importantes em estratégias que busquem acessar e até mesmo preservar a biodiversidade.

O frequente sobrecrescimento e epizoísmo de espécies sugerem interações importantes no canal de São Sebastião, que tendem a ser ainda mais intensas no Pecém

(Freestone & Osman, 2011; Freestone *et al.*, 2011) e que causam imprevisibilidade de colonização das placas.

Concluímos que fatores agindo em escala latitudinal, como a variação climática e a riqueza de espécies, assim como em escala local, como microhabitats e interações bióticas, são importantes na estruturação de assembleias de cnidários bentônicos e devem ser levados em consideração quando se busca entender padrões em comunidades marinhas, inclusive para fins de conservação. Destacamos a importância da perspectiva temporal e, ainda, como ambientes cada vez mais impactados pela ação humana dificultam a interpretação e a previsão de padrões.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Freestone, A.L. & R.W. Osman. 2011. Latitudinal variation in local interactions and regional enrichment shape patterns of marine community diversity. *Ecology* 92:208-217.
- Freestone, A.L.; R.W. Osman; G.M. Ruiz & M.E. Torchin. 2011. Stronger predation in the tropics shapes species richness patterns in marine communities. *Ecology* 92(4):983-993.
- Magurran, A.E. 2007. Species abundance distributions over time. *Ecology Letters* 10:347-354.
- White, E.P.; P.B. Adler; W.K. Lauenroth; R.A. Gill; D. Greenberg; D.M. Kaufman; A. Rassweiler; J.A. Rusak; M.D. Smith; J.R. Steinbeck; R.B. Waide & J. Yao. 2006. A comparison of the species-time relationship across ecosystems and taxonomic groups. *Oikos* 112:185-195.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agardy, M.T. 1994. Advances in marine conservation: the role of marine protected areas. *Trends in Ecology and Evolution* 9:267-270.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32-46.
- Anderson, M.J. 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62:245-253.
- Anderson, M.J.; R.N. Gorley & K.R. Clarke. 2008. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods. PRIMER-E, Plymouth, 214p.
- Anderson, M.J.; T.O. Crist; J.M. Chase; M. Vellend; B.D. Inouye; A.L. Freestone; N.J. Sanders; H.V. Cornell; L.S. Comita; K.F. Davies; S.P. Harrison; N.J.B. Kraft; J.C. Stegen & N.G. Swenson. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14:19-28.
- Antonov, J.I.; D. Seidov; T.P. Boyer; R.A. Locarnini; A.V. Mishonov; H.E. Garcia; O.K. Baranova; M.M. Zweng & D.R. Johnson. 2010. World Ocean Atlas 2009, Volume 2: Salinity. S. Levitus (Ed). NOAA Atlas NESDIS 69, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., 184p.
- Bavestrello, G.; S. Puce; C. Cerrano; E. Zocchi & F. Boero. 2006. The problem of seasonality of benthic hydroids in temperate waters. *Chemistry and Ecology* 22:197-205.
- Begon, M.; J.L. Harper & C.R. Townsend. 1990. *Ecology: individuals, populations and communities*. Sinauer, Sunderland, 1068p.
- Belanger, C.L.; D. Jablonski; K. Roy; S.K. Berke; A.Z. Krug & J.W. Valentine. 2012. Global environmental predictors of benthic marine biogeographic structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 109:14046-14051.
- Benedetti-Cecchi, L.; I. Bertocci; F. Micheli; E. Maggi; T. Fosella & S. Vaselli. 2003. Implications of spatial heterogeneity for management of marine protected areas (MPAs): examples from assemblages of rocky coasts in the northwest Mediterranean. *Marine Environmental Research* 55:429-458.
- Bertness, M.D. 1984. Habitat and community modification by an introduced herbivorous snail. *Ecology* 65:370-381.

- Bertness, M.D.; S.D. Gaines & M.E. Hay (Eds). 2001. *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, 550p.
- Blondel J. & J.D. Vigne. 1993. Space, time, and man as determinants of diversity of birds and mammals in the Mediterranean Region. pp. 135-146. In: Ricklefs R.E. & D. Schutler (Eds) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.
- Boero, F. 1984. The ecology of marine hydroids and effects of environmental factors: a review. *Marine Ecology* 5(2):93-118.
- Boero, F. 1994. Fluctuations and variations in coastal marine environments. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli. Marine Ecology* 15:3-25.
- Bram, J.B.; H.M. Page & J.E. Dugan. 2005. Spatial and temporal variability in early successional patterns of an invertebrate assemblage at an offshore oil platform. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 317:223-237.
- Broitman, B.R.; C.A. Blanchete & S.D. Gaines. 2005. Recruitment of intertidal invertebrates and oceanographic variability at Santa Cruz Island, California. *Limnology and Oceanography* 50(5):1473-1479.
- Brown, J.H. 1988. Species diversity. pp. 57-89. In: Myers A.A. & P.S. Giller (Eds) *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, London.
- Brown, J.H.; J.F. Gillooly; A.P. Allen; V.M. Savage & G.B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771-1789.
- Butler, A.J. & R.M. Connolly. 1999. Assemblages of sessile marine invertebrates: still changing after all these years? *Marine Ecology Progress Series* 182:109-118.
- Calder, D.R. 1988. Shallow-water hydroids of Bermuda: the Athecatae. *Life Sciences Contributions Royal Ontario Museum* 148:1-107.
- Calder, D.R. 1990. Seasonal cycles of activity and inactivity in some hydroids from Virginia and South Carolina, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology* 68:442-450.
- Calder, D.R. 1991a. Shallow-water hydroids of Bermuda: the Thecatae, exclusive of Plumularioidea. *Life Sciences Contributions Royal Ontario Museum* 154:1-140.

- Calder, D.R. 1991b. Associations between hydroid species assemblages and substrate types in the mangal at Twin Cays, Belize. *Canadian Journal of Zoology* 69:2067-2074.
- Calder, D.R. 1997. Shallow-water hydroids of Bermuda: superfamily Plumularioidea. *Life Sciences Contributions Royal Ontario Museum* 161:1-85.
- Campos, C.J.A.; A.E. Migotto; U. Pinheiro & A.C. Marques. 2012. Sponges as substrata and early life history of the tubulariid *Zyzyzus warreni* (Cnidaria: Hydrozoa) in the São Sebastião Channel, Brazil. *Marine Biology Research* 8:573-583.
- Carlton, J.T. & J.B. Geller. 1993. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science* 261:78-82.
- Carlton, J.T. 1987. Patterns of transoceanic marine biological invasions in the Pacific Ocean. *Bulletin of Marine Science* 41(2):452-465.
- Carlton, J.T. 1989. Man's role in changing the face of the ocean: biological invasions and implications for conservation of near-shore environments. *Conservation Biology* 3(3):265-273.
- Castro, B.M.; L.B. Miranda; L.S. Silva; R.F.C. Fontes; A.F. Pereira & A.L. Coelho. 2008. Processos físicos: hidrografia, circulação e transporte. pp. 59-121. In: A.M.S. Pires-Vanin (Ed). *Oceanografia de um ecossistema subtropical: Plataforma de São Sebastião, SP*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- CEARÁPORTOS. 2012. Companhia de integração portuária do Ceará. <http://www.cearaportos.ce.gov.br>. Accessed in 10/08/2012.
- Clarke, A. 2009. Temperature and marine macroecology. pp. 250-278. In: J.D. Witman & K. Roy (Eds). *Marine macroecology*, The University of Chicago Press, Chicago.
- Clarke, K.R. & R.M. Warwick. 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 2nd edition. PRIMER-E: Plymouth.
- Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, 190p.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18:117-143.
- Collins, A.G.; P. Schuchert; A.C. Marques; T. Jankowski; M. Medina & B. Schierwater. 2006. Medusozoan phylogeny and character evolution clarified by new large and small subunit

- rDNA data and an assessment of the utility of phylogenetic mixture models. *Systematic Biology* 55(1):97-115.
- Colwell, R.K. & J.A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 345:101-118.
- Coma, R.; M. Ribes; J.M. Gili & M. Zabala. 2000. Seasonality in coastal benthic ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* :448-453.
- Cornelius, P.F.S. 1995. North-west European thecate hydroids and their medusae. Part 2. Sertulariidae to Campanulariidae. *Synopses of the British Fauna New Series* 50(2):1-386.
- Crowder, L.B. & W.F. Figueira. 2006. Metapopulation ecology and marine conservation. pp.491-515. In: Kritzer, J. & P.F. Sale (Eds). *Marine metapopulations*. Elsevier Academic Press, San Diego.
- Dayton, P.K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 41(4):351-389.
- De Cáceres, M. & P. Legendre. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90(12):3566-3574.
- Denny, M. & D. Wetthey. 2001. Physical processes that generate patterns in marine communities. pp.3-37. In: Bertness, M.D.; S.D. Gaines & M.E. Hay (Eds) *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Dethier, M.N.; E.S. Graham; S. Cohen & L.M. Tear. 1993. Visual versus random-point percent cover estimations: 'objective' is not always better. *Marine Ecology Progress Series* 96:93-100.
- Ellingsen, K. & J.S. Gray. 2002. Spatial patterns of benthic diversity: is there a latitudinal gradient along the Norwegian continental shelf? *Journal of Animal Ecology* 71:373-389.
- Elton, C.S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, 181p.
- Fowler-Walker, M.J.; S.D. Connell & B.M. Gillanders. 2005. Variation at local scales need not impede tests for broader scale patterns. *Marine Biology* 147:823-831.
- Freestone, A.L. & R.W. Osman. 2011. Latitudinal variation in local interactions and regional enrichment shape patterns of marine community diversity. *Ecology* 92:208-217.

- Freestone, A.L.; R.W. Osman & R.B. Whitlatch. 2009. Latitudinal gradients in recruitment and community dynamics in marine epifaunal communities: implications for invasion success. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 38:247-258.
- Freestone, A.L.; R.W. Osman; G.M. Ruiz & M.E. Torchin. 2011. Stronger predation in the tropics shapes species richness patterns in marine communities. *Ecology* 92(4):983-993.
- FUNCEME. 2012. Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos. <http://www.funceme.br/index.php/areas/tempo/download-de-series-historicas>. Accessed in 08/04/2012.
- Gaonkar, C.A.; S.S. Sawant; A.C. Anil; V. Krishnamurthy & S.N. Harkantra. 2010. Changes in the occurrence of hard substratum fauna: a case study from Mumbai harbour, India. *Indian Journal of Marine Sciences* 39(1):74-84.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227.
- Gili, J.M. & R.G. Hughes. 1995. The ecology of marine benthic hydroids. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 33:351-426.
- Glasby, T.M.; S.D. Connell; M.G. Holloway & C.L. Hewitt. 2007. Nonindigenous biota on artificial structures: could habitat creation facilitate biological invasions? *Marine Biology* 151(3): 887-895.
- Gotelli, N.J. & G.L. Entsminger. 2012. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.71 Acquired Intelligence Inc.
- Gotelli, N.J. & R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379-391.
- Gravier-Bonnet, N. 1992. Cloning and dispersal by buoyant autotomized hydrants of a thecate hydroid (Cnidaria; Hydrozoa). *Scientia Marina* 56(2-3):229-236.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38:210-221.
- Hillebrand, H. 2004a. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist* 163:192-211.
- Hillebrand, H. 2004b. Strength, slope and variability of marine latitudinal gradients. *Marine Ecology Progress Series* 273:251-267.

- Hirata, T. 1987. Succession of sessile organisms on experimental plates immersed in Nabeta Bay, Izu Peninsula, Japan. II. Succession of invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 38:25-35.
- Hughes, T.P.; A.H. Baird; E.A. Dinsdale; N.A. Moltschaniwskyj; M.S. Pratchett; J.E. Tanner & B.L. Willis. 2000. Supply-side ecology works both ways: the link between benthic adults, fecundity, and larval recruits. *Ecology* 81(8):2241-2249.
- Jablonski, D.; K. Roy & J.W. Valentine. 2006. Out of the tropics: Evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science* 314:102-106.
- Jackson, J.B.C. 1977. Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies. *The American Naturalist* 111:743-767.
- Kappes, H. & U. Sinsch. 2002. Temperature- and predator-induced phenotypic plasticity in *Bosmina cornuta* and *B. pellucida* (Crustacea: Cladocera). *Freshwater Biology* 47: 1944-1955.
- Keough, M.J. & B.J. Downes. 1982. Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choice and early mortality. *Oecologia* 54:348-352.
- Keough, M.J. 1983. Patterns of recruitment of sessile invertebrates in two subtidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 66:213-245.
- Korhonen, J.J.; J. Soininen & H. Hillebrand. 2010. A quantitative analysis of temporal turnover in aquatic species assemblages across ecosystems. *Ecology* 91(2):508-517.
- Koumoundouros, G.; P. Divanach; L. Anezaki & M. Kentouri. 2001. Temperature-induced ontogenetic plasticity in sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Marine Biology* 139:817-830.
- Leichter, J.J. & J.D. Witman. 2009. Basin-scale oceanographic influences on marine macroecological patterns. pp. 205-226. In: J.D. Witman & K. Roy (Eds). *Marine macroecology*, The University of Chicago Press, Chicago.
- Locarnini, R.A.; A.V. Mishonov; J.I. Antonov; T.P. Boyer; H.E. Garcia; O.K. Baranova; M.M. Zweng & D.R. Johnson. 2010. *World Ocean Atlas 2009, Volume 1: Temperature*. S. Levitus (Ed). NOAA Atlas NESDIS 68, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., 184 p.
- MacArthur, R. H. 1969. Patterns of communities in the tropics. *Biological Journal of the Linnean Society* 1:19-30.

- Macpherson, E. 2002. Large-scale species-richness gradients in the Atlantic Ocean. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*. 269:1715-1720.
- Macpherson, E. 2003. Species range size distributions for some marine taxa in the Atlantic Ocean. Effect of latitude and depth. *Biological Journal of the Linnean Society* 80:437-455.
- Magurran, A.E. 2007. Species abundance distributions over time. *Ecology Letters* 10:347-354.
- Magurran, A.E. 2008. Diversity over time. *Folia Geobotanica* 43:319-327.
- Marques, A.C. & A.G. Collins. 2004. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution. *Invertebrate Biology* 123(1):23-42.
- Marques, A.C. 2001. O gênero *Eudendrium* (Hydrozoa, Anthomedusae, Eudendriidae) no Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 41:329-405.
- Marques, A.C.; A.C. Morandini & A.E. Migotto. 2003. Synopsis of knowledge on Cnidaria Medusozoa from Brazil. *Biota Neotropica* 3:1-18.
- Megina, C.; M.M. González-Duarte, P.J. López-González, S. Piraino. 2012. Harbours as marine habitats: hydroid assemblages on sea-walls compared with natural habitats. *Marine Biology* doi:10.1007/s00227-012-2094-3.
- Menge, B.A. & A.M. Olson. 1990. Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Ecology and Evolution* 5:52-57.
- Migotto, A.E. 1996. Benthic shallow water hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) of the coast of São Sebastião, Brazil, including a checklist of the Brazilian hydroids. *Zoologische Verhandelingen* 306:1-125.
- Migotto, A.E.; A.C. Marques & M.N. Flynn. 2001. Seasonal recruitment of Hydroids (Cnidaria) on experimental panels in the São Sebastião Channel, Southeastern Brazil. *Bulletin of Marine Sciences* 68:287-298.
- Millard, N.A.H. 1975. Monograph on the Hydroida of southern Africa. *Annals of the South African Museum* 68:1-513.
- Mittelbach, G.G.; D.W. Schemske; H.V. Cornell; A.P. Allen; J.M. Brown; M.B. Bush; S.P. Harrison; A.H. Hurlbert; N. Knowlton; H.A. Lessios; C.M. McCain; A.R. McCune; L.A. McDade; M.A. McPeck; T.J. Near; T.D. Price; R.E. Ricklefs; K. Roy; D.F. Sax; D.

- Schluter; J.M. Sobel & M. Turelli. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10:315-331.
- Morri, C. & F. Boero. 1986. Hydroids. *Catalogue of main marine fouling organisms* 7:1-91.
- Nandakumar, K. 1996. Importance of timing of panel exposure on the competitive outcome and succession of sessile organisms. *Marine Ecology Progress Series* 131:191-203.
- Navarrete, S.A. & E.L. Berlow. 2006. Variable interaction strengths stabilize marine community pattern. *Ecology Letters* 9:526-536.
- Nekola, J.C. & P.S. White. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26:867-878.
- Osman, R.W. & J.A. Haugsness. 1981. Mutualism among sessile invertebrates: a mediator of competition and predation. *Science* 211:846-848.
- Osman, R.W. & R.B. Whitlatch. 1995. The influence of resident adults on recruitment: a comparison to settlement. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 190:169-198.
- Osman, R.W.; R.B. Whitlatch & R.N. Zajac. 1989. Effect of resident species on recruitment into a community: larval settlement versus post-settlement mortality in the oyster *Crassostrea virginica*. *Marine Ecology Progress Series* 54:61-73.
- Pandit, S.N. & J. Kolasa. 2012. Opposite effects of environmental variability and species richness on temporal turnover of species in a complex habitat mosaic. *Hydrobiologia* 685:145-154.
- Pechenik, J.A. 1999. On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series* 177:269-297.
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *The American Naturalist* 100:33-46.
- Porto de São Sebastião. 2012. Autoridade Portuária. <http://www.portodesaosebastiao.com.br>
Accessed in 10/08/2012.
- Powell, M.G.; V.P. Beresford & B.A. Colaianne. 2012. The latitudinal position of peak marine diversity in living and fossil biotas. *Journal of Biogeography* 39:1687-1694.
- Quinn, G. & M. Keough. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, New York, 556p.

- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>. Accessed in 05/08/2012.
- Reise, K.; S. Gollasch & W.J. Wolff. 1999. Introduced marine species of the North Sea coasts. *Helgoland Marine Research* 52:219-234.
- Rodríguez, S.R.; F.P. Ojeda; N.C. Inestrosa. 1993. Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 97:193-207.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65 (3): 514-527.
- Rosenzweig, M.L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge, 460p.
- Roughgarden, J.; S. Gaines & H. Possingham. 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science* 241:1460-1466.
- Roy, K.; D. Jablonski & J.W. Valentine. 2000. Proceedings of the Royal Society of London Series B 267:293-299.
- Roy, K.; D. Jablonski; J.W. Valentine & G. Rosenberg. 1998. Marine latitudinal diversity gradients: tests of causal hypotheses. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95:3699-3702.
- Roy, K.; D. Jablonski; J.W. Valentine. 1994. Eastern Pacific molluscan provinces and latitudinal diversity gradient: No evidence for "Rapoport's rule". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91:8871-8874.
- Ruiz, G.M.; P. Fofonoff; J.T. Carlton; M.J. Wonham & A.H. Hines. 2000. Invasions of coastal marine communities in North America: apparent patterns, processes, and biases. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:481-531.
- Sams, M.A. & M.J. Keough. 2012. Contrasting effects of variable species recruitment on marine sessile communities. *Ecology* 93(5):1153-1163.
- Schall, J.J. & E.R. Pianka. 1978. Geographical trends in the numbers of species. *Science* 201: 679-686.

- Schemske, D.W.; G.G. Mittelbach; H.V. Cornel; J.M. Sobel & K. Roy. 2009. Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:245-269.
- Schlitzer, R. 2012. Ocean Data View, <http://odv.awi.de> Accessed in 09/04/2012.
- Soininen, J.; J.J. Lennon & H. Hillebrand. 2007a. A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. *Ecology* 88:2830-2838.
- Soininen, J.; R. McDonald & H. Hillebrand. 2007b. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30:3-12.
- Sommer, C. 1992. Larval biology and dispersal in *Eudendrium racemosum* (Hydrozoa, Eudendriidae). *Scientia Marina* 56(2-3):205-211.
- Stachowicz, J.J.; H. Fried; R.W. Osman & R.B. Whitlatch. 2002. Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology* 83(9): 2575-2590.
- Steneck, R.S. & J.T. Carlton. 2001. Human alterations of marine communities: Students Beware! pp. 445-468. In: Bertness, M.D.; S.D. Gaines & M.E. Hay (Eds) *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist* 133(2): 240-256.
- Sutherland, J.P. & R.H. Karlson. 1977. Development and stability of the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecological Monographs*. 47(4):425-446.
- Sutherland, J.P. 1974. Multiple stable points in natural communities. *The American Naturalist* 108:859-873.
- Svane, I. & J.K. Petersen. 2001. On the problem of epibioses, fouling and artificial reefs, a review. *Marine Ecology* 22(3):169-188.
- Tilman, D.; P.B. Reich & M.H. Knops. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441:629-632.
- Tuomisto, H.; K. Ruokolainen; M. Yli-Halla. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299:241-244.

- Underwood, A.J. & M.J. Keough. 2001. Supply-side ecology: the nature and consequences of variations in recruitment of intertidal organisms. pp. 183-200. In: Bertness, M.D.; S.D. Gaines & M.E. Hay (Eds) *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Underwood, A.J. & P.S. Petraitis. 1993. Structure of intertidal assemblages in different locations: how can local processes be compared? pp.39-51. In: Ricklefs R.E. & D. Schutler (Eds) *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Valentine, J.W. & D. Jablonski. 2010. Origins of marine patterns of biodiversity: some correlates and applications. *Palaeontology* 53:1203-1210.
- van Ofwegen, L.P. & M.A. Haddad. 2011. A probably invasive new genus and new species of soft coral (Octocorallia: Alcyonacea: Clavulariidae) from Brazil. *Zootaxa* 3107:38-46.
- Wahl, M. 1989. Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Marine Ecology Progress Series* 58:175-189.
- Wallentinus, I. & C.D. Nyberg. 2007. Introduced marine organisms as habitat modifiers. *Marine Pollution Bulletin* 55:323-332.
- White, E.P.; P.B. Adler; W.K. Lauenroth; R.A. Gill; D. Greenberg; D.M. Kaufman; A. Rassweiler; J.A. Rusak; M.D. Smith; J.R. Steinbeck; R.B. Waide & J. Yao. 2006. A comparison of the species-time relationship across ecosystems and taxonomic groups. *Oikos* 112:185-195.
- Willig, M.R.; D.M. Kaufman & R.D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics* 34:273-309.
- Witman, J.D.; R.J. Etter & F. Smith. 2004. The relationship between regional and local species diversity in marine benthic communities: a global perspective. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101:15664-15669.
- Wonham, M.J. & J.T. Carlton. 2005. Trends in marine biological invasions at local and regional scales: the Northeast Pacific Ocean as a model system. *Biological Invasions* 7:369-392.
- Wright D.H., D.J. Currie & B.A. Maurer. 1993. Energy supply and species richness on local and regional scales. pp. 66-74. In: Ricklefs R.E. & D. Schutler (Eds) *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago.