



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS DO MAR
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS MARINHAS TROPICAIS**

SHAYANNA MITRI AMORIM DA ROCHA SOUZA

**POÇAS DE MARÉ: ANÁLISE DA PESQUISA ECOLÓGICA E ESTUDO
DOS PADRÕES DE BIODIVERSIDADE**

**FORTALEZA
2020**

SHAYANNA MITRI AMORIM DA ROCHA SOUZA

POÇAS DE MARÉ: ANÁLISE DA PESQUISA ECOLÓGICA E ESTUDO
DOS PADRÕES DE BIODIVERSIDADE

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Marinhas Tropicais.

Orientadora: Prof. Dra. Helena Matthews-Cascon

FORTALEZA

2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

S235p Souza, Shayanna Mitri Amorim da Rocha.
Poças de maré: análise da pesquisa ecológica e estudo dos padrões de biodiversidade / Shayanna Mitri Amorim da Rocha Souza. – 2020.
119 f. : il. color.

Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Instituto de Ciências do Mar, Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais, Fortaleza, 2020.
Orientação: Profa. Dra. Helena Matthews-Cascon.

1. Moluscos. 2. Ecologia. 3. Entre-marés. 4. Assembleias. 5. Revisão sistemática da literatura. I. Título.
CDD 551.46

SHAYANNA MITRI AMORIM DA ROCHA SOUZA

POÇAS DE MARÉ: ANÁLISE DA PESQUISA ECOLÓGICA E ESTUDO DOS PADRÕES
DE BIODIVERSIDADE

Tese apresentada ao Programa de PósGraduação
em Ciências Marinhas Tropicais da Universidade
Federal do Ceará, como parte dos requisitos para
obtenção do título de Doutor em Ciências
Marinhas Tropicais.

Aprovada em ___/___/___

BANCA EXAMINADORA

Prof^a. Dra. Helena Matthews-Cascon (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof^a. Dra. Cristina de Almeida Rocha-Barreira
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Luis Ernesto Arruda Bezerra
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Alisson Sousa Matos
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof^a. Dra. Rafaela Camargo Maia
Instituto Federal do Ceará (IFCE)

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Universidade Federal do Ceará pelo ensino público, gratuito e de qualidade. Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Marinhas Tropicais e a seu exímio Corpo Docente pela oportunidade e excelência. A Isabela Abreu pela atenção e agilidade em responder meus questionamentos e me orientar sobre os trâmites junto ao PPGCMT sempre que precisei.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de doutorado.

À minha orientadora, inesgotável fonte de inspiração e admiração, Professora Dra. Helena Matthews-Cascon, pela oportunidade de trabalhar ao seu lado, pelos primorosos ensinamentos e pela confiança durante todas as etapas desse projeto.

À Dra. Erminda Couto por participar da idealização de uma das etapas do projeto e pela realização da coleta em Ilhéus/BA. À Dra. Rosana Aquino, Dr. Sérgio de Almeida, Dra. Taciana Pinto, Dra. Verônica Oliveira, Dr. Walter Cerqueira e Dra. Alina Barboza pela realização das coletas em outros estados. Ao Me. Carlos Alberto Rodrigues-Filho pelo auxílio nas análises estatísticas.

Aos membros das bancas de qualificação e de defesa: Dr. Alisson Matos, Dr. Luis Ernesto Bezerra, Dr. Paulo Cascon, Dra. Cristina Rocha-Barreira e Dra. Rafaela Maia pelo tempo e por aceitarem contribuir para a evolução do meu trabalho e da minha formação como pesquisadora.

Ao Laboratório de Invertebrados Marinhos do Ceará pela estrutura e suporte técnico e a todos os LIMCEanos por serem a melhor equipe de trabalho que eu poderia almejar.

À Poliana Guizard, Alisson Matos e Índira Luz por me receberem em suas casas durante minhas estadias em Fortaleza, pelo transporte das amostras coletadas na Bahia, auxílio durante as coletas e por tantos ensinamentos. À Soraya Rabay pela incomensurável ajuda e supervisão durante toda etapa de identificação dos moluscos. À Cristiane Barroso por avaliar meu protocolo de coleta e sugerir soluções assertivas em várias etapas do trabalho. À Marianny Lima pela valiosa ajuda na análise do sedimento. À Marcos Vieira pela disponibilidade e presteza na obtenção de documentos sempre que precisei. À Carlos Meirelles, Ênio Bandeira, Felipe Monteiro, Laís Regis, Maiara Monteiro: pelas dúvidas solucionadas na etapa de identificação dos organismos e tantas outras. À Jonathan Vieira pelo auxílio durante as coletas e fotografias dos organismos. A Renata Pereira pelo envio dos números de tombo.

Aos meus pais, Waldir e Scheinimar, minhas irmãs, Shaynara e Shellen por me apoiarem em todos os meus projetos.

Ao meu companheiro Gustavo, por renunciar temporariamente de seu projeto pessoal para que eu pudesse realizar o meu, pela paciência e suporte na execução desse trabalho.

A todos que de alguma forma contribuíram para realização desse projeto, meus sinceros agradecimentos.

“(...) só possuímos aquilo que vemos, e nada é real. O mais que se pode conseguir é ter um conjunto de ilusões concordantes entre si.”

John Gribbin

RESUMO

Os processos que orientam o funcionamento dos sistemas naturais e a resposta biológica nesses sistemas variam em função da escala de observação adotada. Considerando a complexidade desses processos, esse trabalho investigou diferentes aspectos ecológicos em poças de maré. Analisamos o estado do conhecimento da pesquisa científica sobre o tema e estudamos os padrões de biodiversidade das assembleias de moluscos em fina e macro escalas espaciais. A tese está organizada em três capítulos. O capítulo 1 consiste em uma revisão sistemática da literatura. Através de uma abordagem quali-quantitativa essa revisão sistematizou a literatura científica publicada nos últimos 25 anos identificando as principais lacunas do conhecimento sobre o tema. Essas descobertas conferiram o embasamento teórico para a construção das hipóteses de trabalho dessa tese. O segundo capítulo investigou a distribuição das assembleias de moluscos de poças de maré em escala local. O estudo foi realizado em poças de três recifes de arenito no litoral oeste do Ceará e examinou a estrutura biológica em função da localização e dimensões das poças. O capítulo 3 investigou poças de oito recifes na costa nordeste brasileira e analisou a variação composicional das assembleias em macro escala visando identificar os preditores explicativos dessa variação. Os resultados indicaram que a maior parte das publicações sobre poças de maré foi realizada em poças marinhas de ecossistemas temperados e o grupo mais estudado foi a ictiofauna. Na fina escala observacional, não houve correlação entre dimensão das poças e estrutura biológica das assembleias investigadas, entretanto essa estrutura foi influenciada pela variação espacial. Na macro escala, a textura composicional do substrato foi apontada como principal preditor ambiental explicativo na variação das assembleias. Entretanto, a maior parte dessa explicação resultou do componente espacial. Esse componente está associado a processos biogeográficos associados a dispersão. Concluímos que processos biogeográficos governam a composição do conjunto regional de espécies e que filtros seletivos ambientais e biológicos estruturam as assembleias locais das poças de maré.

PALAVRAS-CHAVE: Revisão sistemática da literatura. Ecologia. Comunidades. Assembleias. Moluscos. Entre-marés.

ABSTRACT

The structuring processes of natural systems and their biological response vary depending on the observational scale. Considering the complexity of these processes, this study examined different ecological aspects in rock pools. We analyzed the state of knowledge of scientific research on the topic and described the biodiversity patterns of mollusc assemblages on fine and macro scales. The thesis is organized in three chapters. Chapter 1 consists of a systematic review of the literature. Through a qualitative and quantitative approach, this review synthesized the scientific literature published in the last 25 years, identifying the main knowledge gaps on the topic. These discoveries provided the theoretical basis for construction of the hypotheses of this thesis. The second chapter studied the distribution of rock pool mollusc assemblages at local scale. The study was carried out in pools of three sandstone reefs on the west coast of Ceará and examined the biological structure depending on location and pool size. Chapter 3 investigated pools of eight reefs in Brazilian northeast coast and analyzed compositional variation of assemblages at large scale to identify main explanatory predictors of this variation. The results found that most publications on rock pools were carried out in marine pools of temperate ecosystems and the most studied group was ichthyofauna. At fine scale, there was no correlation between pool size and biological structure of the mollusc assemblages, however this structure was influenced by spatial variation. At the large scale, substrate compositional texture was identified as main explanatory environmental predictor in assemblage variability. However, most of explanation resulted from spatial component. This component is associated with biogeographic processes. We conclude that biogeographic processes drive composition of the regional species pool and that selective environmental filter structure local assemblages. However, most of explanation came from spatial component. This component is associated with biogeographic processes. We conclude that biogeographic processes drive composition of the regional species pool and that selective environmental and biotic filter structure local assemblages at rock pools.

KEY WORDS: Systematic Review. Ecology. Communities. Assemblages, Molluscan. Intertidal.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

- Figure. 1. Number of publications per year. The survey covers from 1 January 1993 until the cut-off date, 1 December 2018.....31
- Figure. 2. Studies based on destructive and non-destructive sampling methods per year32
- Figure. 3. Number of publications based on experimental and observational studies per year32
- Figure. 4. Global distribution of 164 sites sampled in 102 reviewed articles33
- Figure. 5. Number of papers per type of environment analysed and biological groups studied in each of them.....35
- Figure. 6. Number of publications by ecological domain. Item ‘Not described’ includes works in which the authors refer to functional groups or gene locus35
- Figure. 7. Number of publications by research topic and their distribution among the main registered ecological domains. ‘Others’ includes works on single species, metapopulation, metacommunity, and domains not mentioned by the authors.....36
- Figure. 8. Timescale adopted in the investigated studies. Temporal scale shown in Hours, Days, and Months (M)37
- Figure. 9. Spatial scale addressed in the reviewed studies: Region: more than 1,000 kilometres apart between sampled points; Location: 10s to 100s of kilometres; Site: 100s to 1,000s of metres; Small scale: <100 metres (Fraschetti et al., 2005); and Not described: scale not mentioned the by authors37
- Figure. 10. Processes regulating the structure (black bars) and distribution (grey bars) of the rock pool associated biota identified in the reviewed papers. Results described according to ecological domains: (a) assembly, (b) community, and (c) population40

CAPÍTULO 2

Figure 1. Map showing the study region, the northwest coast of Ceará, northeast Brazil 59

Figure 2. Boxplots of rock pool size parameters of Pedra Rachada (PR; n=10), Pacheco (PA; n=10), and Dois Coqueiros (DC; n=10). Boxes represent interquartile ranges, the central bar represents median, and the points are outliers. Parameters shown are (A) depth (m), (B) surface area (m²), (C) volume (m³), and (D) pool–ocean distance (m) 60

Figure 3. Diversity descriptors of rock pools at Pedra Rachada (PR; n=10), Pacheco (PA; n=10), and Dois Coqueiros (DC; n=10) measured as (A) species richness, (B) Shannon–Wiener diversity, and (C) Pielou’s evenness index (mean±SD)..... 61

Figure 4. Distribution of the most relevant species for discriminating between sites (Pedra Rachada, Pacheco and Dois Coqueiros) based on relative abundances of individual taxa 63

CAPÍTULO 3

Figura. 1. Localização dos recifes estudados no litoral nordeste do Brasil: Praia de Panaquatira (PN), Praia do Coqueiro (CQ), Praia do Pacheco (PC), Praia de Santa Rita (SR), Praia do Paiva (PV), Pontal do Peba (PB), Praia de Catussaba (CT) e Praia Me Ache (MC) 70

Figura. 2. Percentual médio de cobertura do substrato (a) e percentual médio da composição textural do sedimento (b) das poças de maré nos locais estudados: Praia de Panaquatira (PN), Praia do Coqueiro (CQ), Praia do Pacheco (PC), Praia de Santa Rita (SR), Praia do Paiva (PV), Pontal do Peba (PB), Praia de Catussaba (CT) e Praia Me Ache (MC) O item “Outro” inclui cobertura por Ascidiacea, Cnidaria e Porifera. 75

Figura. 3. Diversidade alfa (a - riqueza média nas poças de maré amostradas em cada local), gama (b - riqueza total em cada local) e beta (c – particionamento dos componentes

da diversidade beta: substituição e aninhamento) das poças de maré nos locais estudados: Praia de Panaquatira (PN), Praia do Coqueiro (CQ), Praia do Pacheco (PC), Praia de Santa Rita (SR), Praia do Paiva (PV), Pontal do Peba (PB), Praia de Catussaba (CT) e Praia Me Ache (MC)76

Figura. 4. Análise de coordenadas principais baseadas na matriz de dissimilaridade de bray-curtis com os dados de condições ambientais (a) e β_{total} (b) das poças de maré nos locais estudados: Praia de Panaquatira (PN), Praia do Coqueiro (CQ), Praia do Pacheco (PC), Praia de Santa Rita (SR), Praia do Paiva (PV), Pontal do Peba (PB), Praia de Catussaba (CT) e Praia Me Ache (MC)77

Figura. 5. Potencial de influência das condições ambientais sobre a composição local (a) e diversidade beta (b) dos moluscos associados às poças de maré nos locais estudados: Praia de Panaquatira (PN), Praia do Coqueiro (CQ), Praia do Pacheco (PC), Praia de Santa Rita (SR), Praia do Paiva (PV), Pontal do Peba (PB), Praia de Catussaba (CT) e Praia do Sul (SL). Estão representados: área, profundidade, Índice de Heterogeneidade Ambiental (IHA), seixos, grânulos, areia e argila79

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

- Table 1. Number of studies published by ocean/continent and biogeographic realm. Studies in coastal regions were labelled according to marine biogeographic realms (Spalding *et al.*, 2007), and studies in continental regions were labelled according to terrestrial biogeographic realms (Olson *et al.*, 2006)33
- Table 2. Exploratory variables researched in the reviewed studies. The number of publications by biological group studied is shown. Some studies evaluated more than one biological group and several variables simultaneously and, therefore, were computed more than once38
- Table 3. Response variables investigated in the reviewed papers. The number of publications by biological group studied is shown. Some studies evaluated more than one biological group and several variables simultaneously and, therefore, were computed more than once39

CAPÍTULO 2

- Table 1. Summary of SIMPER results: average abundance of species per site, their contribution (%) to the within-group similarity, and cumulative total (%) of contributions.....62

CAPÍTULO 3

- Tabela 1. Localização dos recifes de arenito estudados. São mostrados: local (abreviação), município, estado e coordenadas geográficas de cada recife 71

- Tabela 2. Contribuição (%) de táxons individuais das assembleias de moluscos de poças de maré para dissimilaridade média de Bray-Curtis entre os locais estudados: Praia de Panaquatira (PN), Praia do Coqueiro (CQ), Praia do Pacheco (PC), Praia de Santa Rita (SR), Praia do Paiva (PV), Pontal do Peba (PB), Praia de Catussaba (CT) e Praia Me Ache (MC). Apenas os táxons contribuindo com $\geq 3\%$ na dissimilaridade total estão incluídos.....77
- Tabela 3. Análise de redundância parcial (pRDA) explicando variação na composição taxonômica e diversidade beta das assembleias de moluscos com base nos autovetores espaciais e preditores ambientais locais. Valores significativos são mostrados em destaque 78
- Tabela 4. Particionamento de variâncias da contribuição ambiental e espacial (%) para composição local e diversidade beta de moluscos associados a poças de maré. Componentes: E|S = puramente ambiental; S|E = puramente espacial; ES = ambiente espacialmente estruturado; UN = não explicada. Valores significativos são mostrados em destaque..... 80

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	17
1. OBJETIVOS.....	19
1.1 Objetivo geral	19
1.2 Objetivos específicos	19
2. HIPÓTESES CIENTÍFICAS	19
REFERÊNCIAS	20
CAPÍTULO 1 - Current status of rock pool ecological research	23
1. INTRODUCTION.....	25
2. MATERIALS AND METHODS	26
2.1 Literature Search.....	26
2.2 Selection Criteria	27
2.3 Data Collection	28
2.4 Article characterisation - quali-quantitative synthesis of the ecological features of rock pools 29	
2.5 Data Analysis.....	30
3. RESULTS.....	31
4. DISCUSSION	41
REFERENCES	48
SUPPLEMENTARY MATERIALS	55
CAPÍTULO 2 - Molluscan Assemblages in Rock Pools on Sandstone Reefs: Local and between Pools Variability.....	57
CAPÍTULO 3 - Processos estruturadores das assembleias de moluscos em poças de maré em recifes de arenito tropicais.....	66
1. INTRODUÇÃO	68
2. MATERIAL E MÉTODOS	70
2.1 Área de estudo	70

2.2	Amostragem dos dados	71
2.3	Variáveis preditoras	72
2.4	Composição das assembleias	73
2.5	Análise dos dados	73
3.	RESULTADOS	74
4.	DISCUSSÃO	80
	REFERÊNCIAS	86
	MATERIAL SUPLEMENTAR	93
	CONSIDERAÇÕES FINAIS	119

1. INTRODUÇÃO GERAL

Poças de maré são depressões irregulares que podem ocorrer em matrizes rochosas constituídas principalmente por arenito, calcário e granito (GANNING, 1971; BRENDONCK *et al.*, 2016). Como resultado do aprisionamento de água, poças de maré oferecem condições únicas em comparação a substratos rochosos emergentes porque não estão sujeitas a ciclos de inundação e dessecação (METAXAS; SCHEIBLING, 1993). Poças de maré experimentam maiores flutuações ambientais quando comparadas a ambientes submersos, representando um habitat intermediário entre substratos rochosos emergentes e aqueles em constante submersão na zona subtidal (MORRIS; TAYLOR, 1983; METAXAS; SCHEIBLING, 1993). Na zona entremarés, as poças retêm água do mar e abrigam comunidades de organismos marinhos. Na plataforma rochosa, a entrada de chuva se torna a principal fonte de água, resultando em habitats de água salobra e, mais no interior da plataforma, em habitats de água doce (GANNING, 1971; BRENDONCK *et al.*, 2016). Ambos os habitats representam ambientes com condições semelhantes, nos quais os fatores que regulam a estrutura e o funcionamento das comunidades operam de maneira correspondente (METAXAS; SCHEIBLING, 1993).

Uma revisão da literatura anterior resumiu informações sobre comunidades de poças de maré comparando seus processos de estruturação com os já demonstrados para substratos rochosos emergentes (METAXAS; SCHEIBLING, 1993). Nessa revisão os autores afirmaram que poças de maré têm sido menos estudadas do que os substratos emergentes. Desde então, o conhecimento de piscinas de rochas se expandiu através de investigações realizadas em várias regiões do globo (por exemplo, BERTOCCI *et al.*, 2012; SEGOVIA-RIVERA; VALDIVIA, 2016; BEZERRA *et al.*, 2017), compreendendo diferentes escalas (por exemplo, BRENDONCK *et al.*, 2015) e níveis organizacionais (por exemplo, PAJUNEN; PAJUNEN, 2007; ALTERMATT *et al.*, 2009). Apesar do aumento de publicações sobre esses sistemas, nenhuma síntese quali-quantitativa foi publicada até o momento. Considerando o desenvolvimento da pesquisa sobre poças de maré nas últimas décadas, a sistematização dessas informações poderia atualizar a visão geral e promover a formulação de novas hipóteses de trabalho.

Entre as diversas hipóteses de trabalho sobre esses sistemas, destacam-se aquelas que visam explicar a relação entre parâmetros ambientais e padrões de biodiversidade. Organismos

que habitam poças de maré não enfrentem emersão, entretanto, durante as marés baixas estão sujeitos a variação de parâmetros ambientais, como temperatura, salinidade, oxigênio e dióxido de carbono (GANNING, 1971; METAXAS; SCHEIBLING, 1993; LEGRAND *et al.*, 2018). Poças mais distantes do oceano são expostas a períodos mais longos de emersão e, portanto, experimentam maior variabilidade das condições ambientais (HUGGETT; GRIFFITHS, 1986; MARTINS *et al.*, 2007). Da mesma forma, poças menores experimentam condições ambientais mais extremas porque um volume menor de água é mais suscetível a tais flutuações (BENNETT; GRIFFITHS, 1984; MARTINS *et al.*, 2007). Assim, a distância poça-oceano e a dimensão da poça parecem influenciar sua composição biológica (MARTINS *et al.*, 2007).

A composição biológica desses sistemas resulta da variação concomitante de diversos parâmetros ambientais. Considerando a inerente relação entre a fauna associada e o substrato das poças (SOUZA; MATTHEWS-CASCON, 2019), acreditamos que a heterogeneidade do substrato e a composição textural do sedimento também influenciarão a variação da biodiversidade nesses sistemas.

Além de parâmetros ambientais que variam em escala local, como distância poça-oceano, dimensão da poça e características do substrato, os padrões de biodiversidade podem ser explicados pela variação em macro escala. O modo como os padrões se manifestam e a sua relevância dependem da escala espacial em que são observados (WIENS, 1989; CHAVE, 2013). Estudos anteriores mostraram que a distribuição das assembleias de peixes (GODINHO; LOTUFO, 2010) e moluscos (SOUZA; MATTHEWS-CASCON, 2019) parece ser melhor explicada pela variação em escala regional do que local. Dessa forma, a distância geográfica parece ser um preditor explicativo relevante para a biodiversidade em poças de maré.

Estudos que abordam padrões de biodiversidade em poças de maré são, predominantemente, pesquisas sobre a ictiofauna (DAVIS, 2000; MEAGER *et al.*, 2005; CUNHA *et al.*, 2008; GODINHO; LOTUFO, 2010; CHARGULAF *et al.*, 2011; MACHADO *et al.*, 2015; LOBATO *et al.*, 2016; BEZERRA *et al.*, 2017), havendo poucas publicações sobre moluscos (UNDERWOOD, 1976; BREVES; MORAES, 2014; SOUZA; MATTHEWS-CASCON, 2019). Moluscos caracterizam um grupo diverso e abundante entre os organismos que compõem assembleias associadas a poças de maré (PONDER; LINDBERG, 2008). Por esta razão, este estudo utilizou espécies marinhas de moluscos para estudar os padrões de biodiversidade nesses sistemas.

A maioria das investigações sobre poças de maré investigou assembleias de peixes e foi conduzida em sistemas temperados no Atlântico Norte (SOUZA; MATTHEWS-CASCON,

2019). Portanto, essa tese contribui para a pesquisa ecológica sobre poças de maré, descrevendo aspectos do funcionamento das assembleias de moluscos associadas a poças em recifes de arenito tropicais. Aqui são discutidos o estado do conhecimento da ecologia de poças de maré, os padrões de variação local e regional e os principais preditores explicativos em fina e macro escala de observação.

1. OBJETIVOS

1.1 Objetivo geral

- Estudar padrões ecológicos das assembleias de poças de maré.

1.2 Objetivos específicos

- Identificar lacunas do conhecimento na pesquisa sobre ecologia de poças de maré.
- Investigar a variação das assembleias de moluscos de poças de maré entre três diferentes recifes de arenito em função de características morfométricas das poças.
- Avaliar padrões de biodiversidade das assembleias de moluscos em fina e macro escala identificando as principais espécies e variáveis preditoras responsáveis por esses padrões.

2. HIPÓTESES CIENTÍFICAS

Neste capítulo investigamos uma hipótese científica e propusemos uma pergunta de trabalho:

- a) Hipótese: poças de maré continuam sendo menos estudadas do que substratos rochosos emergentes.
- b) Pergunta: quais as lacunas do conhecimento sobre ecologia de poças de maré na literatura científica publicada nos últimos 25 anos?

Capítulo 2 - Molluscan assemblages in rock pools on sandstone reefs: local and between pools variability

- a) Poças mais próximas ao oceano apresentam maior riqueza e diversidade.
- b) Poças maiores apresentam maior riqueza e diversidade.
- c) Existe variação de riqueza, diversidade e uniformidade de Pielou de assembleias em recifes distintos.

Capítulo 3 - Processos estruturadores das assembleias de moluscos em poças de maré em recifes de arenito tropicais


- a) Índice de heterogeneidade ambiental e composição textural do sedimento influenciarão a variação das assembleias (composição taxonômica e diversidade beta) em fina escala observacional.
- b) A distância geográfica será um preditor explicativo para a variação em macro escala.

REFERÊNCIAS

ALTERMATT, F.; PAJUNEN, V. I.; EBERT, D. Desiccation of rock pool habitats and its influence on population persistence in a *Daphnia* metacommunity. **PLoS ONE**, v. 4, n. 3, 2009.

- BENNETT, B. A.; GRIFFITHS, C. L. Factors affecting the distribution, abundance and diversity of rock-pool fishes on the Cape Peninsula, South Africa. **South African Journal of Zoology**, v. 19, n. 2, p. 97–104, 1984.
- BERTOCCI, I. et al. Benthic assemblages of rock pools in northern Portugal: seasonal and between-pool variability. **Scientia Marina**, v. 76, p. 781–789, 2012.
- BEZERRA, L. A. V. et al. Fish diversity in tidepools: assembling effects of environmental heterogeneity. **Environmental Biology of Fishes**, v. 100, n. 5, p. 551–563, 2017.
- BRENDONCK, L. et al. Hydrological stability drives both local and regional diversity patterns in rock pool metacommunities. **Oikos**, v. 124, n. 6, p. 741–749, 2015.
- BRENDONCK, L. et al. Invertebrates in Rock Pools. In: _____. **Invertebrates in freshwater wetlands: An international perspective on their ecology**. p. 25–53.
- BREVES, A.; MORAES, F. C. Rock pool malacofauna from a Marine Protected Area in Rio de Janeiro (Brazil). **Strombus**, v. 21, p. 1–9, 2014.
- CHARGULAF, C. A.; TOWNSEND, Kathy A.; TIBBETTS, I. R. Community structure of soft sediment pool fishes in Moreton Bay, Australia. **Journal of Fish Biology**, v. 78, n. 2, p. 479–494, 2011.
- CHAVE, Jérôme. The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years?. **Ecology letters**, v. 16, p. 4–16, 2013.
- CUNHA, E. A. et al. Comparative analysis of tidepool fish species composition on tropical coastal rocky reefs at State of Ceará, Brazil. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 98, n. 3, p. 379–390, 2008.
- DAVIS, J. L. D. Changes in a tidepool fish assemblage on two scales of environmental variation: Seasonal and El Niño Southern Oscillation. **Limnology and Oceanography**, v. 45, n. 6, p. 1368–1379, 2000.
- GANNING, B. Studies on chemical, physical and biological conditions in Swedish rockpool ecosystems. **Ophelia**, v. 9, n. 1, p. 51–105, 1971.
- GODINHO, W. O.; LOTUFO, T. M. C. Local v. microhabitat influences on the fish fauna of tidal pools in north-east Brazil. **Journal of Fish Biology**, v. 76, n. 3, p. 487–501, 2010.
- HUGGETT, J.; GRIFFITHS, C. L. Some relationships between elevation, physico-chemical variables and biota of intertidal rock pools. **Marine Ecology Progress Series**, v. 29, p. 189–197, 1986.
- LEGRAND, E. et al. Ecological characterization of intertidal rockpools: Seasonal and diurnal monitoring of physico-chemical parameters. **Regional Studies in Marine Science**, v. 17, p. 1–10, 2018.
- LOBATO, C. M. C.; SOARES, B. E.; BEGOT, T. O. R.; DE ASSIS MONTAG, L. F. Tidal pools as habitat for juveniles of the goliath grouper *Epinephelus itajara* (Lichtenstein 1822) in the Amazonian coastal zone, Brazil. **Natureza & Conservação**, v. 14, n. 1, p. 20–23, 2016.

- MACHADO, F. S. et al. Checklist of tidepool fishes from Jericoacoara National Park, southwestern Atlantic, with additional ecological information. **Biota Neotropica**, v. 15, n. 1, p. 1–9, 2015.
- MARTINS, G. M. et al. Community structure and functioning in intertidal rock pools: Effects of pool size and shore height at different successional stages. **Marine Ecology Progress Series**, v. 329, p. 43–55, 2007.
- MEAGER, J. J.; WILLIAMSON, I.; KING, C. R. Factors affecting the distribution, abundance and diversity of fishes of small, soft-substrata tidal pools within Moreton Bay, Australia. **Hydrobiologia**, v. 537, n. 1–3, p. 71–80, 2005.
- METAXAS, A.; SCHEIBLING, R. E. Community structure and organization of tidepools. **Marine Ecology Progress Series**, v. 98, p. 187–198, 1993.
- MORRIS, S.; TAYLOR, A. C. Diurnal and seasonal variation in physico-chemical conditions within intertidal rock pools. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 17, n. 3, p. 339–355, 1983.
- PAJUNEN, V. I.; PAJUNEN, I. Habitat characteristics contributing to local occupancy and habitat use in rock pool *Daphnia* metapopulations. **Hydrobiologia**, v. 592, p. 291–302, 2007.
- PONDER, W.; LINDBERG, D. R. Molluscan evolution and phylogeny: an introduction. In: _____. **Phylogeny and Evolution of the Mollusca**. California: University of California Press, 2008. cap. 1, p. 1–17.
- SEGOVIA-RIVERA, V.; VALDIVIA, N. Independent effects of grazing and tide pool habitats on the early colonisation of an intertidal community on western Antarctic Peninsula. **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 89, p. 1–9, 2016.
- SOUZA, S. M. A. R.; MATTHEWS-CASCON, H. Molluscan Assemblages in Rock Pools on Sandstone Reefs: Local and between Pools Variability. **Journal of Shellfish Research**, v. 38, n. 1, p. 201–208, 2019.
- UNDERWOOD, A. J. Analysis of patterns of dispersion of intertidal prosobranch gastropods in relation to macroalgae and rock-pools. **Oecologia**, v. 25, n. 2, p. 145–154, 1976.
- WIENS, John A. Spatial scaling in ecology. **Functional ecology**, v. 3, n. 4, p. 385–397, 1989.



CAPÍTULO 1 - Current status of rock pool ecological research: a systematic review

Neste capítulo investigamos o estado do conhecimento sobre a ecologia de poças de maré. Analisamos quali-quantitativamente a literatura publicada nos últimos 25 anos e identificamos os principais avanços e lacunas na pesquisa científica sobre o tema.

CURRENT STATUS OF ROCK POOL ECOLOGICAL RESEARCH: A SYSTEMATIC REVIEW

Shayanna M. A. R. Souza* and Helena Matthews-Cascon

**Laboratório de Invertebrados Marinhos do Ceará, Departamento de Biologia,
Universidade Federal do Ceará, 60455-760, Fortaleza/CE, Brazil**

ABSTRACT: Despite the increase of publications on rock pool ecology in recent decades, no qualitative and quantitative synthesis has been published to date. Here we provide a systematic review of rock pool ecology in which we highlight knowledge gaps and describe an overview. We conducted two bibliographic searches: one to check if rock pools remain less studied than emergent substrata and another to extract qualitative and quantitative information on rock pool ecological research over the past 25 years. From a systematic search, 79 articles were selected to quantify works on rock pools and emergent substrata and 102 to form a quali-quantitative synthesis of ecological aspects. The results revealed that rock pools are still less studied than emergent substrata. The ecological knowledge of rock pool ecology comprises observational research conducted by destructive collection methods. Most of these works were conducted in marine rock pools in the northern temperate ocean and were studies on the structure and distribution of biotic assemblages. The most studied aspects were the influence of pool size, temperature, salinity, and substrata on the ichthyofauna. Scientific literature on the topic is sparse in the biogeographic realms of the Southern Ocean, Central Indo-Pacific, and Eastern Indo-Pacific. Records on estuarine rock pools and phytoplankton studies are also incipient. Rock pool ecological research faces similar challenges to other fields of modern ecology, such as problems with scale and performing large-scale studies. Research of this nature should be encouraged, as well as the systematisation of secondary data, an essential tool to identifying global trends.

KEY WORDS: Intertidal ecology. Microhabitat. Meta-analysis. Assemblage. Community structure. Tidepool.

1. INTRODUCTION

Rock pools are irregular depressions that can occur in rocky matrices consisting mainly of sandstone, limestone, and granite (GANNING, 1971; BRENDONCK *et al.*, 2016). As a result of water trapping, rock pools provide unique conditions compared to emergent substrata because they are not subject to flooding and desiccation cycles (METAXAS; SCHEIBLING, 1993). However, rock pools experience greater fluctuations in physical variables when compared to permanently submerged environments (MORRIS; TAYLOR, 1983; METAXAS; SCHEIBLING, 1993). It is possible to say that rock pools represent an intermediate habitat between emergent substrata and those under constant submersion in the subtidal zone (METAXAS; SCHEIBLING, 1993). In the intertidal zone, rock pools retain seawater and harbour communities of marine organisms. Further up the rock platform, rainfall input becomes a more important source of water than saltwater spray, resulting in brackish water habitats and, further inland, freshwater habitats (GANNING, 1971; BRENDONCK *et al.*, 2016). Both habitats represent environments with similar conditions in which the factors that regulate the structure and functioning of communities operate correspondingly (METAXAS; SCHEIBLING, 1993).

Although rock pools are considered less studied than the emergent substrata, investigations into physical-chemical and biological processes (e.g. BENEDETTI-CECCHI *et al.*, 2000; LEGRAND *et al.*, 2018), trophic networks (e.g. NIELSEN, 2001; TRUSSELL *et al.*, 2004), distribution patterns (e.g. ARAKAKI *et al.*, 2014; BRENDONCK *et al.*, 2015), and community structure (e.g. BERTOCCI *et al.*, 2012; MURASE, 2013) have been performed. An earlier review summarised information about rock pool communities by comparing their structuring processes with those already demonstrated for emergent substrata (METAXAS; SCHEIBLING, 1993). Since then, knowledge of rock pools has expanded through investigations executed in various regions of the globe (e.g. BERTOCCI *et al.*, 2012; Segovia-Rivera; Valdivia, 2016; Bezerra *et al.*, 2017), comprising different scales (e.g. BRENDONCK *et al.*, 2015) and organisational levels (e.g. PAJUNEN; PAJUNEN, 2007; ALTERMATT *et al.*, 2009). Despite the increase of publications on these systems, no quali-quantitative synthesis has been published to date. Systematic reviews are effective tools for synthesising evidence as they are empirical methods based on previously established protocol (LIBERATI *et al.*, 2009;

SJOBERG, 2014). Considering the development of rock pool research in recent decades, systematising this information could update the overview and promote the formulation of new working hypotheses.

The purpose of this review is to define the status quo of rock pool ecological research in recent decades. Our motivation is to establish a general context and to identify the largest gaps to be filled by future research. To that aim, we address the following specific objectives: (i) verify whether rock pools remain less studied than emergent substrata, (ii) review the scientific literature available on the topic and analyse the coverage of that published knowledge in the last 25 years, and (iii) identify the main advances and gaps in rock pool ecological research. We address these issues by conducting two parallel bibliographic searches: one to estimate the proportion of studies on rock pools and emergent substrata and another to extract quali-quantitative information on ecological aspects.

In this paper, we provide a systematic review of the scientific literature related to rock pool ecology. First, we present the data structure followed in this analysis. Second, we describe and analyse the published papers and case studies under multiple perspectives (e.g. temporal trends, geographic distribution, ecological domains, scale, structuring processes, and main focus). Finally, we identify the major advances and current knowledge gaps and provide an overview of the content published on the topic over the last 25 years. In the supplementary material, we make available in a flow diagram the methodology and selection processes used in this systematic review.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1 Literature Search

This systematic review follows the Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses (PRISMA) statement as a guide (MOHER *et al.*, 2009). The bibliographic search was performed with the Web of Science, Science Direct, and Google Scholar engines. Two parallel surveys, using identical methods, were performed. In survey 1, we checked if rock pools remain less studied than emergent substrata, while in survey 2, we extracted qualitative

and quantitative information to draw a detailed picture of rock pool ecological research over the past 25 years.

In survey 1, eligibility criteria included any paper or review published between 1993 and the cut-off date, 01/12/2018, with the following terms in the title: 'rocky' and 'intertidal' and 'community'. The results summed up 184 papers that, without duplicates, became 117 papers. In survey 2, we considered any articles or reviews between 1993 and the cut-off date, 01/12/2018, with the following terms in the title: 'tidepool' or 'rockpool', 'tide' and 'pool', 'tidal' and 'pool', and 'rock' and 'pool'. The results summed up 778 papers that, without duplicates, became 426 papers.

The selection was conducted by the authors of this paper based on information contained in the selected articles. In many cases, reading the abstract provided sufficient information for classifying the article. In other cases, the full reading of the text was performed. To ensure a high degree of consistency, the search and selection processes were performed by the same author and subsequently verified by the other author. In addition, all the criteria of the search and selection process were explicit in the text of the articles evaluated.

2.2 Selection Criteria

Grey literature (literature not formally published) and non-English publications were omitted from this review. The full text of the 117 articles selected in survey 1 were read to determine which intertidal rocky environments (rock pools and/or emergent substrata) were investigated in each work. At the end of this analysis, 79 articles remained, and 38 articles were excluded because of the following reasons:

- The article was not formally published (25 articles).
- The full text was not available in English (12 articles).
- The article was not related to the topic (one article).

In survey 2, papers that only mentioned search terms without addressing the topic were also excluded. Since the scope of this systematic review was to define the status quo of rock pool ecology research, our search focussed on articles in which the research was framed explicitly to investigate biotic and abiotic factors in rock pools, describing and/or relating them to each other. Papers dealing with the search terms from the perspective of other research areas (e.g. engineering, archaeology, and computing) were considered unrelated to the topic and,

therefore, were excluded. Studies on permanently connected rock pools (with each other, with the ocean, or with adjacent water bodies) and artificial pools were also excluded. The rock pools considered in this review are described as naturally eroded depressions in rocky matrices, which, due to the trapping of water bodies, harbour biological communities (GANNING, 1971; BRENDONCK *et al.*, 2016). Therefore, after screening the abstracts of the 426 selected articles, articles were excluded because of the following reasons:

- The article was not formally published (94 articles).
- The article mentioned the search terms without addressing the topic (95 articles).
- The article was not related to the topic (58 articles).
- The research in the article was performed on artificial rock pools (44 articles).

At this stage, more than 50% of the original articles were excluded (291 articles). Articles that investigated the proposed theme and those whose content was not clear only by reading the abstract were retained for the second stage of the analysis. The remaining 135 documents were included in the study for full-text reading and further analysis. In this second selection process, the exclusion criteria were the same as those listed above. Papers (33) were excluded when:

- The full text was not available in English (7 articles).
- The article mentioned the search terms without addressing the topic (8 articles).
- The article was not related to the topic (10 articles).
- The research in the article was performed on artificial rock pools (8 articles).

2.3 Data Collection

With the final selection, 79 studies were kept to quantify the works on rock pools and emergent substrata (survey 1) and 102 studies for the qualitative and quantitative synthesis of ecological features (survey 2).

Data extraction was performed by reading the articles and selecting and recording information in previously built spreadsheets. To set the proportion of works performed in each environment (survey 1), we quantified how many works collected data on rock pools, emergent substrata, or both. For synthesis of the ecological features (survey 2), information on the general characteristics of the paper and on the investigated variables were collected. In particular, the following features were extracted:

- Year of publication.
- Sampling method - destructive, non-destructive.
- Type of research - experimental, observational.
- Study site - country and geographical coordinates.
- Biogeographic classification.
- Type of study area: marine, estuarine, freshwater.
- Organisms investigated.
- Ecological domain: species, assemblage, population, metapopulation, community, metacommunity.
- Topic research.
- Temporal and spatial scales.
- Explanatory and response variables.
- Structuring processes.

2.4 Article characterisation - quali-quantitative synthesis of the ecological features of rock pools

We classified the type of research as experimental or observational. An article was classified as experimental if an experiment was conducted in the laboratory, or if a field study included some kind of treatment or manipulation of the natural environment (CARMEL *et al.*, 2013). Studies in which the main activity was the measurement of ecological phenomena were considered observational (CARMEL *et al.*, 2013).

Many works had investigated more than one site, so the geographic coordinates recorded were for each one of the points studied. These sites were classified according to geographical regions defined by the main latitude circles. For this classification, the tropical zone was considered the region between the Tropic of Cancer (23°27' N) and the Tropic of Capricorn (23°27' S). The temperate zone included the northern temperate zone, situated between the Tropic of Cancer and the Arctic Circle (66°33' N), and the southern temperate zone, situated between the Tropic of Capricorn and the Antarctic Circle (66°33' S). The polar zone included the Arctic polar zone, north of the Arctic polar circle, and the Antarctic polar zone, south of the Antarctic polar circle.

Each study site was also categorised according to biogeographic classification. Studies in coastal regions were labelled according to the following marine biogeographic realms:

Arctic, Temperate Northern Atlantic, Temperate Northern Pacific, Tropical Atlantic, Western Indo-Pacific, Central Indo-Pacific, Eastern Indo-Pacific, Tropical Eastern Pacific, Temperate South America, Temperate Southern Africa, Temperate Australasia, and Southern Ocean (SPALDING *et al.*, 2007). Studies in continental regions were labelled according to the following terrestrial biogeographic realms: Nearctic, Palaeartic, Oceania, Neotropic, Afrotropic, Indo-Malay, Australasia, and Antarctic (OLSON *et al.*, 2006).

The topics researched were classified into the following fields: demography, physiology, distribution, behaviour, evolution, grazing, predation, mutualism, parasitism, competition, biodiversity, structure, trophic network, climate, vegetation dynamics, biomass, productivity, biogeochemistry, scale, and statistics (adapted from Carmel *et al.*, 2013). Characterisation was based on up to three topics per article (CARMEL *et al.*, 2013) and these topics were explicitly described in the text.

The spatial scale was classified according to the maximum distance between points sampled in each study. The studies were classified into small scale (<100 m distance between points), scale of the site (points separated by 100s to 1,000s of metres), scale of the location (10s to 100s of kilometres), and regional scale (more than 1,000 km apart) (FRASCHETTI *et al.*, 2005).

Structuring processes were the exploratory variables that, according to the results presented in the reviewed articles, influenced the investigated response variables.

2.5 Data Analysis

The assumptions of normality and homogeneity of variance were verified by the Shapiro-Wilk and Levene tests, respectively. When necessary, the data was transformed to $\log(x + 1)$. The frequencies of works performed in rock pools and emergent substrata were compared using Fisher's exact test. Analysis of variance (ANOVA) was performed to compare the time trends of sampling techniques (destructive versus non-destructive) and types of research (experimental versus observational). The frequency of research topics, exploratory variables, response variables, and structuring processes were also analysed using Fisher's exact test. All statistical tests were performed using R version 3.6.1 software (R Development Core Team, Vienna, Austria) (R CORE TEAM, 2019).

3. RESULTS

About 20% of intertidal community surveys studied rock pools and 95% examined rocky emergent substrata ($P < 0.001$, Fisher's exact test).

The number of publications on rock pool ecology increased between 1993 and 2014, with a reduction of studies on the topic in the last four years (2015–2018). The highest number of studies was registered in 2014, and the lowest in 1993. From 1993 to 2018, the average publication rate was 3.9 papers per year (Figure 1).

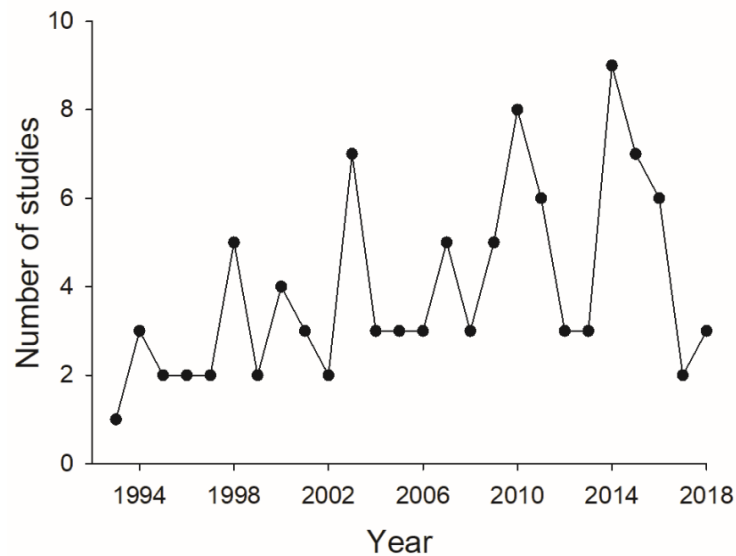


Figure. 1. Number of publications per year. The survey covers from 1 January 1993 until the cut-off date, 1 December 2018

Throughout the evaluated period, 64% of the selected studies used destructive sampling techniques and 36% employed non-destructive techniques. The average rate of publication of destructive studies was 2.4 studies per year and that of non-destructive studies 1.3 studies per year (Figure 2). The difference between the groups was significant (ANOVA, $F_{1,50} = 8.74$, $p = 0.004$). The first studies to employ non-destructive techniques were recorded in 1998. The most used collection method among the selected studies was hand netting, used in 37% of destructive studies and 46% of non-destructive studies.

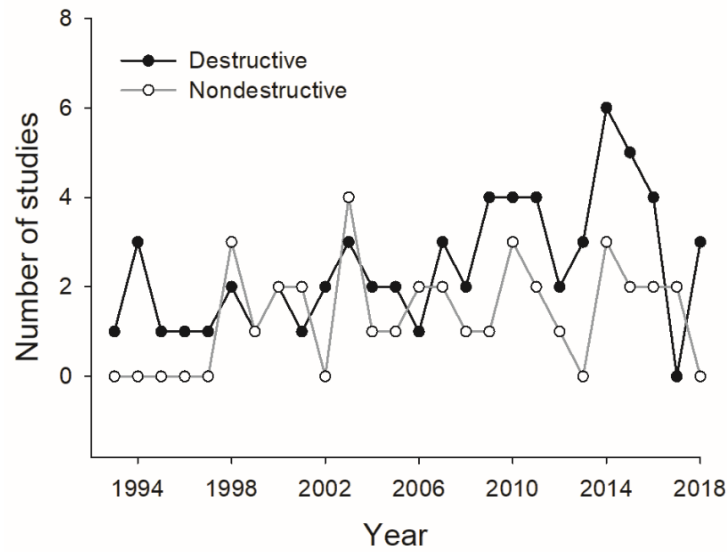


Figure. 2. Studies based on destructive and non-destructive sampling methods per year

Observational studies accounted for 68% of the total, with an average rate of 2.5 articles published per year. The total percentage of experimental studies was 32%, with an average annual rate of 1.2 articles (Figure 3). The difference between the groups was significant (ANOVA, $F_{1,50} = 11.97$, $p = 0.001$).

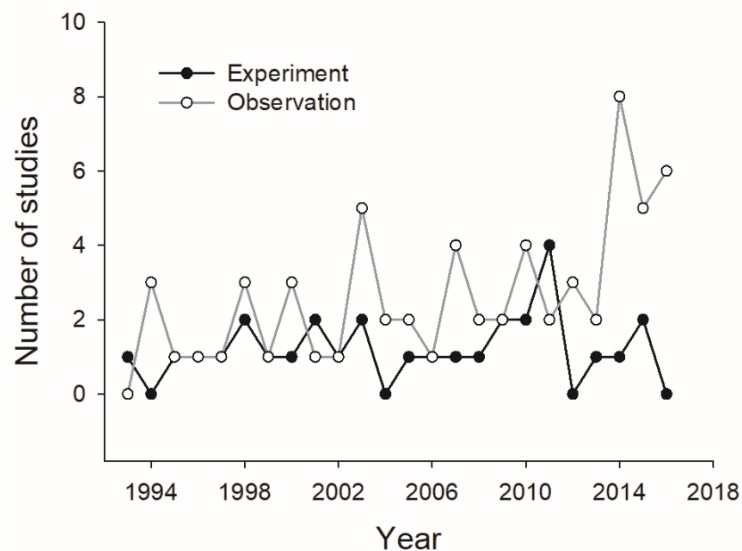


Figure. 3. Number of publications based on experimental and observational studies per year

The 102 papers examined for qualitative and quantitative synthesis were conducted in 25 countries within which 164 different sites were evaluated by their authors. Of these sites, 126 were in temperate zones, 37 in tropical zones, and one in polar zones (Figure 4).

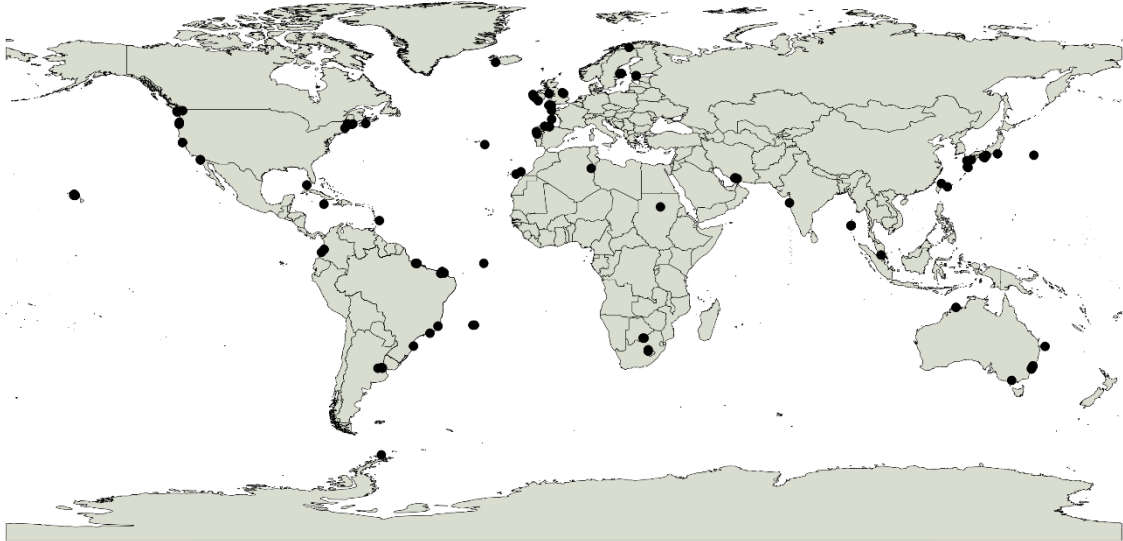


Figure. 4. Global distribution of 164 sites sampled in 102 reviewed articles

Most of these works (35%) were performed in the Temperate Northern Atlantic and 19% in the Temperate Northern Pacific. The smallest number of rock pool studies were recorded in the biogeographic realms of the Southern Ocean, Central Indo-Pacific, and Eastern Indo-Pacific, with only one paper recorded for each region. Works conducted in the continental region (~ 7%) correspond to studies in freshwater rock pools. Of these studies, three were performed in South Africa, two in Australia, one in Botswana, and one in Zimbabwe (Table 1).

Table 1. Number of studies published by ocean/continent and biogeographic realm. Studies in coastal regions were labelled according to marine biogeographic realms (SPALDING *et al.*, 2007), and studies in continental regions were labelled according to terrestrial biogeographic realms (OLSON *et al.*, 2006)

Ocean	Biogeographic realm	Number of studies
Antarctic Ocean	Southern Ocean	1
Atlantic Ocean	Temperate Northern Atlantic	36
	Tropical Atlantic	15
	Temperate South America	2

Indian Ocean	Western Indo-Pacific	4
	Central Indo-Pacific	1
Pacific Ocean	Temperate Northern Pacific	20
	Temperate Australasia	12
	Tropical Eastern Pacific	3
	Eastern Indo-Pacific	1

Continent	Biogeographic realm	Number of studies
Africa	Afrotropic	5
Oceania	Australasia	2

The most investigated area of study was the marine environment (82%). Freshwater environments were examined in 12% of the cases, while the estuarine environment was the focus of 6% of the articles. Among the studies performed in marine rock pools, 47% were on ichthyofauna. The least studied group in marine rock pools was zooplankton (14%). Studies on phytoplankton in rock pools have only been identified in freshwater systems. However, no studies on ichthyofauna have been recorded in this type of environment. Among studies in freshwater rock pools, 43% were on macroinvertebrates. The least studied group was macroalgae, examined in 7% of cases. No studies on phytoplankton and macroalgae were recorded in estuarine rock pools. In these environments, 57% of the articles were on macroinvertebrates, with ichthyofauna being the least investigated group (14%) (Figure 5).

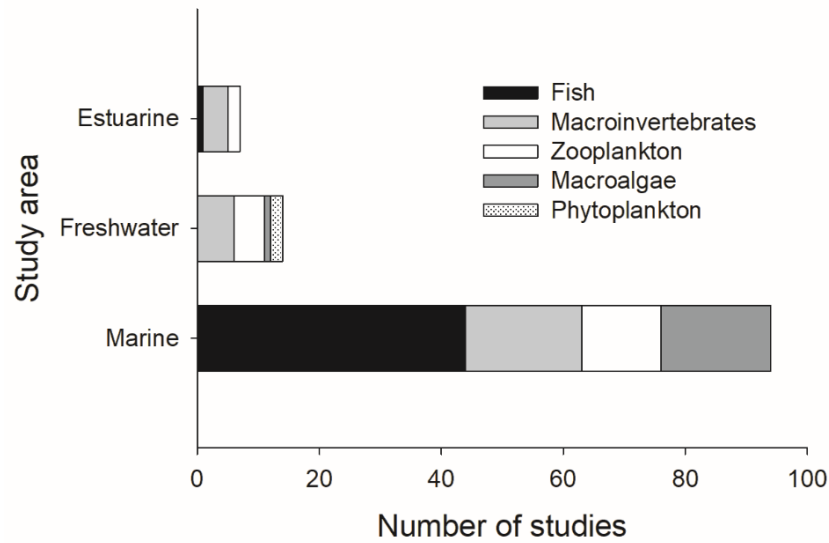


Figure. 5. Number of papers per type of environment analysed and biological groups studied in each of them

The major ecological domain among the selected articles was assemblage (38%), followed by community (25%) and population (23%). Only 3% investigated metapopulations and single species, and 2% investigated metacommunities. The remaining 6% of the studies did not mention the ecological domain investigated (Figure 6).

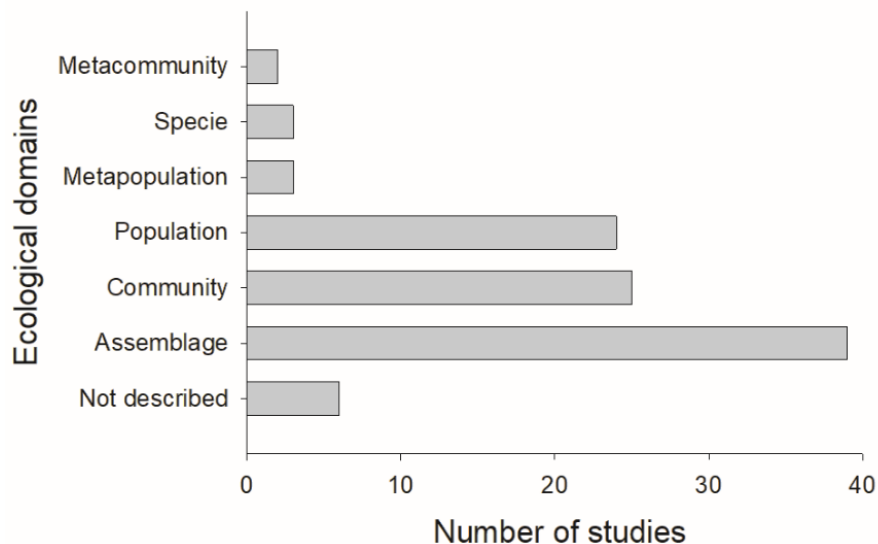


Figure. 6. Number of publications by ecological domain. Item 'Not described' includes works in which the authors refer to functional groups or gene *locus*

The most frequent research topics were structure (26%), distribution (20%), demography (14%), and biodiversity (12%) (Figure 7). Among these, 55% of the studies on structure, 57% on distribution, and 67% on biodiversity assessed the assemblage domain, and 67% of demographic studies were conducted at the population level ($P < 0.001$, Fisher's exact test).

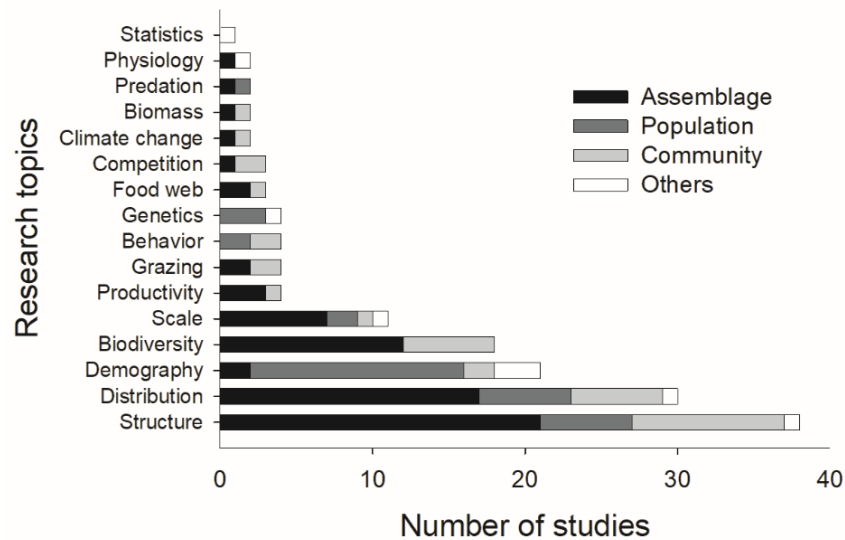


Figure. 7. Number of publications by research topic and their distribution among the main registered ecological domains. 'Others' includes works on single species, metapopulation, metacommunity, and domains not mentioned by the authors

Parameters of temporal variation were surveyed in 39% of the studies, spatial variation in 30%, and 25% of the studies dealt with spatial and temporal variation simultaneously. The remaining studies (6%) verified processes not related to spatiotemporal variation. Works on temporal or spatiotemporal variation totalled 65 articles. Of these, 48% performed timescale studies of up to one year, 18% between one and two years, and 15% adopted timescales between two and three years. Temporal variation in scales of days and hours was evaluated in 5% and 2% of the studies, respectively. The study on the larger timescale of observation was conducted over 25 years (Figure 8).

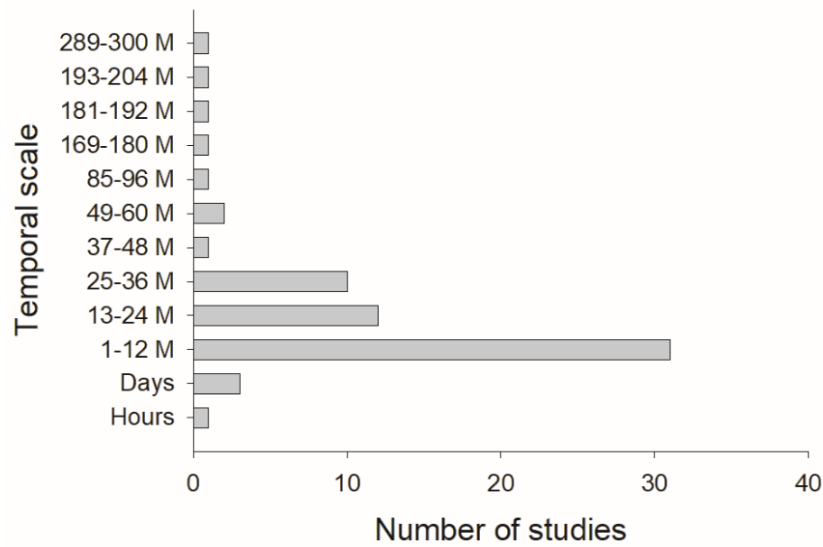


Figure. 8. Timescale adopted in the investigated studies. Temporal scale shown in Hours, Days, and Months (M)

Of a total of 102 papers, 40% were performed at the scale of the site, 35% at the scale of the location, 13% at a small scale, and 3% at a regional scale. About 9% of the papers did not describe the spatial scale on which the investigation was conducted (Figure 9).

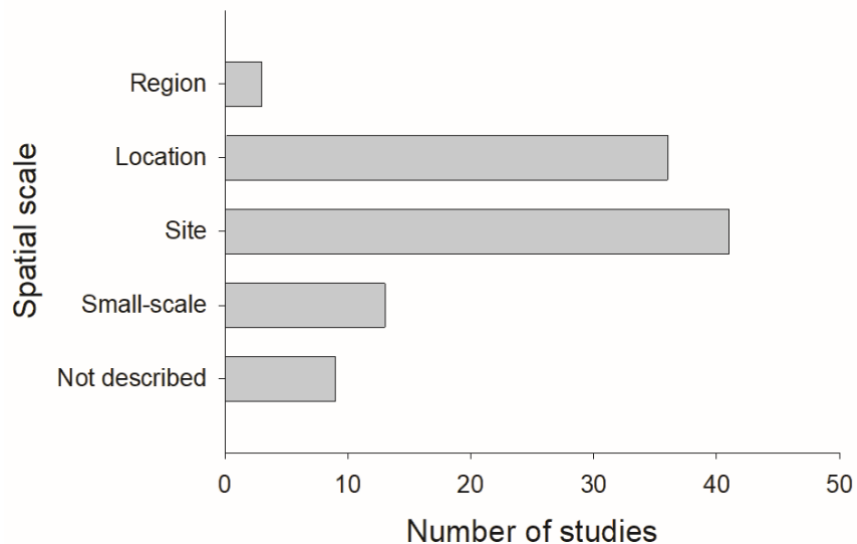


Figure. 9. Spatial scale addressed in the reviewed studies: Region: more than 1,000 kilometres apart between sampled points; Location: 10s to 100s of kilometres; Site: 100s to 1,000s of metres; Small scale: <100 metres (Frascchetti *et al.*, 2005); and Not described: scale not mentioned the by authors

Most of the reviewed studies investigated several exploratory variables and responses simultaneously. Here, the results are presented considering each variable separately. Time and space were not included in the analysis of exploratory variables and were treated separately. The most studied exploratory variables were pool size, temperature, salinity, and substrata (Table 2). Rock pool size was evaluated in 64% of the papers and was the most frequent variable in studies on fish (23%), macroalgae (19%), macroinvertebrates (19%), and zooplankton (27%) ($P < 0.001$, Fisher's exact test).

Table 2. Exploratory variables researched in the reviewed studies. The number of publications by biological group studied is shown. Some studies evaluated more than one biological group and several variables simultaneously and, therefore, were computed more than once

Exploratory Variables	Fish	Macroinvertebrates	Zooplankton	Macroalgae	Phytoplankton
Dimension	31	15	15	8	2
Temperature	23	11	7	8	1
Salinity	17	7	8	5	0
Substrate	23	5	2	2	0
Dissolved oxygen	10	7	3	3	1
pH	8	6	5	1	2
Nutrient	0	8	2	7	2
Intertidal height	8	1	1	2	0
Conductivity	1	3	3	0	2
Distance between pools	2	3	0	0	0
Precipitation	1	2	0	0	0
Watercolour	0	0	3	0	0
Other variables	8	8	4	7	0

The main response variables were abundance, richness, percentage cover, and Shannon diversity index (Table 3). The abundance was evaluated in 69% of the articles and was the most frequent response variable in studies on fish (27%), macroinvertebrates (24%), zooplankton (38%), and macroalgae (22%) ($P = 0.013$, Fisher's exact test).

Table 3. Response variables investigated in the reviewed papers. The number of publications by biological group studied is shown. Some studies evaluated more than one biological group and several variables simultaneously and, therefore, were computed more than once

Response variables	Fish	Macroinvertebrates	Zooplankton	Macroalgae	Phytoplankton
Abundance	35	16	14	12	2
Richness	33	11	4	11	2
Cover	7	9	1	10	0
Shannon	8	5	3	3	1
Density	7	5	3	1	1
Biomass	3	4	1	5	0
Body size	8	2	0	0	0
Pielou	5	3	0	2	0
Reproductive stages	2	4	2	1	0
Other diversity indices	4	3	0	1	0
Simpson	6	1	0	1	0
Genetic feature	0	0	5	1	0
Ocorrence	2	1	3	0	0
Other variables	8	4	1	6	0

No significant differences were identified between the processes governing structure and distribution of assemblages, communities, and populations in rock pools (Figure 10).

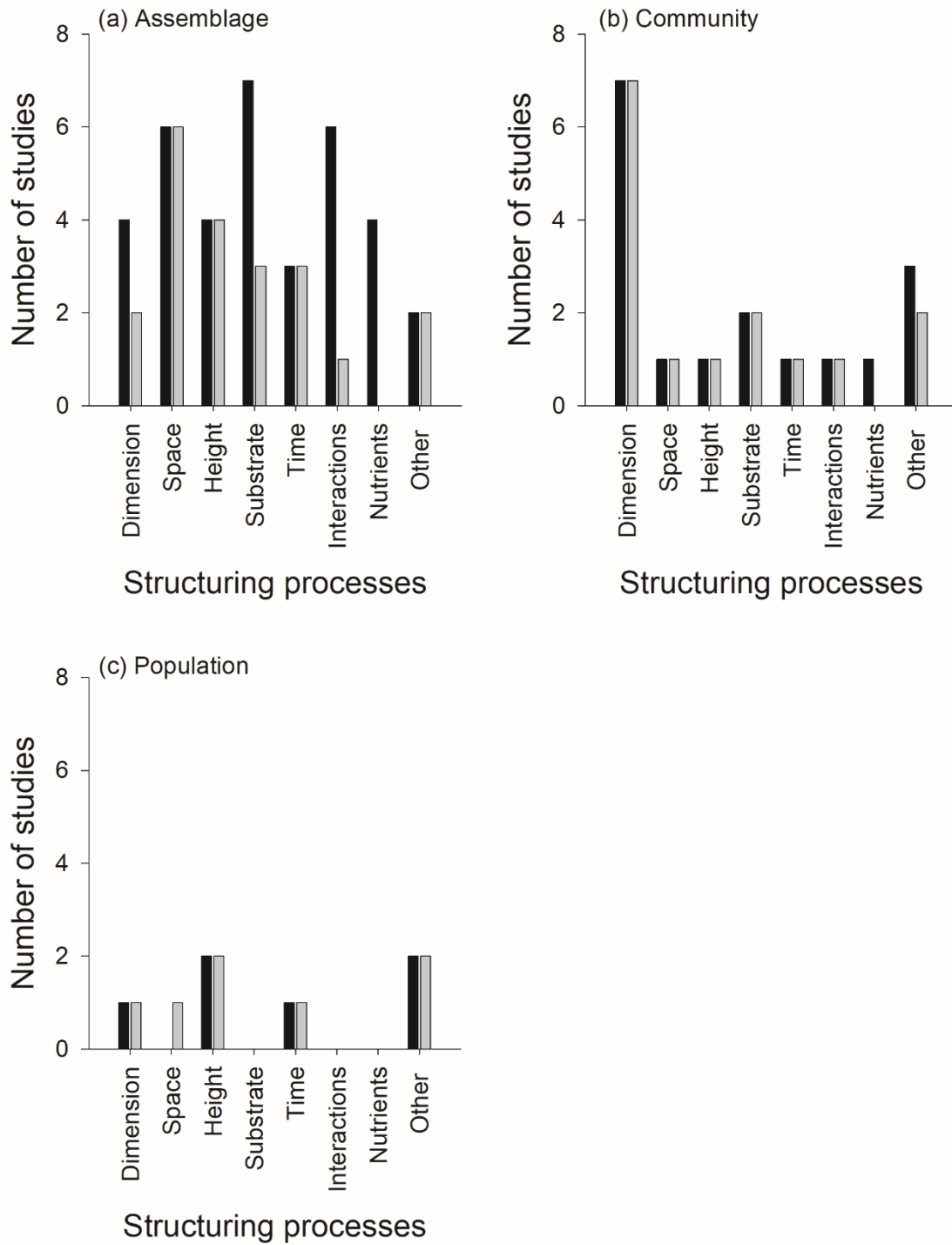


Figure 10. Processes regulating the structure (black bars) and distribution (grey bars) of the rock pool associated biota identified in the reviewed papers. Results described according to ecological domains: (a) assembly, (b) community, and (c) population

4. DISCUSSION

Few literature reviews about rock pools have been conducted to date and those already published are narrative reviews on the topic (METAXAS; SCHEIBLING, 1993; JOCQUE *et al.*, 2010). Metaxas and Scheibling (1993) summarised the previously available information on the community structure of tidal pools, comparing their regulating processes with those already demonstrated for emergent substrata. JOCQUE *et al.*, (2010) compiled information on freshwater rock pools on a global scale to summarise knowledge about biotic interactions in these systems. To the best of our knowledge, the present study is the first attempt to systematically survey qualitatively and quantitatively the ecological literature on rock pools. The results suggest that despite the increase in the number of publications observed over the years, rock pools remain less studied than emergent intertidal substrata, and the processes regulating their structure have not yet been fully clarified.

Most studies of rock pools used destructive sampling methods. The first studies to employ non-destructive techniques were recorded in 1998. Literature published until 1998 mostly researched small crustaceans (DYBDAHL, 1994; DYBDAHL, 1995; BENGTSSON; EBERT, 1998), juvenile recruitment (DELANY *et al.*, 1998), larval development (SCHUH; DIESEL, 1995), and macrobenthic communities (METAXAS *et al.*, 1994). These studies were focussed on very small organisms and such work would be impractical using non-destructive techniques. Some techniques were employed as both destructive and non-destructive methods, such as hand netting. This collection method was the most used among the reviewed papers. The non-destructive use of hand nets returns animals to the source pool (e.g. ARAKAKI; TOKESHI, 2006). Hand nets were the main method because most of the evaluated studies were about fish, in which this sampling method is very common. This method was also used for zooplankton collection (ÖSTMAN, 2011; LIAO *et al.*, 2015) and macroinvertebrates (SVENSSON, 1999; BRENDONCK *et al.*, 2015). Hand netting was generally associated with other methods such as anaesthetic use (CASTELLANOS-GALINDO *et al.*, 2014), the draining of pools (MURASE, 2013), and visual census (WHITE *et al.*, 2014). The combined use of hand netting with visual observation is considered less destructive than chemical or drainage methods and is appropriate for small and shallow tidal pools (ARAKAKI *et al.*, 2014). Another widely used non-destructive technique was the visual estimation of the coverage percentage. This method was employed in the sampling of macroalgae (MARTINS *et al.*, 2007) and

macroinvertebrates (BERTOCCI *et al.*, 2012). Although useful for non-destructively assessing abundance and biomass, this method does not consider morphological differences and therefore may be deficient to compare different taxa (MASTERSON *et al.*, 2008). Despite this limitation, non-destructive macroalgal sampling is the basis of many studies in the ecology of macroalgae (ARAUJO *et al.*, 2006). In addition, another non-destructive method employed is the Baited Remote Underwater Video (BRUV). Although BRUVs have become a popular technique in the study of ichthyofauna (MALLET; PELLETIER, 2014), only one of the selected studies applied this method. The use of BRUVs is a suitable alternative non-destructive method for assessing diversity and abundance in rocky reefs, particularly in large-scale studies (HARASTI *et al.*, 2016). Despite the development of non-destructive collection methods, rock pool research remains largely based on data from destructive techniques. Given the size of these systems and the organisms that occur in them, this practice remains necessary.

Ecological surveys in rock pools are predominantly observational, as in other fields of ecological research (CARMEL *et al.*, 2013). Observational and experimental research are recognised as the dominant tools of ecological research (UNDERWOOD, 2000; UNDERWOOD *et al.*, 2000). Until the late 20th century, theoretical-experimental approaches were at their zenith and intertidal environments represented the forefront of the development of ecological experimentation (UNDERWOOD, 2000; SAGARIN; PAUCHARD, 2010). At this time, basic observational natural history took a secondary role in the academic life sciences (SAGARIN; PAUCHARD, 2010). However, after the 1990s, several ecologists began to question the dominant focus on reductionist approaches to ecology (UNDERWOOD *et al.*, 2000; GREENE, 2005; SAGARIN; PAUCHARD, 2010). Although experimental manipulations are a crucial tool in intertidal ecology (UNDERWOOD, 2000), the description of patterns through observational studies is still widely practised in modern ecology (ESTES *et al.*, 2018). In addition to observational studies being precursors for experimental analysis (UNDERWOOD, 2000), experiments are often impractical and inferences must be made from observational data (SAGARIN; PAUCHARD, 2010). This occurs, for example, in studies where phenomena cannot be controlled experimentally or do not occur randomly (BUTSIC *et al.*, 2017). Current ecological problems are globally interconnected and influenced by human behaviour, so observational approaches have become a key scientific component for ecological understanding (SAGARIN; PAUCHARD, 2010). In addition, the development of technological tools capable of capturing and analysing large data sets provide features that do not depend on manipulated experiments (SAGARIN; PAUCHARD, 2010; BUTSIC *et al.*, 2017). Although

observational methods are generally used independently, combining observational and experimental manipulations can yield more consistent responses (HEWITT *et al.*, 2007; SAGARIN; PAUCHARD, 2010). Moreover, it has been demonstrated in other fields of modern ecology (SAGARIN; PAUCHARD, 2012; CARMEL *et al.*, 2013; BUTSIC *et al.*, 2017) that performing experimental manipulations is not the only way to understand the causal mechanisms. The fact that rock pool ecology is being built mostly from observational data is not a problem. The strength of this information depends on the questions undertaken, the sample design adopted, and the synchronisation in the use of experimental and observational methods. In addition, secondary data analysis can produce robust and unprecedented information on rock pool ecology from observational data.

Most of the studies in the selected papers were performed in the northern hemisphere, especially in the temperate Atlantic and Pacific regions. The larger number of studies conducted in temperate areas was probably unrelated to the environmental characteristics in these regions. This trend has also been observed in reviews of ecosystem services (LIQUETE *et al.*, 2013) and distribution ranges on rocky shores (FRASCHETTI *et al.*, 2005). Most of the studies identified in these reviews were conducted in the US or EU member states, and those performed in West Africa and Southeast Asia were executed by external researchers (LIQUETE *et al.*, 2013). Traditionally, scientific-technological capabilities are centred in the US, Western Europe, and Japan (NATIONAL SCIENCE BOARD, 2018). Although this scenario is becoming multipolar, with the scientific development of countries such as China, India, Korea, among others, the US continues to lead high-impact academic production (NATIONAL SCIENCE BOARD, 2018; SCIMAGO, 2019). This situation is especially worrying in developing countries, where research funding is uneven and is generally directed to addressing very specific issues (SAGARIN; PAUCHARD, 2010). In addition to the high investments in intellectual production in the developed world (NATIONAL SCIENCE BOARD, 2018), the fact that Scopus indexed journals are predominantly from Western Europe (48.9%) and North America (27.7%) (ERFANMANESH *et al.*, 2017; SCIMAGO 2019) represents a clear bias in the coverage of publications (ERFANMANESH *et al.*, 2017). The scenario identified in rock pool ecological research is consistent with that observed in other fields of scientific research. It is likely that the global pattern of rock pool studies surveyed revealed in our results is not a consequence of the natural characteristics of these systems. To draw a realistic global pattern, it is first necessary to clarify the gaps in local knowledge in less studied regions.

Marine rock pools are the most studied, and most of the research is on ichthyofauna. Marine rock pools are a richly structured component, conspicuous in the intertidal region (METAXAS; SCHEIBLING, 1993; WHITE *et al.*, 2014), and they act as microcosms of marine life in this region (MATTHEWS-CASCON; LOTUFO, 2006). These microcosms are extremely productive, containing a diverse range of plants, invertebrates, and fish (MARTINS *et al.*, 2007). Almost all species of coastal fish can, at some stage, use rock pools as a source of food, as a refuge, or as areas for growth and reproduction (DIAS *et al.*, 2016). Thus, marine rock pools represent a key habitat for sustaining the diversity of coastal ichthyofauna (WHITE *et al.*, 2014). Although freshwater rock pools have been cited as model systems for ecological and evolutionary research, the ecology of these environments remains poorly explored (JOCQUE *et al.*, 2010), as are estuarine pools, which were the least frequently studied in our surveys. Estuaries are land–sea transition systems that act as a temporary or permanent storage region for terrestrial and marine sediments (FLEMMING, 2011). The interaction between rivers and coastal oceans in a confined geological space confers variability in these environments, creating a complex and shifting landscape (MOYLE *et al.*, 2010). Therefore, the estuarine environment is not conducive to formation of stable rock pools, resulting in the low number of publications on estuarine rock pools. In addition, marine rock pools are more abundant and easily accessible, becoming more frequent objects of study.

Rock pool ecology is mostly a study of assemblage, and secondly of community. This result was based on the ecological domain mentioned by the authors in each paper, and, possibly, there is a bias caused by the subjective interpretation of the terms used. Due to the popularisation of the field of ecology, the use of terms such as ‘assemblage’ and ‘community’ has increased, but they are often misused and synonymised (FAUTH *et al.*, 1996; STROUD *et al.*, 2015). The perception of these concepts may vary with the researcher’s degree level and may, for example, differ between undergraduate students, graduate students, and professors (STROUD *et al.*, 2015). Indeed, terms used to describe ecological areas have changed over time (SHELFORD, 1931; SIMBERLOFF; DAYAN, 1991; BOOTH; SWANTON, 2002; FUKAMI, 2010). Even the concept traditionally described in textbooks (e.g. BEGON *et al.*, 2006) for the term ‘community’ as ‘a group of species occurring together in space and time’ is difficult to differentiate from assemblage. In some studies in this review (e.g. CASTELLANOS-GALINDO *et al.*, 2005; MURASE 2013), the terms ‘assemblage’ and ‘community’ were used to refer to the same ecological domain. Although the meaning of assemblage and community is set by the researcher, the standardisation of these terms would benefit ecology as a whole,

increasing the potential for future literature reviews and meta-analyses (FAUTH *et al.*, 1996; STROUD *et al.*, 2015). Nevertheless, most assemblage studies in this review considered the concept as a taxonomically related group of species populations occurring together in space (STROUD *et al.*, 2015).

Results of this study reveal that rock pool ecological research is focussed on local scale data. Observational domains in the other fields of modern ecology also have a narrow spatial dimension (ESTES *et al.*, 2018). The observational scale of ecosystems plays a critical role in understanding their structure and function (LEVIN, 1992; BORCARD *et al.*, 2004; POISOT *et al.*, 2015; ESTES *et al.*, 2018). The compositional variation is generated by various factors, and their relative importance varies between spatial scales (DECLERCK *et al.*, 2011). The influence of environmental variables on communities may differ in their range between different spatial scales (DECLERCK *et al.*, 2011; CHANG; MARSHALL, 2016). Thus, some variables vary in a small spatial scale and produce dissimilarity in relatively small areas (BORCARD *et al.*, 2004; CHANG; MARSHALL, 2016). Other variables reveal variations on a large spatial scale and the response of this variation can only be identified in large areas of study (BORCARD *et al.*, 2004). Although local ecological knowledge has little power to address causal mechanisms, it provides excellent historical observational insight (SAGARIN; PAUCHARD, 2010). Moreover, due to logistical and conceptual constraints, most ecological studies tend to be single-scale (SAGARIN; PAUCHARD, 2010). Regardless if large-scale processes are cited as the most significant in understanding variability in marine environments (KOTTA; WITMAN, 2009), patterns can be described through synthetic approaches, such as meta-analyses, which can generalise concepts that are first elucidated on a smaller scale (SAGARIN; PAUCHARD, 2010). Thus, understanding the biological functioning of rock pools in response to locally varying factors provides useful information on local variability. These results yield relevant information for building large databases and for synthetic approaches. Added to that, macroscale components can influence these systems, and large-scale studies can help to clarify structuring processes in rock pools (SOUZA; MATTHEWS-CASCON, 2019). Therefore, for a full understanding of ecological phenomena governing rock pools, studies on all observational scales should be encouraged, as well as multiscale studies and the synthesis of secondary data.

Rock pool ecological research is major form of small-scale temporal studies, and almost half of the reviewed papers were studies conducted for up to one year. Studies in other fields of modern ecology also reveal a short temporal dimension, lasting less than or equal to one year (ESTES *et al.*, 2018). Because of time constraints (due to programmes for grants and, in many

countries, doctorate programmes being modally about three to four years), it is quite uncommon to have experiments in the same habitat done several times (UNDERWOOD, 2000). Large-scale temporal studies provide important evidence on the overall validity of the results (ALTERMATT *et al.*, 2009). In this review, studies conducted over a 10-year timescale were characterised by semi-annual (PAJUNEN; PAJUNEN, 2003) or annual (PFISTER, 2006; ALTERMATT *et al.*, 2009) sampling. The relationship between longer study duration and longer sampling intervals reflects a cost exchange between sampling frequency and time duration, which is characteristic of field observations (ESTES *et al.*, 2018). Despite providing relevant information on long-term time dynamics, this compensation generates observational gaps (ESTES *et al.*, 2018). In addition to large-scale time constraints, spatial-temporal variability is often interactive, meaning that changes over time in one location are different from another (UNDERWOOD *et al.*, 2000, SANDEL; SMITH, 2009). Ecological patterns emerge from spatiotemporal domains, which may be coarser or thinner than structuring processes, meaning that multiscale investigations are essential for understanding ecological phenomena (SANDEL; SMITH, 2009). Although there is increased interest in understanding this field, the concept of scale has not yet been fully reached by ecologists (ESTES *et al.*, 2018), and the traditional problem of scale (LEVIN, 1992; GODFRAY; LAWTON, 2001) remains misunderstood. Since the variation of natural assemblages is unpredictable and occurs on a hierarchy of spatial and temporal scales (UNDERWOOD *et al.*, 2000), set patterns and predictions becomes a difficult goal. Research progress in rock pool ecology faces the same limitations as other fields of modern ecology. Added to the complexity inherent in these systems, several factors associated with spatial and temporal variability must be taken into account in the research sample design. Ideally, the association between spatiotemporal variability, spatial resolution (area of an individual spatial replica), and observational frequency would provide unprecedented and robust information on ecological knowledge (ESTES *et al.*, 2018). The development of new technologies and analytical methods has increased research capabilities, and these new skills will likely promote a better understanding of these issues (SAGARIN; PAUCHARD, 2010; ESTES *et al.*, 2018).

Even after 25 years of scientific research on rock pool ecology since the first published review (METAXAS; SCHEIBLING, 1993), the mechanisms governing the organisation of these systems remain not fully understood. Our results revealed that the most studied exploratory variables in these systems were pool size, temperature, salinity, and substrata. However, the data did not show which of these processes guide the structure and distribution

of the biota associated with rock pools in general. Although many of the reviewed studies found significant results identifying such processes, most of them investigated several variables simultaneously. When accessing the variables separately, the frequency with which each was identified as an influencing process was very similar. It is possible that conducting a meta-analysis based on a survey strategy aimed at answering this specific question will be sufficient to solve it.

The main advances in this field over the last 25 years include knowledge on the physical environment and ichthyofauna, as well as an understanding of the composition of assemblages in the scale of the site. Despite logistical difficulties in executing large-scale work, there are also publications of studies performed on multiple spatial scales using hierarchical design (CACABELOS *et al.*, 2013; BRENDONCK *et al.*, 2015) and regional latitudinal patterns (ARAKAKI *et al.*, 2014; HARASTI *et al.*, 2016). We also found papers on studies of temporal patterns over 15 years (PAJUNEN; PAJUNEN, 2003; PFISTER, 2006) as well as 25-year research studies (ALTERMATT *et al.*, 2009). Preliminary studies have been recorded in poorly studied ecological domains in rock pools, such as metapopulations (PAJUNEN; PAJUNEN, 2007) and metacommunities (VANSCHOENWINKEL *et al.*, 2007; ALTERMATT *et al.*, 2009). Some studies have used rock pool environments to test ecological theories such as productivity-diversity ratio (SOININEN; MEIER, 2014); species-area ratio (UNDERWOOD; SKILLETER, 1996; SOININEN; MEIER, 2014); and alpha, beta, and gamma diversity (BEZERRA *et al.*, 2017). Although such works comprise important progress on rock pool ecology research, it is still incipient and its continuity should be encouraged.

Knowledge gaps also include the limited number of rock pool research in the biogeographic realms of the Southern Ocean, Central Indo-Pacific, and Eastern Indo-Pacific. Rock pools are also poorly studied in freshwater and estuarine systems, especially regarding phytoplankton. We found no studies on phytoplankton and macroalgae in estuarine tidal pools or ichthyofauna in freshwater pools.

Overall, our results suggest that rock pools remain less studied than emergent substrata. The main knowledge of rock pool ecology described in the literature published in the last 25 years comprises observational research from destructive sampling methods. Most of these surveys are conducted in marine rock pools in the northern temperate ocean and aimed to understand the structure and distribution of biological assemblages in these systems. The temporal scale accessed in these studies is generally less than one year, being mostly performed on the spatial scale of the site (100s to 1,000s of metres distance between sampled points

sampled in each study). The main aspects covered in the studies are the influence of pool size, temperature, salinity, and substrata on the richness and abundance of the ichthyofauna. However, it was not possible to numerically confirm which of these variables constitute the main structuring processes in these systems.

In conclusion, rock pool ecology faces similar obstacles as other fields of modern ecology, such as problems with scale (ESTES *et al.*, 2018), gaps in observational studies (SAGARIN; PAUCHARD, 2012), and difficulties in conducting large-scale experimental studies (BUTSIC *et al.*, 2017). Although indispensable in explaining the causality of patterns, experimental work remains the minority. However, observation provides much needed empirical support for the theory. Compilation of large data sets and the construction of systematic reviews and meta-analyses are possible only if there is basic information, usually obtained on a local scale from observational studies. As in other fields of ecology (ESTES *et al.*, 2018), besides increasing the spatial and temporal extent in rock pool ecological observations, the frequency and resolution of observations should also be considered. The continuity of research in all fields of rock pool ecology should be encouraged, emphasising knowledge gaps. Similarly, systematising data from small-scale observational research will likely be essential to recognise the nature of the relationship between patterns and processes and to identify global trends.

Acknowledgements. This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001 (CAPES 1599287). We especially thank Laboratório de Invertebrados Marinhos do Ceará team.

REFERENCES

ALTERMATT, F.; PAJUNEN, V. I.; EBERT, D. Desiccation of rock pool habitats and its influence on population persistence in a *Daphnia* metacommunity. **PLoS ONE**, v. 4, n. 3, 2009.

ARAKAKI, S.; TOKESHI, M. Short-term dynamics of tidepool fish community: diel and seasonal variation. **Environmental Biology of Fishes**, v. 76, n. 2–4, p. 221–235, 2006.

ARAKAKI, S.; TSUCHIYA, M.; TOKESHI, M. Testing latitudinal patterns of tidepool fish assemblages: Local substrate characteristics affect regional-scale trends. **Hydrobiologia**, v. 733, n. 1, p. 45–62, 2014.

ARAÚJO, R. et al. Macroalgal communities of intertidal rock pools in the northwest coast of Portugal. **Acta Oecologica**, v. 30, n. 2, p. 192–202, 2006.

BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, John L. Ecology. From Individuals to Ecosystems—Blackwell Publishing. MA, USA, 2006.

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

BENGTSSON, J.; EBERT, D. Distributions and impacts of microparasites on *Daphnia* in a rockpool metapopulation. **Oecologia**, v. 115, n. 1–2, p. 213–221, 1998.

BERTOCCI, I. et al. Benthic assemblages of rock pools in northern Portugal: seasonal and between-pool variability. **Scientia Marina**, v. 76, p. 781–789, 2012.

BEZERRA, L. A. V. et al. Fish diversity in tidepools: assembling effects of environmental heterogeneity. **Environmental Biology of Fishes**, v. 100, n. 5, p. 551–563, 2017.

BOOTH, B. D.; SWANTON, C. J. Assembly theory applied to weed communities. **Weed Science**, v. 50, n. 1, p. 2–13, 2002.

BORCARD, D. et al. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. **Ecology**, v. 85, n. 7, p. 1826–1832, 2004.

BRENDONCK, L. et al. Hydrological stability drives both local and regional diversity patterns in rock pool metacommunities. **Oikos**, v. 124, n. 6, p. 741–749, 2015.

BRENDONCK, L. et al. Invertebrates in Rock Pools. In: **Invertebrates in freshwater wetlands: An international perspective on their ecology**. [s.l: s.n.]. p. 25–53, 2016.

BUTSIC, V. et al. Quasi-experimental methods enable stronger inferences from observational data in ecology. **Basic and Applied Ecology**, v. 19, p. 1–10, 2017.

CACABELOS, E. et al. Invasion of *Sargassum muticum* in intertidal rockpools: patterns along the Atlantic Iberian peninsula. **Marine environmental research**, v. 90, p. 18–26, 2013.

CARMEL, Y. et al. Trends in Ecological Research during the Last Three Decades - A Systematic Review. **PLoS ONE**, v. 8, n. 4, 2013.

CASTELLANOS-GALINDO, G. A.; GIRALDO, A.; RUBIO, E. A. Community structure of an assemblage of tidepool fishes on a tropical eastern Pacific rocky shore, Colombia. **Journal of Fish Biology**, v. 67, p. 392–408, 2005.

CASTELLANOS-GALINDO, G. A.; GIRALDO, A.; ZAPATA, F. A. Tidepool fish assemblages of Gorgona Island, Colombian Pacific coast: A local and regional comparison. **Revista de Biología Tropical**, v. 62, n. February, p. 373–390, 2014.

CHANG, C.; MARSHALL, D. J. Spatial pattern of distribution of marine invertebrates within a subtidal community: do communities vary more among patches or plots?. **Ecology and evolution**, v. 6, n. 22, p. 8330–8337, 2016.

DECLERCK, S. A. J. et al. Scale dependency of processes structuring metacommunities of cladocerans in temporary pools of High-Andes wetlands. **Ecography**, v. 34, n. 2, p. 296–305, 2011.

DELANY, J.; MYERS, A. A.; MCGRATH, D. Recruitment, immigration and population structure of two coexisting limpet species in mid-shore tidepools, on the West Coast of Ireland. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 221, n. 2, p. 221–230, 1998.

DIAS, M. et al. Intertidal pools as alternative nursery habitats for coastal fishes. **Marine Biology Research**, v. 12, n. 4, p. 331–344, 2016.

DYBDAHL, M. F. Extinction, recolonization, and the genetic structure of tidepool copepod populations. **Evolutionary Ecology**, v. 8, p. 113–124, 1994.

DYBDAHL, M. F. Selection on life-history traits across a wave exposure gradient in the tidepool copepod *Tigriopus californicus* (Baker). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 192, n. 2, p. 195–210, 1995.

ERFANMANESH, M.; TAHIRA, M.; ABRIZAH, A. The publication success of 102 nations in Scopus and the performance of their Scopus-indexed journals. **Publishing Research Quarterly**, v. 33, n. 4, p. 421–432, 2017.

ESTES, L. et al. The spatial and temporal domains of modern ecology. **Nature Ecology and Evolution**, v. 2, n. 5, p. 819–826, 2018.

FAUTH, J. E. et al. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. **The American Naturalist**, v. 147, n. 2, p. 282–286, 1996.

FLEMMING, B. W. Geology, Morphology, and Sedimentology of Estuaries and Coasts. In: FLEMMING, B. W.; HANSOM, J. D. (Eds.). **Treatise on Estuarine and Coastal Science**. Waltham: Academic Press, 2011. p. 7–38.

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

FUKAMI, T. (2010) Community assembly dynamics in space. In: VERHOEF, H. A.; MORIN, P. J. (Eds.). **Community ecology: processes, models, and applications**. Oxford: Oxford University Press, 2010. p 45–54.

GANNING, B. Studies on chemical, physical and biological conditions in swedish rockpool ecosystems. **Ophelia**, v. 9, n. 1, p. 51–105, 1971.

GODFRAY, H. C. J.; LAWTON, J. H. Scale and species numbers. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 7, p. 400–404, 2001.

GREENE, H. W. Organisms in nature as a central focus for biology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 20, n. 1, p. 23–27, 2005.

HARASTI, D. et al. Assessment of rock pool fish assemblages along a latitudinal gradient. **Marine Biodiversity**, p. 1–12, 2016.

HEWITT, J. E. et al. The effect of spatial and temporal heterogeneity on the design and analysis of empirical studies of scale-dependent systems. **The American Naturalist**, v. 169, n. 3, p. 398–408, 2007.

JOCQUE, M.; VANSCHOENWINKEL, B.; BRENDONCK, L. Freshwater rock pools: A review of habitat characteristics, faunal diversity and conservation value. **Freshwater Biology**, v. 55, n. 8, p. 1587–1602, 2010.

KOTTA, J.; WITMAN, J. D. Regional-scale patterns. In: WAHL, M. (Ed.). **Marine hard bottom communities**. Berlin: Springer, 2009. p 89–99.

LEGRAND, E. et al. Ecological characterization of intertidal rockpools: Seasonal and diurnal monitoring of physico-chemical parameters. **Regional Studies in Marine Science**, v. 17, p. 1–10, 2018.

LEVIN, S. A. The problem of pattern and scale in ecology. **Ecology**, v. 73, n. 6, p. 1943–1967, 1992.

LIAO, Y.; FAULKS, L. K.; ÖSTMAN, Ö. Stress tolerance and population stability of rock pool *Daphnia* in relation to local conditions and population isolation. **Hydrobiologia**, v. 742, n. 1, p. 267–278, 2015.

LIBERATI, A. et al. The PRISMA statement for reporting systematic reviews and meta-analyses of studies that evaluate health care interventions: Explanation and elaboration. **PLoS Medicine**, v. 6, n. 7, p. 1–28, 2009.

LIQUETE, C. et al. Current Status and Future Prospects for the Assessment of Marine and Coastal Ecosystem Services: A Systematic Review. **PLoS ONE**, v. 8, n. 7, 2013.

MALLET, D.; PELLETIER, D. Underwater video techniques for observing coastal marine biodiversity: a review of sixty years of publications (1952–2012). **Fisheries Research**, v. 154, p. 44–62, 2014.

MARTINS, G. M. et al. Community structure and functioning in intertidal rock pools: Effects of pool size and shore height at different successional stages. **Marine Ecology Progress Series**, v. 329, p. 43–55, 2007.

MASTERSON, P. et al. Interaction of top down and bottom up factors in intertidal rockpools: Effects on early successional macroalgal community composition, abundance and productivity. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 363, n. 1–2, p. 12–20, 2008.

MATTHEWS-CASCON, H.; LOTUFO, T. M. C. **Biota marinha da costa oeste do Ceará**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2006. 248p.

METAXAS, A.; HUNT, H. L.; SCHEIBLING, R. E. Spatial and Temporal Variability of Macrobenthic Communities in Tidepools on a Rocky Shore in Nova-Scotia, Canada. **Marine Ecology Progress Series**, v. 105, n. 1–2, p. 89–103, 1994.

METAXAS, A.; SCHEIBLING, R. E. Community structure and organization of tidepools. **Marine Ecology Progress Series**, v. 98, p. 187–198, 1993.

MOHER, D. et al. Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses: The PRISMA statement. **PLoS Medicine**, v. 6, n. 7, p. 1–7, 2009.

MORRIS, S.; TAYLOR, ANDA C. Diurnal and seasonal variation in physico-chemical conditions within intertidal rock pools. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 17, n. 3, p. 339–355, 1983.

MOYLE, P. B. et al. Habitat variability and complexity in the upper San Francisco Estuary. **San Francisco Estuary and Watershed Science**, v. 8, n. 3, p. 1–24, 2010.

MURASE, A. Community structure and short temporal stability of a rockpool fish assemblage at Yaku-shima Island, southern Japan, northwestern Pacific. **Ichthyological Research**, v. 60, n. 4, p. 312–326, 2013.

NATIONAL SCIENCE BOARD. Science and Engineering Indicators. 2018. Disponível em: <<https://www.nsf.gov/statistics/indicators/>>. Acesso em: 16 set. 2019.

NIELSEN, K. J. Bottom-up and top-down forces in tide pools: Test of a food chain model in an intertidal community. **Ecological Monographs**, v. 71, n. 2, p. 187–217, 2001.

OLSON, D. M. et al. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. **BioScience**, v. 51, n. 11, p. 933, 2006.

ÖSTMAN, Ö. Abundance–occupancy relationships in metapopulations: examples of rock pool *Daphnia*. **Oecologia**, v. 165, n. 3, p. 687–697, 2011.

PAJUNEN, V. I.; PAJUNEN, I. Habitat characteristics contributing to local occupancy and habitat use in rock pool *Daphnia* metapopulations. **Hydrobiologia**, v. 592, p. 291–302, 2007.

PAJUNEN, V. I.; PAJUNEN, I. Habitat selection in rock pool corixids: the effect of local density on dispersal. **Hydrobiologia**, v. 495, p. 73–78, 2003.

PFISTER, C. A. Concordance between short-term experiments and long-term censuses in tide pool fishes. **Ecology**, v. 87, n. 11, p. 2905–2914, 2006.

POISOT, T.; STOUFFER, D. B.; GRAVEL, D. Beyond species: Why ecological interaction networks vary through space and time. **Oikos**, v. 124, n. 3, p. 243–251, 2015.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2019. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>.

SAGARIN, R.; PAUCHARD, A. An Observation-Based Approach to Ecology. In: **Observation and Ecology: Broadening the Scope of Science to Understand a Complex World**. [s.l: s.n.]. p. 15–28, 2012.

SAGARIN, R.; PAUCHARD, A. Observational approaches in ecology open new ground in a changing world. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 8, n. 7, p. 379–386, 2010.

SANDEL, B.; SMITH, A. B. Scale as a lurking factor: Incorporating scale-dependence in experimental ecology. **Oikos**, v. 118, n. 9, p. 1284–1291, 2009.

SCHUH, M.; DIESEL, R. Breeding in a rockpool: larvae of the semiterrestrial crab *Armases* [= *Sesarma*] *miersii* (Rathbun) (Decapoda: Grapsidae) develop in a highly variable environment. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 185, n. 1, p. 109–129, 1995.

SCIMAGO SJR — **SCImago Journal; Country Rank [Portal]**. Disponível em: <<http://www.scimagojr.com>>. Acesso em: 16 set 2019.

SEGOVIA-RIVERA, V.; VALDIVIA, N. Independent effects of grazing and tide pool habitats on the early colonisation of an intertidal community on western Antarctic Peninsula. **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 89, p. 1–9, 2016.

SHELFORD, V. E. Some concepts of bioecology. **Ecology**, v. 12, n. 3, p. 455–467, 1931.

SIMBERLOFF, D.; DAYAN, T. The guild concept and the structure of ecological communities. **Annual review of ecology and systematics**, v. 22, n. 1, p. 115–143, 1991.

SJOBERG, E. A. Conducting a meta-analysis for your student dissertation. **PsyPag Quarterly**, n. 90, p. 18–22, 2014.

SOININEN, J.; MEIER, S. Phytoplankton richness is related to nutrient availability, not to pool size, in a subarctic rock pool system. **Hydrobiologia**, v. 740, n. 1, p. 137–145, 2014.

SOUZA, S. M. A. R.; MATTHEWS-CASCON, H. Molluscan Assemblages in Rock Pools on Sandstone Reefs: Local and between Pools Variability. **Journal of Shellfish Research**, v. 38, n. 1, p. 201, 2019.

SPALDING, M. D. et al. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. **BioScience**, v. 57, n. 7, p. 573–583, 1 jul. 2007.

STROUD, J. T. et al. Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. **Ecology and Evolution**, v. 5, n. 21, p. 4757–4765, 2015.

SVENSSON, B. W. Environmental Heterogeneity in Space and Time : Patch Use , Recruitment and Dynamics of a Rock Pool Population of a Gyrinid Beetle. **Oikos**, v. 84, n. 2, p. 227–238, 1999.

TRUSSELL, G. C. et al. Trophic cascades in rocky shore tide pools: Distinguishing lethal and nonlethal effects. **Oecologia**, v. 139, n. 3, p. 427–432, 2004.

UNDERWOOD, A. J. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: What are we learning? **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 250, n. 1–2, p. 51–76, 2000.

UNDERWOOD, A. J.; CHAPMAN, M. G.; CONNELL, S. D. Observation in ecology: you can't make progress on process without understanding the patterns. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 20, n. 2000, p. 97–115, 2000.

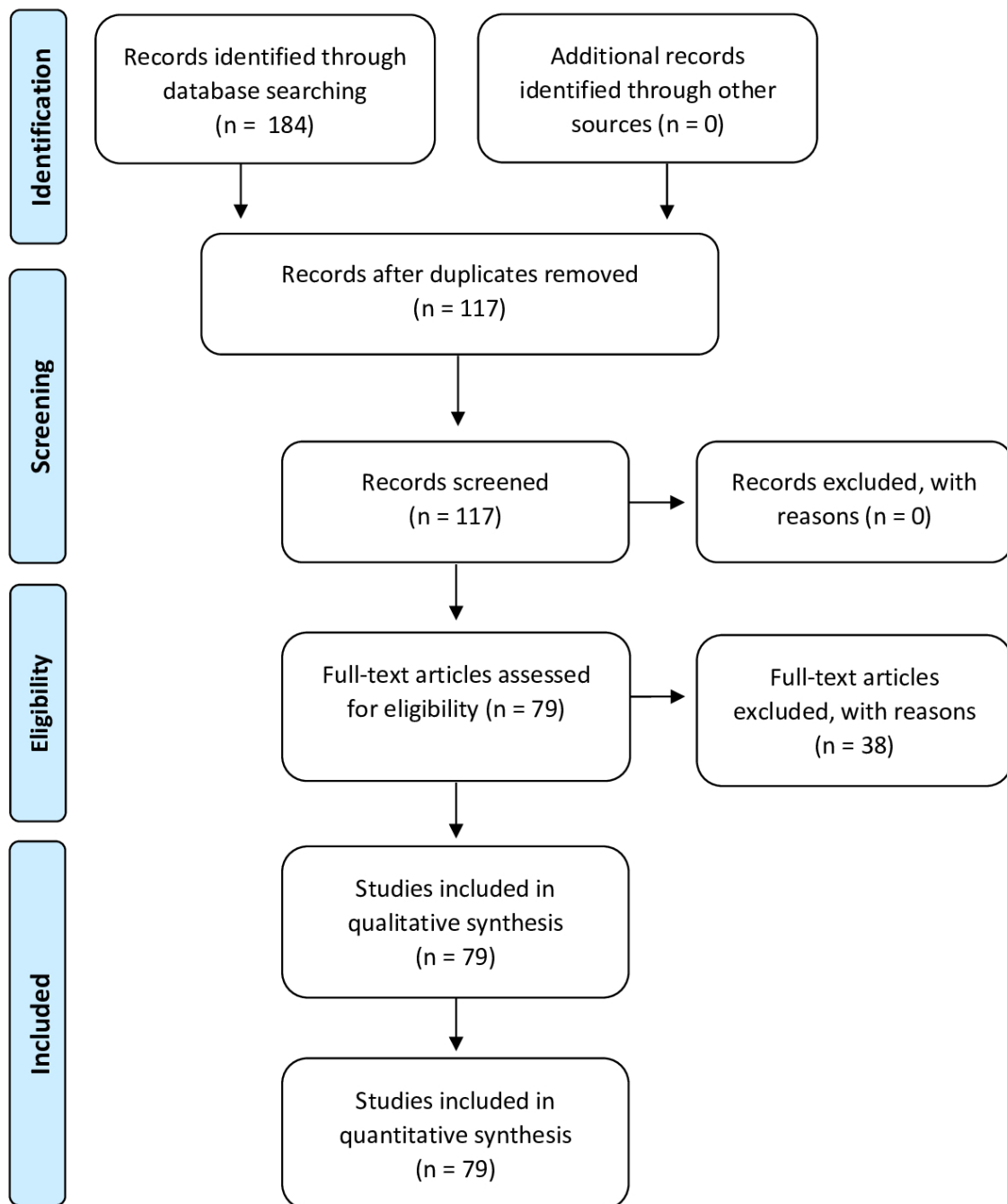
UNDERWOOD, A. J.; SKILLETER, G. A. Effects of patch-size on the structure of assemblages in rock pools. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 197, n. 1, p. 63–90, 1996.

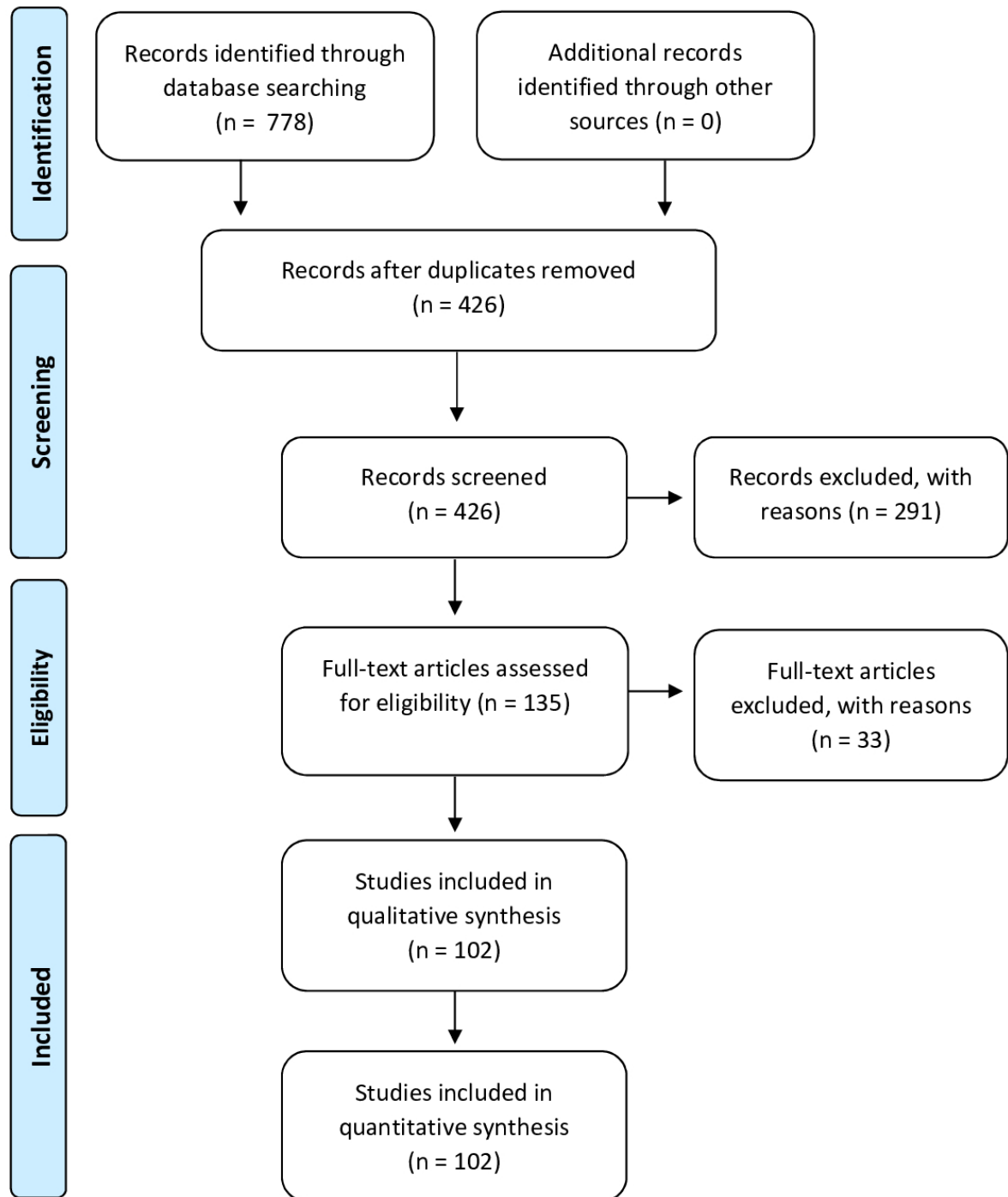
VANSCHOENWINKEL, B. et al. The role of metacommunity processes in shaping invertebrate rock pool communities along a dispersal gradient. **Oikos**, v. 116, n. 8, p. 1255–1266, 2007.

WHITE, G. E.; HOSE, G. C.; BROWN, C. Influence of rock-pool characteristics on the distribution and abundance of inter-tidal fishes. **Marine Ecology**, v. 36, n. 4, p. 1332–1344, dez. 2014.

SUPPLEMENTARY MATERIALS

S1 - Flow diagrams of the methodology and selection processes used in this systematic review. It follows the rules and templates of PRISMA (Preferred Reporting Items for Systematic Reviews (Moher et al 2009). Diagrams for surveys 1 and 2 are shown.

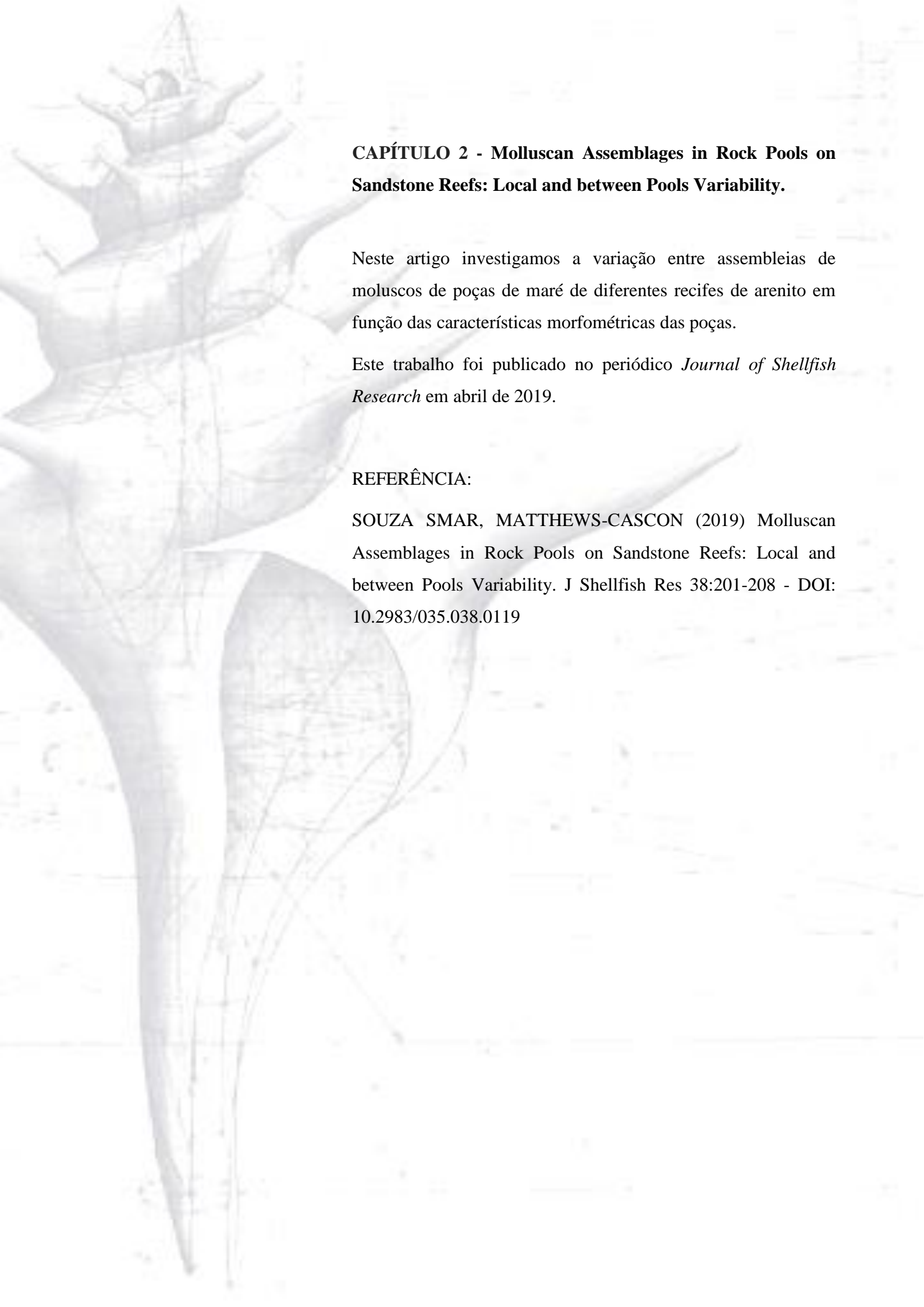




S1 – B. Flow diagram - survey 2

REFERENCE

MOHER, D. et al. Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses: The PRISMA statement. **PLoS Medicine**, v. 6, n. 7, p. 1–7, 2009.



CAPÍTULO 2 - Molluscan Assemblages in Rock Pools on Sandstone Reefs: Local and between Pools Variability.

Neste artigo investigamos a variação entre assembleias de moluscos de poças de maré de diferentes recifes de arenito em função das características morfométricas das poças.

Este trabalho foi publicado no periódico *Journal of Shellfish Research* em abril de 2019.

REFERÊNCIA:

SOUZA SMAR, MATTHEWS-CASCON (2019) Molluscan Assemblages in Rock Pools on Sandstone Reefs: Local and between Pools Variability. *J Shellfish Res* 38:201-208 - DOI: 10.2983/035.038.0119

MOLLUSCAN ASSEMBLAGES IN ROCK POOLS ON SANDSTONE REEFS: LOCAL AND BETWEEN POOLS VARIABILITY

SHAYANNA M. A. R. SOUZA* AND HELENA MATTHEWS-CASCON

Laboratório de Invertebrados Marinhos, Departamento de Biologia, Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, Av. Humberto Monte s/n, Campus do Pici - Bloco 909 - 60455-760, Fortaleza, CE, Brazil

ABSTRACT This study investigated the variability of molluscan assemblages of rock pools according to location and pool size. The study was carried out in three sandstone reefs on the west coast of Ceará in northeast Brazil. The size parameters evaluated were surface area, depth, and volume of pools and pool–ocean distance. The molluscan assemblages were characterized by ecological diversity descriptors (abundance, species richness, diversity, and evenness). A total of 43 species of molluscs belonging to the classes Bivalvia, Gastropoda, and Polyplacophora were identified. The most relevant species for discriminating among the assemblages were *Eulithidium affine*, *Cerithium atratum*, *Tegula viridula*, and *Ischnochiton striolatus*. Results indicated a clear local difference in the structures of the assemblages; however, they did not differ according to the size of the pools. This indicates that sites may play a more important role in the structure of molluscan assemblages in rock pools than the association with pools.

KEY WORDS: distribution, benthic community, intertidal, Brazil, molluscs

INTRODUCTION

Rocky pools are eroded depressions that occur in different types of rock and are frequent in sandstone, limestone, and granite (Ganning 1971, Brendonck et al. 2016). In intertidal zones, rocky pools retain seawater at low tide and are home to marine organism communities (Legrand et al. 2018), acting as a microcosm of marine life in this region (Matthews-Cascon & Lotufo 2006). Although the communities of rock pools are less studied than those of the emergent substrata of rocky intertidal environments, there has been growing interest in determining the biotic and abiotic factors which structure them (Metaxas & Scheibling 1993, Araújo et al. 2006, Brendonck et al. 2015, Bezerra et al. 2017). Despite this, most studies are on ichthyofauna (Davis 2000, Meager et al. 2005, Cunha et al. 2008, Godinho & Lotufo 2010, Chargulaf et al. 2011, Machado et al. 2015, Lobato et al. 2016, Bezerra et al. 2017), with few publications on the molluscan assemblages that occur there (Underwood 1976, Breves & Moraes 2014).

Organisms that live at the boundary between land and sea are exposed to consecutive periods of emersion and immersion (Stephenson & Stephenson 1949, Coutinho et al. 2016). During low tides, although rock pool organisms do not face emersion, they are subjected to varying environmental parameters such as temperature, salinity, oxygen, carbon dioxide, and pH (Ganning 1971, Metaxas & Scheibling 1993, Legrand et al. 2018). Pools farther from the ocean are exposed to longer periods of emersion and, therefore, experience greater variability in environmental conditions (Huggett & Griffiths 1986, Martins et al. 2007). Also, smaller pools experience more extreme environmental conditions because a smaller volume of water is more susceptible to such fluctuations (Bennett & Griffiths 1984, Martins et al. 2007). Thus, the distance between the pool and the ocean and pool size influence its biological composition (Martins et al. 2007).

In addition to effects of pool size on environmental fluctuations, there is the general principle that the number of species increases continuously as the area increases (Arrhenius 1921). This principle is often attributed to the explanation that larger

areas contain more individuals, increasing the probability of finding greater species richness (Coleman 1981, Palmer & White 1994, Lomolino 2000, Matias et al. 2010). Moreover, larger areas have a greater diversity of ecological niches and contribute to the variation of species richness (Ricklefs & Lovette 1999). Patch size may also affect colonization patterns (Dye 1993), recruitment (Dudgeon & Petraitis 2001), and the intensity of biological interactions (Keough 1984). Hence, size of rock pools may influence community structure, with effects on the number of species present (Underwood & Skilleter 1996, Martins et al. 2007).

Studies on molluscs in rock pools have evaluated grazing intensity (Noël et al. 2009), nutrient and sediment effects (Atalah & Crowe 2010), and trophic relationships (Masterson et al. 2008, Breves & Moraes 2014). Therefore, there is no evidence that the distribution of molluscan assemblages of rock pools is influenced by the pool size.

The aim of this study was to analyze the molluscan assemblages on sandstone reefs at three different beaches in Ceará State in northeast Brazil, investigating their variation among sites and the sizes of the rock pools. The sampling design allowed for the testing of differences in the ecological descriptors and abundance of individual taxa between sites and between pools.

MATERIALS AND METHODS

Study Sites

Field collections were conducted on sandstone reefs at three different beaches on the northwest coast of Ceará in northeast Brazil (Fig. 1).

Common coastal features are the sandstone reefs with flat surfaces that are tilted slightly seaward (Morais 1967). These reefs differ from a typical rocky shore mainly in their gentle slope and sandstone composition (Rabelo et al. 2015). The reefs of Pedra Rachada (3° 23' S, 39° 00' O), Pacheco (3° 41' S, 38° 38' W), and Dois Coqueiros (3° 41' S, 38° 36' W) were chosen because of the abundance of rock pools of varying sizes and accessibility by land. The rocky beds of these reefs consist mainly of sandstone, calcium carbonate, and iron oxide (Godinho & Lotufo 2010).

*Corresponding author. E-mail: shayanna.mitri@gmail.com
DOI: 10.2983/035.038.0119

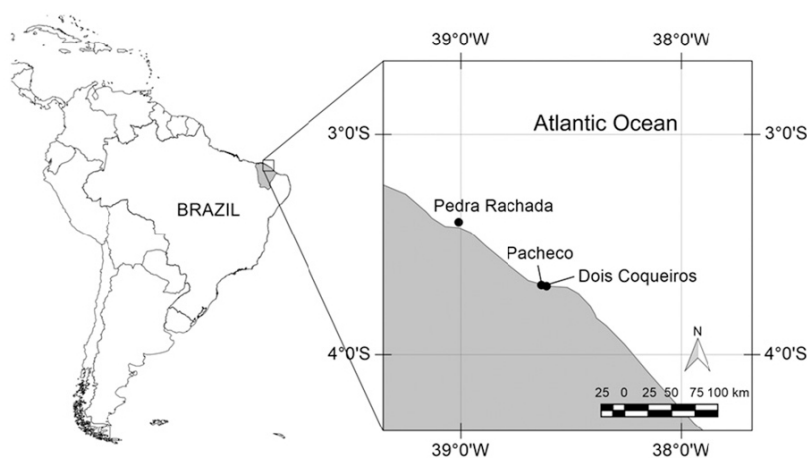


Figure 1. Map showing the study region, the northwest coast of Ceará, northeast Brazil.

Tides are semidiurnal with a maximum tidal amplitude of about 3.5 m and a minimum of -0.1 m. During spring low tides, the intertidal zone is exposed for about 3 h. Samplings were carried out during low tide, when the pools were completely isolated from the ocean and from each other. The tide pools analyzed in this study were generally characterized by rock bottom, presence of sand, small boulders, and walls partially covered by macroalgae. The 30 pools studied were randomly selected at low tide.

Study Variables

The following abiotic variables were measured: surface area, average depth, and volume of pools and pool–ocean distance. Hereafter, surface area, average depth, and volume of pools will be referred as size parameters. The molluscan assemblages were characterized by ecological descriptors. Therefore, the biotic variables were abundance, species richness, Shannon–Wiener diversity, and Pielou's evenness index.

Sampling

A prospection was carried out to identify the presence and location of rock pools in each reef. Only pools with well-defined limits were registered, with no direct connection to other pools or to the ocean during low tide. Ten pools were randomly selected in each reef for this study.

Size parameters were measured to determine their effect on the structure of molluscan assemblages. Pool size was measured using a ruler. Length was measured at the greatest extent of the pool and the width was measured perpendicular to the midpoint of length axis. Length and width were used to calculate the surface area assuming an elliptical shape (Castellanos-Galindo et al. 2005). The mean depth was estimated from three measurements taken at points equidistant along the length axis (Cunha et al. 2008). Volume was estimated by multiplying the surface area by the mean depth (Castellanos-Galindo et al. 2005, Cunha et al. 2008). The lowest pool–ocean distance was calculated (Netto et al. 2003, Macieira & Joyeux 2011, White et al. 2015) using the geographic coordinates of each pool in Google Earth software.

The malacofauna present in the pool were manually removed using forceps and spatula and washed in a 0.5-mm mesh sieve. Infaunal molluscs were not considered in this study.

Loose blocks (pebbles and stones) were turned over to ensure the removal of all organisms. Larger animals, such as octopuses and sea slugs (*Aplysia* spp.), were photographed but were not collected. The malacofauna were packed in plastic bags for transport to the laboratory where they were refrigerated for 24 h and then fixed in 70% ethanol. The molluscs were examined under a stereoscopic microscope and identified to the lowest possible taxonomic level.

Data Analysis

The size parameters of the pools and the ecological descriptors of the molluscan assemblages were characterized by descriptive statistics (median, mean, and SD).

Analyses of variance (ANOVAs) were performed to test size parameter variation and assemblage descriptors between sites. Each was based on a one-way model. When significance was identified, a Tukey test was used to evaluate differences between pairs of means. The assumptions of normality and homogeneity of variance were tested before all analyses using Shapiro–Wilk and Levene tests, respectively. When necessary, data were $\log(x+1)$ transformed to remove heterogeneous variances. In cases where homogeneity was not achieved, the tests were run on the raw data using a conservative significance level ($P < 0.01$) (Underwood 1997, Borthagaray & Carranza 2007, Scrosati et al. 2011, Bertocci et al. 2012).

Pools showed continuous variation in size parameters. Hence, rather than a factorial design using distinct size categories, a regression approach was adopted using continuous variations of these variables (Martins et al. 2007, Gotelli & Ellison 2011).

A linear regression analysis was used to evaluate the effect of the size parameters of the pools on molluscan assemblage descriptors. This analysis was performed independently for surface, depth, volume, and pool–ocean distance (Martins et al. 2007). The effects of the size parameters on the abundance of the most relevant species were also analyzed through regressions. Normality and multicollinearity assumptions were tested before using the Shapiro–Wilk test and variance inflation factors, respectively (Fox & Monette 1992, Fox & Weisberg 2018).

The SIMPER (SIMilarity PERcentage) procedure (Clarke 1993) was used to identify the per cent contribution (%) of each taxon to the measures of Bray–Curtis dissimilarity between groups. A taxon was considered important if its contribution to the total dissimilarity percentage was greater than or equal to 3%

MOLLUSCAN ASSEMBLAGES IN INTERTIDAL ROCK POOLS

(Bertocci et al. 2012). A species with a consistently high contribution to dissimilarity between groups is a good species for discriminating patterns (Clarke & Warwick 2001). The abundances of relevant taxa (according to SIMPER results) were examined using a regression analysis (between pools) and an ANOVA (between sites), according to the same models mentioned previously.

All statistical tests were performed with software R version 1.1.453 (R Development Core Team, Boston, MA) (RStudio Team 2016).

RESULTS

Environmental Characteristics

The 30 rock pools studied at Pedra Rachada (P1PR, P2PR, P3PR, P4PR, P5PR, P6PR, P7PR, P8PR, P9PR, and P10PR), Pacheco (P1PA, P2PA, P3PA, P4PA, P5PA, P6PA, P7PA, P8PA, P9PA, and P10PA), and Dois Coqueiros (P1DC, P2DC, P3DC, P4DC, P5DC, P6DC, P7DC, P8DC, P9DC, and P10DC) had different amplitudes for all size parameters (Fig. 2A–D). By contrast, the differences in depth ($F_{2, 27} = 2.392$, $P = 0.110$), surface ($F_{2, 27} = 1.474$, $P = 0.247$), volume ($F_{2, 27} = 1.756$, $P = 0.191$), and pool–ocean distance ($F_{2, 27} = 2.620$, $P = 0.091$) were not significant in comparisons between sites.

Molluscan assemblages' Compositions

A total of 1,126 molluscs were recorded at the three study sites. Three classes of Mollusca were found: Bivalvia, Gastropoda, and Polyplacophora, comprising 26 families, 38 genera, and 42 species. The Bivalvia class represented 19.05% of the species found, Gastropoda represented 76.19%, and Polyplacophora represented 4.76%. Columbelloidea was the most representative family in terms of species number (6), followed by Pyramidellidae (4), Fissurellidae (3), and Muricidae (3).

Considering all of the rock pools studied, 17 species were found at Pedra Rachada, 24 at Pacheco, and 23 at Dois Coqueiros. The

number of specimens was higher at Dois Coqueiros, with 586 individuals collected. A total of 355 and 185 individuals were collected at Pedra Rachada and Pacheco, respectively.

Comparison between Sites—Assemblages

Consistent effects of local variation on ecological descriptors of molluscan assemblages were identified in the pools studied. The ANOVA indicated that there were significant differences in species richness ($F_{2, 27} = 5.390$, $P = 0.010$) and Shannon diversity ($F_{2, 27} = 9.560$, $P < 0.001$) of pools when comparing different sites. The greatest and the lowest mean values of species richness were observed in the pools of Dois Coqueiros and Pedra Rachada (Fig. 3A), which were significantly different from each other (Tukey's test: $P < 0.001$).

The mean value of diversity was significantly lower in the pools of Pedra Rachada (Fig. 3B) (Tukey's test: $P < 0.001$). No significant difference in the Pielou's evenness ($F_{2, 27} = 2.060$, $P = 0.147$) was found in comparisons between sites (Fig. 3C).

Relationship between Pool Size Parameters and Assemblages

There were no consistent effects of the pool size parameters on the ecological descriptors of molluscan assemblages. Although there were significant differences due to pool–ocean distance, no consistent patterns were associated with other variables. In addition, none of these conditions were repeated in more than one location. Of the 27 analyses examining the effects of the size parameters on descriptors of assemblages, only two showed significant interactions. A positive relationship between pool–ocean distance and richness at Pacheco (linear regression, $r^2 = 0.619$, $P = 0.004$) was identified. At Dois Coqueiros, there was a significant relationship between pools' surface areas and richness (linear regression, $r^2 = 0.389$, $P = 0.031$). There was no significant relationship between the other size parameters and the assemblage descriptors analyzed.

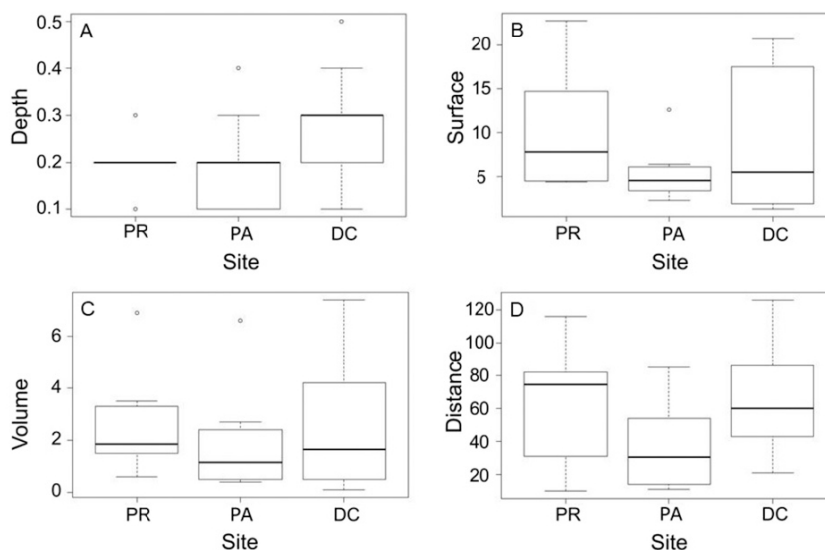


Figure 2. Boxplots of rock pool size parameters of Pedra Rachada (PR; $n = 10$), Pacheco (PA; $n = 10$), and Dois Coqueiros (DC; $n = 10$). Boxes represent interquartile ranges, the central bar represents median, and the points are outliers. Parameters shown are (A) depth (m), (B) surface area (m^2), (C) volume (m^3), and (D) pool–ocean distance (m).

SOUZA AND MATTHEWS-CASCON

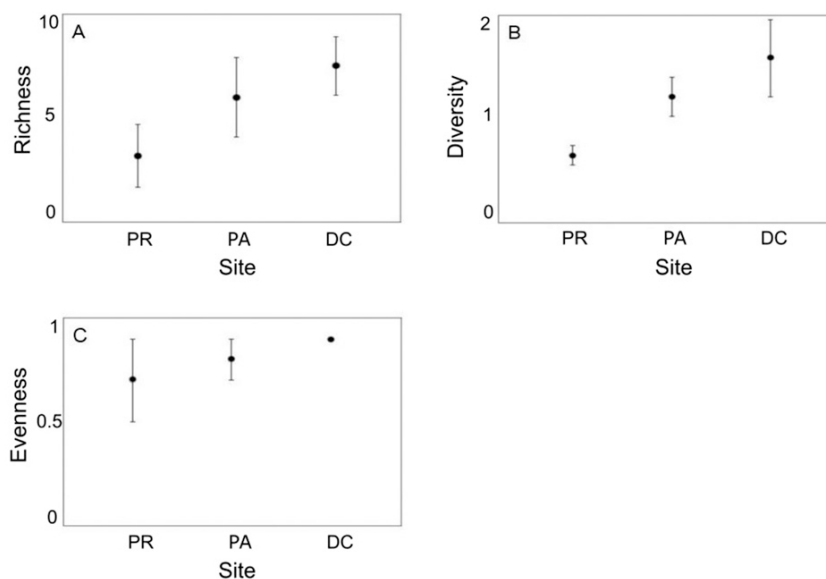


Figure 3. Diversity descriptors of rock pools at Pedra Rachada (PR; $n = 10$), Pacheco (PA; $n = 10$), and Dois Coqueiros (DC; $n = 10$) measured as (A) species richness, (B) Shannon–Wiener diversity, and (C) Pielou's evenness index (mean \pm SD).

Comparison between Sites—Individual Taxa

The SIMPER analysis (Table 1) identified four species as more relevant (contributing $\geq 3\%$ of percentage dissimilarity) for discriminating between sites. Collectively, these species [*Eulithidium affine* (C. B. Adams, 1850), *Cerithium atratum* (Born, 1778), *Tegula viridula* (Gmelin, 1791), and *Ischnochiton striolatus* (Gray, 1828)] contributed more than 75% of the total dissimilarity. The average abundances of *E. affine* ($F_{2, 27} = 3.550$, $P = 0.042$), *C. atratum* ($F_{2, 27} = 10.110$, $P < 0.001$), *T. viridula* ($F_{2, 27} = 27.610$, $P < 0.001$), and *I. striolatus* ($F_{2, 27} = 11.690$, $P < 0.001$) were compared between sites to reveal significant interactions. The species *E. affine* was the most abundant in the three sites (Fig. 4) (Tukey's test: $P < 0.001$). The abundance of *C. atratum* was significantly higher at Dois Coqueiros (Tukey's test: $P < 0.001$) and no individual was recorded at Pacheco (Fig. 4).

Relationship between Pool Size Parameters and Individual Taxa

There was a significant positive relationship between the pool–ocean distance and the abundance of *Cerithium atratum* (linear regression, $r^2 = 0.480$, $P = 0.015$). There was no significant relationship between the abundance of other species and the size parameters evaluated.

DISCUSSION

This study documented the variation in the structure of molluscan assemblages in rocky pools on sandstone reefs depending on the location and pool size. Consistent effects of variation between sites in the assemblage structure were iden-

studies carried out in northeast Brazil (Martinez et al. 2012, Barros & Rocha-Barreira 2013, Veras et al. 2013).

Differences in species richness and diversity were identified between sites. The greatest richness and diversity were found in rock pools at Dois Coqueiros and the least richness at Pedra Rachada. This result is not related to the pool size parameters because the variation of these parameters was similar at all of the sites. The variation of ecological descriptors between different sites may be due to the location of reefs in relation to adjacent estuaries. The pools with the greatest species richness occurred at Dois Coqueiros, which is approximately 2 km from the mouth of the Ceará River. By contrast, the pools with lower richness occurred at Pedra Rachada, which is about 6 km away from the Curu River. Pools at Pacheco had intermediate richness and diversity, and their distance to the nearest estuary was also intermediate between the other two sites (< 5 km). Estuaries are transition zones, creating some of the most complex and biologically productive areas on Earth (Kennish 2002). This complexity occurs because two dynamic systems, rivers and coastal oceans, shape the estuarine basin through the processes of erosion and deposition, resulting in a heterogeneous landscape (Moyle et al. 2010). Environmental complexity promoted by estuarine systems has effects on the macrofauna diversity associated with them (Barroso & Matthews-Cascon 2009, Ourives et al. 2011) and possibly on adjacent areas.

Site differences were mainly driven by the gastropod *Eulithidium affine*, which was the most abundant species at the three beaches studied. The species *E. affine* is distributed in Brazil and Central America (Marcus & Marcus 1960, Rios 2009). This

arine sediments (Ourives et al. 2011), *E. affine* has been described as the dominant gastropod in macroalgal communities (Tanaka & Leite 2003, Pereira et al. 2010, Zamprogno et al. 2013) and seagrass meadows (Barros & Rocha-Barreira 2013).

Molluscan assemblage compositions in rock pools were similar to those already observed in emergent substrata of the same geographical area (Veras et al. 2013). The Gastropoda class was the most abundant, as has been demonstrated in other

MOLLUSCAN ASSEMBLAGES IN INTERTIDAL ROCK POOLS

TABLE 1.

Summary of SIMPER results: average abundance of species per site, their contribution (%) to the within-group similarity, and cumulative total (%) of contributions.

Taxon	Average abundance			Contribution (%)	Cumulative (%)
	Pedra Rachada	Pacheco	Dois Coqueiros		
<i>Eulithidium affine</i>	28.8	9.4	23.9	41.96	41.96
<i>Cerithium atratum</i>	3.2	0	17	16.25	58.22
<i>Tegula viridula</i>	0.1	4.3	3.2	10.23	68.44
<i>Ischnochiton striolatus</i>	0.2	0.9	5.3	6.86	75.31
<i>Parvanachis obesa</i>	0.2	0.1	0.9	2.62	77.93
<i>Fissurella rosea</i>	0.2	0.2	2.3	2.42	80.34
<i>Anachis lyrata</i>	0.1	0.6	0.3	2.24	82.58
<i>Stramonita brasiliensis</i>	0	0.2	0.4	1.82	84.40
<i>Ischnoplax pectinata</i>	0	0.3	0.6	1.47	85.88
<i>Fissurella clenchi</i>	0.2	0	1.3	1.21	87.09
<i>Anachis catenata</i>	0	0.4	0	1.11	88.20
<i>Sphenia fragilis</i>	0	0	0.3	0.93	89.13
<i>Pisania pusio</i>	0	0.2	0.2	0.91	90.04
<i>Leiosolenus bisulcatus</i>	0	0	0.4	0.87	90.91
<i>Anachis isabellei</i>	0.7	0.1	0	0.78	91.69
<i>Brachidontes exustus</i>	0	0	0.3	0.68	92.37
<i>Neritina virginea</i>	0.1	0	0.5	0.61	92.98
<i>Columbella mercatoria</i>	0	0.3	0	0.58	93.56
<i>Schwartziella catesbyana</i>	0.8	0	0.1	0.45	94.01
<i>Echinolittorina lineolata</i>	0	0.1	0.1	0.42	94.43
<i>Pilsbryspira nodata</i>	0	0.2	0	0.39	94.82
<i>Natica</i> sp.	0	0	0.4	0.39	95.21
<i>Leucozonia nassa</i>	0	0.2	0	0.36	95.57
<i>Engina turbinella</i>	0	0.2	0	0.36	95.93
<i>Arcopsis adamsi</i>	0	0.1	0	0.34	96.27
<i>Boonea jadisi</i>	0.2	0	0.5	0.34	96.61
<i>Juliacorbula aequivalvis</i>	0.2	0	0	0.31	96.92
<i>Turbonilla</i> sp.	0	0	0.2	0.31	97.22
<i>Arca imbricata</i>	0	0.1	0	0.27	97.49
<i>Anachis helenae</i>	0	0.1	0	0.27	97.76
<i>Siphonaria</i> sp.	0	0.1	0	0.27	98.03
<i>Isognomon bicolor</i>	0	0	0.1	0.27	98.30
<i>Melanella polita</i>	0.1	0	0	0.23	98.52
<i>Diodora cayenensis</i>	0	0.1	0	0.21	98.74
<i>Olivella minuta</i>	0	0.1	0	0.21	98.95
<i>Lithopoma phoebium</i>	0.1	0	0	0.19	99.14
<i>Pinctada imbricata</i>	0.1	0	0	0.19	99.33
<i>Aspella morchi</i>	0	0	0.2	0.18	99.51
<i>Iolaea robertsoni</i>	0	0.1	0	0.18	99.69
<i>Favartia alveata</i>	0	0.1	0	0.13	99.82
<i>Bittium varium</i>	0.2	0	0	0.09	99.91
<i>Odostomia unidentata</i>	0	0	0.1	0.09	100

These animals feed on the periphyton on the surface of algae covered by debris (Marcus & Marcus 1960) and use algae as a refuge (Avila 2003). The tide pools investigated in this study were characterized by walls covered by macroalgae, constituting a favorable habitat for the establishment of populations of *E. affine*.

The gastropod *Cerithium atratum* also contributed to variation among the pools of the different sites. This species occurs from the archipelago of the Florida Keys to the West Indies and South America and is present at all Brazilian coasts (Marcus & Marcus 1964, Rios 2009). The species *C. atratum* feeds on debris (Meirelles & Matthews-Cascon 2003), occupies consolidated and nonconsolidated substrata, and is usually associated with vegetation (Houbrick 1974) or under graves in rock pools

(Matthews-Cascon et al. 1986). Thus, the environments investigated in this work represent a suitable niche for the establishment of *C. atratum*. Nevertheless, an inconsistency was identified in the results on the distribution of this species at the studied sites. Although *C. atratum* was recorded in high densities in pools at Dois Coqueiros, no individuals were recorded at Pacheco. These beaches are less than 3 km apart and, therefore, some similarity in the occurrence of species at these sites was expected. In addition, *C. atratum* was previously recorded on rocky substrata in Pacheco (Veras et al. 2013). Therefore, studies on the population dynamics of *C. atratum* should be performed in this geographic region to clarify the possible causes of this variation.

Although they were less abundant, the gastropod *Tegula viridula* and the polyplacophoran *Ischnochiton striolatus* were

SOUZA AND MATTHEWS-CASCON

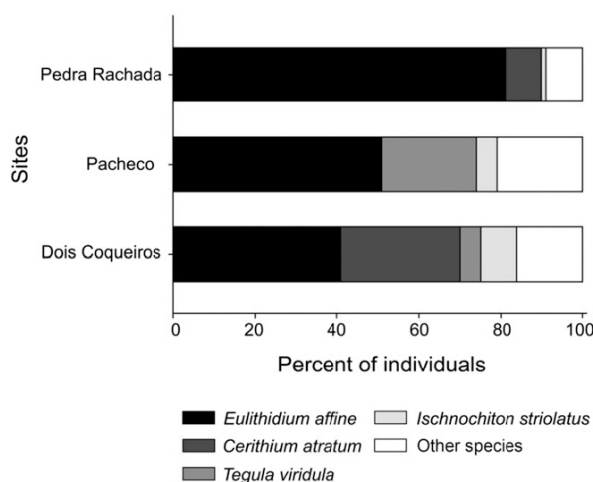


Figure 4. Distribution of the most relevant species for discriminating between sites (Pedra Rachada, Pacheco and Dois Coqueiros) based on relative abundances of individual taxa.

also indicated as relevant for discriminating between sites. The species *T. viridula* is distributed on the coasts of Panama, Venezuela, Suriname, and Brazil (Rios 2009). This gastropod is a sedentary consumer, and the distribution pattern of this functional group is driven by bottom-up processes (Christofolletti et al. 2011). Therefore, it is considered that the balance of abundances is regulated predominantly by the availability of nutrients (Heath et al. 2014). The species *T. viridula* feeds by scraping algae, especially diatoms (Moreira Filho 1960). Diatoms grow attached to substrata such as macroalgae, rocks, sand grains, floating debris, and even other animals (Winter & Duthie 2000). Thus, the variation of the abundances of *T. viridula* in pools of different sites should be due to the characteristics of the substrata found in these environments. The polyplacophoran *I. striolatus* is a common species in intertidal zones along the Brazilian coast and North Carolina (Rios 2009). Most polyplacophorans are herbivorous and feed by scraping the thin layer of algae covering the rocks (Arey & Crozier 1919). The species *I. striolatus*, as a grazer, is dependent on algal communities for food (Rodrigues & Absalão 2005). Species of the genus *Ischnochiton* usually occur under or on pebbles on emergent rocky substrata or in rock pools (Chapman 2005, Jörger et al. 2008). Its abundance can be influenced by the diversity of algae (Jörger et al. 2008) and by pebble size (Vasconcelos 2011). Therefore, the substratum of the pools appears to play a greater role in the distribution of *I. striolatus* than the pool size. These considerations confirm the inherent relationship of the species *T. viridula* and *I. striolatus* to the substratum on which they live. Thus, studies that evaluate the response of these species to the substratum pool are necessary to understand their distribution in these habitats.

The absence of consistently significant effects of pool size parameters on molluscan assemblages was unexpected. The species-area relationship is often referred to as the closest thing to a rule in ecology (Lawton 1999, Franzén et al. 2012). Several articles have emphasized the role of fragment size on the biological structure in other systems (Keough 1984, Bowden et al. 2001, Martins et al. 2007, Matias et al. 2010). These works illustrate different

interactions in the species-area relationship and their subsequent effects on the structure of communities occupying the fragments. Like other fragments in nature, tide pools can be described according to their area and shape as well as depth, which are an exclusive descriptor for pools (Martins et al. 2007). The relationship between pool size, species richness, and abundance was previously demonstrated (Meager et al. 2005, Martins et al. 2007, Godinho & Lotufo 2010, Firth et al. 2014, Bezerra et al. 2017). Nevertheless, those studies validated this relationship for fish (Meager et al. 2005, Godinho & Lotufo 2010, Bezerra et al. 2017) and macroalgae (Martins et al. 2007). Although Firth et al. (2014) included molluscs in their investigations, the analysis of community structure considered functional groups. Thus, although the influence of pool size on the assemblage structure has already been proven for other groups, this pattern has not been identified for molluscs. The structure of molluscan assemblages in rock pools might be driven by the interaction of these and other physical and biological factors.

The lack of a relationship between pool size and distribution of the organisms shown in the present study is consistent with the work of Underwood and Skilleter (1996). These authors found little evidence that pool diameter leads to differences in the abundance of most taxa. In general, larger areas are associated with a greater complexity of environments, and species tend to respond to this condition (Taniguchi et al. 2003, Graham & Nash 2013). Nevertheless, the components of environmental complexity and area have independent effects on biological structure (Matias et al. 2010). In addition to affecting the distribution of organisms, the size of a fragment also acts on the processes that determine it (Pacheco et al. 2012). Martins et al. (2007) could only confirm the hypothesis that pool size influences the community structure in pools that were in a late successional stage. The result shows that in addition to an effect of covering of the pool surface on the structure of the assemblages, this process occurs as a function of pool size.

In summary, this study showed that for molluscan assemblages, rock pools vary between sites and the pool size cannot explain the variation among pools within a site. Considering the inherent relationship between molluscs and substrate and that the substrate influences environmental complexity, it is possible that the association between these components explains the distribution of the assemblages. Although the effect of pool size as the primary source of variability in the structure of these assemblages remains misunderstood, it must to influence the processes that determine it. The probable explanation is that pool size influences the structural complexity of this environment, which in turn affects the biological structure. This condition supports the general idea that rock pools are complex habitats driven by the interaction of many physical and biological factors. In addition, macroscale components, such as the estuarine plume discharge, can also influence distribution patterns in these systems. Thus, larger scale studies with a multivariate approach can help clarify the structuring processes of molluscan assemblages in rock pools.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001 (CAPES 1599287). We especially thank Laboratório de Invertebrados Marinhos do Ceará - LIMCE team for technical support.

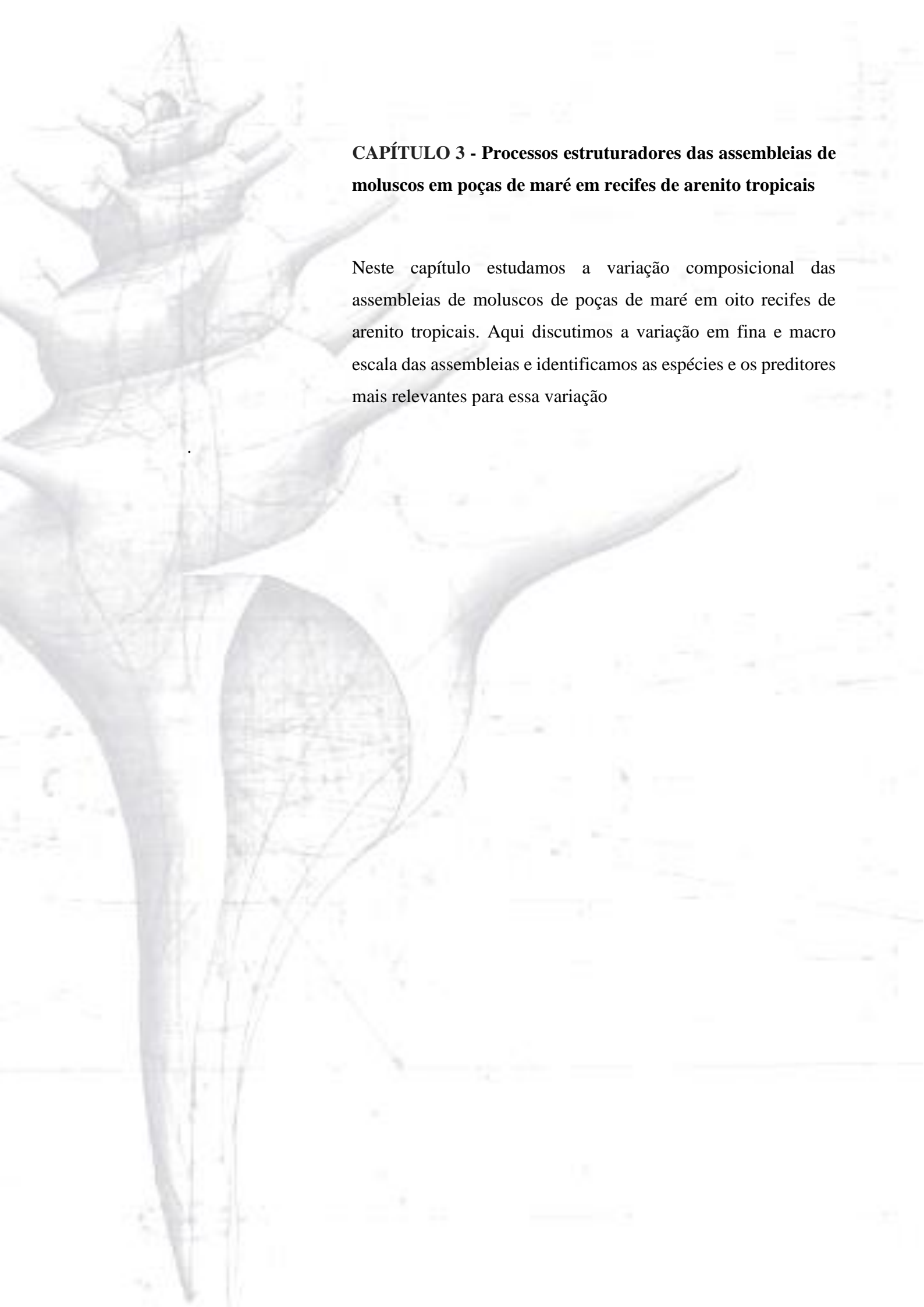
MOLLUSCAN ASSEMBLAGES IN INTERTIDAL ROCK POOLS

LITERATURE CITED

- Araújo, R., I. Sousa-Pinto, I. Bárbara & V. Quintino. 2006. Macroalgal communities of intertidal rock pools in the northwest coast of Portugal. *Acta Oecol.* 30:192–202.
- Arey, L. B. & W. J. Crozier. 1919. The sensory responses of Chiton. *J. Exp. Zool.* 29:157–260.
- Arrhenius, O. 1921. Species and area. *J. Ecol.* 9:95–99.
- Atalah, J. & T. P. Crowe. 2010. Combined effects of nutrient enrichment, sedimentation and grazer loss on rock pool assemblages. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 388:51–57.
- Ávila, S. 2003. The littoral molluscan (Gastropoda, Bivalvia and Polyplacophora) of São Vicente, Capelas (São Miguel Island, Azores): ecology and biological associations to algae. *Iberus* 21:11–33.
- Barros, K. V. S. & C. A. Rocha-Barreira. 2013. Responses of the molluscan fauna to environmental variations in a *Halodule wrightii* Ascherson ecosystem from northeastern Brazil. *An. Acad. Bras. Cienc.* 85:1397–1410.
- Barroso, C. X. & H. Matthews-Cascon. 2009. Distribuição espacial e temporal da malacofauna no estuário do rio Ceará, Ceará, Brasil. *Pan-Am. J. Aquat. Sci.* 4:79–86.
- Bennett, B. A. & C. L. Griffiths. 1984. Factors affecting the distribution, abundance and diversity of rock-pool fishes on the Cape Peninsula, South Africa. *Afr. Zool.* 19:97–104.
- Bertocci, I., R. Araújo, M. Incerá, F. Arenas, R. Pereira, H. Abreu, K. Larsen & I. Sousa-Pinto. 2012. Benthic assemblages of rock pools in northern Portugal: seasonal and between-pool variability. *Sci. Mar.* 76:781–789.
- Bezerra, L. A. V., A. A. Padial, F. B. Mariano, D. S. Garcez & J. I. Sánchez-Botero. 2017. Fish diversity in tidepools: assembling effects of environmental heterogeneity. *Environ. Biol. Fishes* 100: 551–563.
- Borthagaray, A. I. & A. Carranza. 2007. Mussels as ecosystem engineers: their contribution to species richness in a rocky littoral community. *Acta Oecol.* 31:243–250.
- Bowden, D. A., A. A. Rowden & M. J. Attrill. 2001. Effect of patch size and in-patch location on the infaunal macroinvertebrate assemblages of *Zostera marina* seagrass beds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 259:133–154.
- Brendonck, L., M. Jocqué, K. Tuytens, B. V. Timms & B. Vanschoenwinkel. 2015. Hydrological stability drives both local and regional diversity patterns in rock pool metacommunities. *Oikos* 124:741–749.
- Brendonck, L., S. Lanfranco, B. V. Timms & B. Vanschoenwinkel. 2016. Invertebrates in rock pools. In: Batzer, D. & D. Boix, editors. *Invertebrates in freshwater wetlands: an international perspective on their ecology*. Cham, Switzerland: Springer International Publishing, pp. 25–53.
- Breves, A. & F. C. Moraes. 2014. Rock pool malacofauna from a Marine Protected Area in Rio de Janeiro (Brazil). *Strombus* 21:1–9.
- Castellanos-Galindo, G. A., A. Giraldo & E. A. Rubio. 2005. Community structure of an assemblage of tidepool fishes on a tropical eastern Pacific rocky shore, Colombia. *J. Fish Biol.* 67:392–408.
- Chapman, M. G. 2005. Molluscs and echinoderms under boulders: tests of generality of patterns of occurrence. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 325:65–83.
- Chargulaf, C. A., K. A. Townsend & I. R. Tibbetts. 2011. Community structure of soft sediment pool fishes in Moreton Bay, Australia. *J. Fish Biol.* 78:479–494.
- Christofoletti, R. A., C. K. Takahashi, D. N. Oliveira & A. A. V. Flores. 2011. Abundance of sedentary consumers and sessile organisms along the wave exposure gradient of subtropical rocky shores of the south-west Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 91:961–967.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18:117–143.
- Clarke, K. R. & R. M. Warwick. 2001. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 216:265–278.
- Coleman, B. D. 1981. On random placement and species-area relations. *Math. Biosci.* 54:191–215.
- Coutinho, R., L. E. Yaginuma, F. Siviero, J. C. Q. P. dos Santos, M. S. López, R. A. Christofoletti, F. Berchez, N. P. Ghilardi-Lopes, C. E. L. Ferreira, J. E. A. Gonçalves, B. P. Masi, M. D. Correia, H. H. Sovierzoski, L. F. Skinner & I. R. Zalmon. 2016. Studies on benthic communities of rocky shores on the Brazilian coast and climate change monitoring: status of knowledge and challenges. *Braz. J. Oceanogr.* 64:27–36.
- Cunha, E. A., R. A. A. Carvalho, C. Monteiro-Neto, L. E. S. Moraes & M. E. Araújo. 2008. Comparative analysis of tidepool fish species composition on tropical coastal rocky reefs at State of Ceará, Brazil. *Iheringia Ser. Zool.* 98:379–390.
- Davis, J. 2000. Spatial and seasonal patterns of habitat partitioning in a guild of southern California tidepool fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 196:253–268.
- Dudgeon, S. & P. S. Petraitis. 2001. Scale-dependent recruitment and divergence of intertidal communities. *Ecology* 82:991–1006.
- Dye, A. H. 1993. Recolonization of intertidal macroalgae in relation to gap size and molluscan herbivory on a rocky shore on the east coast of southern Africa. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 95:263–271.
- Firth, L. B., M. Schofield, F. J. White, M. W. Skov & S. J. Hawkins. 2014. Biodiversity in intertidal rock pools: informing engineering criteria for artificial habitat enhancement in the built environment. *Mar. Environ. Res.* 102:122–130.
- Fox, J. & G. Monette. 1992. Generalized collinearity diagnostics. *J. Am. Stat. Assoc.* 87:178–183.
- Fox, J. & S. Weisberg. 2018. *An R companion to applied regression*, 3rd edition. Thousand Oaks, CA: Sage. 608 pp.
- Franzén, M., O. Schweiger & P. E. Betzholtz. 2012. Species-area relationships are controlled by species traits. *PLoS One* 7:e37359.
- Ganning, B. 1971. Studies on chemical, physical and biological conditions in Swedish rockpool ecosystems. *Ophelia* 9:51–105.
- Godinho, W. O. & T. M. C. Lotufo. 2010. Local v. microhabitat influences on the fish fauna of tidal pools in north-east Brazil. *J. Fish Biol.* 76:487–501.
- Gotelli, N. J. & A. M. Ellison. 2011. *Princípios de estatística em ecologia*, 1st edition. Porto Alegre, Brazil: Artmed. 528 pp.
- Graham, N. A. J. & K. L. Nash. 2013. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs* 32:315–326.
- Heath, M. R., D. C. Speirs & J. H. Steele. 2014. Understanding patterns and processes in models of trophic cascades. *Ecol. Lett.* 17:101–114.
- Houbrick, J. R. 1974. Growth studies of the genus *Cerithium* (Gastropoda: Prosobranchia) with notes on ecology and microhabitats. *Nautilus* 81:14–27.
- Huggett, J. & C. L. Griffiths. 1986. Some relationships between elevation, physicochemical variables and biota of intertidal rock pools. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 29:189–197.
- Jörger, K. M., R. Meyer & I. S. Wehrtmann. 2008. Species composition and vertical distribution of chitons (Mollusca: Polyplacophora) in a rocky intertidal zone of the Pacific coast of Costa Rica. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 88:807–816.
- Kennish, M. J. 2002. Environmental threats and environmental future of estuaries. *Environ. Conserv.* 29:78–107.
- Keough, M. J. 1984. Effects of patch size on the abundance of sessile marine invertebrates. *Ecology* 65:423–437.
- Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84:177–192.
- Legrand, E., P. Riera, L. Pouliquen, O. Bohner, T. Cariou & S. Martin. 2018. Ecological characterization of intertidal rockpools: seasonal and diurnal monitoring of physico-chemical parameters. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 17:1–10.
- Lobato, C. M. C., B. E. Soares, T. O. R. Begot & L. F. A. Montag. 2016. Tidal pools as habitat for juveniles of the goliath grouper

SOUZA AND MATTHEWS-CASCON

- Epinephelus itajara* (Lichtenstein, 1822) in the Amazonian coastal zone. Brazil. *Nat. Conserv.* 14:20–23.
- Lomolino, M. V. 2000. Ecology's most general, yet protean 1 pattern: the species-area relationship. *J. Biogeogr.* 27:17–26.
- Machado, F. S., R. M. Macieira, M. A. Zuluaga-Gómez, A. F. Costa, E. M. C. Mesquita & T. Giarrizzo. 2015. Checklist of tidepool fishes from Jericoacoara National Park, southwestern Atlantic, with additional ecological information. *Biota Neotrop.* 15:1–9.
- Macieira, R. M. & J. C. Joyeux. 2011. Distribution patterns of tidepool fishes on a tropical flat reef. *Fish Bull.* 109:305–315.
- Marcus, E. & E. Marcus. 1960. On *Tricolia affinis* cruenta. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo. *Zoologia* 23:171–211.
- Marcus, E. & E. Marcus. 1964. On *Cerithium atratum* (Born, 1778) (Gastropoda: Prosobranchia). *Bull. Mar. Sci.* 14:494–510.
- Martinez, A., L. Mendes & T. Leite. 2012. Spatial distribution of epibenthic molluscs on a sandstone reef in the northeast of Brazil. *Braz. J. Biol.* 72:287–298.
- Martins, G. M., S. J. Hawkins, R. C. Thompson & S. R. Jenkins. 2007. Community structure and functioning in intertidal rock pools: effects of pool size and shore height at different successional stages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 329:43–55.
- Masterson, P. E., F. Arenas, R. C. Thompson & S. R. Jenkins. 2008. Interaction of top down and bottom up factors in the rocky intertidal: effects on early successional macroalgal community composition, abundance and productivity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 363:12–20.
- Matias, M. G., A. J. Underwood, D. F. Hochuli & R. A. Coleman. 2010. Independent effects of patch size and structural complexity on diversity of benthic macroinvertebrates. *Ecology* 91:1908–1915.
- Matthews-Cascon, H. & T. M. C. Lotufo. 2006. Biota marinha da costa oeste do Ceará. Brasília, Brazil: MMA. 248 pp.
- Matthews-Cascon, H., C. B. Kotzian & H. Matthews. 1986. Nota preliminar sobre a desova de *Cerithium atratum* (Born, 1778) (Mollusca: Gastropoda). *Arq. Cienc. Mar.* 25:33–39.
- Meager, J. J., I. Williamson & C. R. King. 2005. Factors affecting the distribution, abundance and diversity of fishes of small, soft-substrata tidal pools within Moreton Bay, Australia. *Hydrobiologia* 537:71–80.
- Meirelles, C. A. O. & H. Matthews-Cascon. 2003. Relations between shell size and radula size in marine Prosobranchs (Mollusca: Gastropoda). *Thalassas* 19:45–53.
- Metaxas, A. & R. E. Scheibling. 1993. Community structure and organization of tidepools. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 98:187–198.
- Morais, J. O. 1967. Contribuição ao estudo dos “Beach-Rocks” do nordeste do Brasil. *Trop. Oceanogr.* 9:1679–3013.
- Moreira Filho, H. 1960. Diatomáceas no trato digestivo de *Tegula viridula* Gmelin. *Bol. Univ. Paran. Botânica.* 1:1–23.
- Moyle, P. B., J. R. Lund, W. A. Bennett & W. E. Fleenor. 2010. Habitat variability and complexity in the upper San Francisco estuary. *San Franc. Estuary Watershed Sci.* 8:1–24.
- Netto, S. A., M. J. Attrill & R. M. Warwick. 2003. The relationship between benthic fauna, carbonate sediments and reef morphology in reef-flat tidal pools of Rocas Atoll (north-east Brazil). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 83:425–432.
- Noël, L. M. L. N., S. J. Hawkins, S. R. Jenkins & R. C. Thompson. 2009. Grazing dynamics in intertidal rockpools: connectivity of microhabitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 370:9–17.
- Ourives, T. M., A. E. Rizzo & G. Boehs. 2011. Composition and spatial distribution of the benthic macrofauna in the Cachoeira River estuary, Ilhéus, Bahia, Brazil. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 46:17–25.
- Pacheco, A. S., M. Thiel, M. E. Oliva & J. M. Riascos. 2012. Effects of patch size and position above the substratum during early succession of subtidal soft-bottom communities. *Helgol. Mar. Res.* 66:523–536.
- Palmer, M. W. & P. S. White. 1994. Scale dependence and the species-area relationship. *Am. Nat.* 144:717–740.
- Pereira, P. H. C., P. C. Biasi & G. B. Jacobucci. 2010. Dinâmica populacional e distribuição espacial de *Tricolia affinis* (Mollusca: Gastropoda) associados a *Sargassum* spp. no litoral norte de São Paulo. *Rev. Bras. Zool.* 12:7–16.
- Rabelo, E. F., M. D. O. Soares, L. E. A. Bezerra & H. Matthews-Cascon. 2015. Distribution pattern of zoanths (Cnidaria: Zoantharia) on a tropical reef. *Mar. Biol. Res.* 11:584–592.
- Ricklefs, R. E. & I. J. Lovette. 1999. The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *J. Anim. Ecol.* 68:1142–1160.
- Rios, E. D. C. 2009. Compendium of Brazilian sea shells, 1st edition. Rio Grande, RS: Evangraf. 676 pp.
- Rodrigues, G. L. R. & S. R. Absalão. 2005. Shell colour polymorphism in the chiton *Ischnochiton striolatus* (Gray, 1828) (Mollusca: Polyplacophora) and habitat heterogeneity. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 85:543–548.
- RStudio Team. 2016. RStudio: integrated development for R. Boston, MA: RStudio, Inc. Available at: <http://www.rstudio.com/>.
- Scrosati, R. A., B. van Genne, C. S. Heaven & C. A. Watt. 2011. Species richness and diversity in different functional groups across environmental stress gradients: a model for marine rocky shores. *Ecography* 34:151–161.
- Stephenson, T. A. & A. Stephenson. 1949. The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *J. Ecol.* 37:289–305.
- Tanaka, M. O. & F. P. P. Leite. 2003. Spatial scaling in the distribution of macrofauna associated with *Sargassum stenophyllum* (Mertens) Martius: analyses of faunal groups, gammarid life habits, and assemblage structure. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 293:1–22.
- Taniguchi, H., S. Nakano & M. Tokeshi. 2003. Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshw. Biol.* 48:718–728.
- Underwood, A. J. & G. A. Skilleter. 1996. Effects of patch-size on the structure of assemblages in rock pools. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 197:63–90.
- Underwood, A. J. 1976. Analysis of patterns of dispersion of intertidal prosobranch gastropods in relation to macroalgae and rock-pools. *Oecologia* 25:145–154.
- Underwood, A. J. 1997. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 504 pp.
- Vasconcelos, S. J. R. 2011. Dinâmica populacional dos quitons (Mollusca: Polyplacophora) da praia do Pacheco, Caucaia, Ceará, nordeste do Brasil. MSc thesis, Universidade Federal do Ceará, Ceará, Brasil. 61 pp.
- Veras, D. R. A., I. X. Martins & H. Matthews-Cascon. 2013. Mollusks: how are they arranged in the rocky intertidal zone? *Iheringia Ser. Zool.* 103:97–103.
- White, G. E., G. C. Hose & C. Brown. 2015. Influence of rock-pool characteristics on the distribution and abundance of inter-tidal fishes. *Mar. Ecol. (Berl.)* 36:1332–1344.
- Winter, J. G. & H. C. Duthie. 2000. Stream epilithic, epipellic and epiphytic diatoms: habitat fidelity and use in biomonitoring. *Aquat. Biol.* 34:345–353.
- Zamprogno, G. C., M. B. Costa, D. C. Barbiero, B. S. Ferreira & F. T. V. M. Souza. 2013. Gastropod communities associated with *Ulva* spp. in the littoral zone in southeast Brazil. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 41:968–978.



CAPÍTULO 3 - Processos estruturadores das assembleias de moluscos em poças de maré em recifes de arenito tropicais

Neste capítulo estudamos a variação composicional das assembleias de moluscos de poças de maré em oito recifes de arenito tropicais. Aqui discutimos a variação em fina e macro escala das assembleias e identificamos as espécies e os preditores mais relevantes para essa variação

**PROCESSOS ESTRUTURADORES DAS ASSEMBLEIAS DE MOLUSCOS EM
POÇAS DE MARÉ EM RECIFES DE ARENITO TROPICAIS**

Shayanna M. A. R. Souza* and Helena Matthews-Cascon

Laboratório de Invertebrados Marinhos do Ceará, Departamento de Biologia,

Universidade Federal do Ceará, 60455-760, Fortaleza/CE, Brazil

RESUMO: A variação composicional das assembleias é afetada por fatores ambientais, biológicos e evolutivos que atuam em diferentes escalas. Em poças de maré fatores ambientais locais, como características do substrato, parecem afetar a variação das assembleias de moluscos associadas a esses sistemas. A composição dessas assembleias também parece variar com a distância geográfica. Aqui, investigamos os processos estruturadores e a variação da composição de espécies das assembleias de moluscos em poças de maré de recifes de arenito tropicais. Nós analisamos a variação composicional das assembleias de moluscos em diferentes recifes de arenito, identificando as espécies e os preditores responsáveis por explicar essa variação. Nós explicamos a variação espacial da diversidade alfa, gama, beta e seus componentes (substituição e aninhamento). Descobrimos que assembleias de moluscos de poças de diferentes recifes variam em sua estrutura biótica. As espécies mais relevantes para essa diferenciação foram *Tegula viridula*, *Stramonita brasiliensis*, *Nerita fulgurans*, *Ischnochiton striolatus*, *Eulithidium affine*, *Fissurella clenchi*, *Lottia subrugosa*, *Mytilaster solisianus* e *Vitta virginea*. Essa variação foi explicada em fina escala pela composição textural do sedimento com predomínio de partículas de areia e grânulos e em larga escala pela variação espacial. O componente espacial exerceu maior influência sobre essa explicação do que o componente ambiental e está associado a processos biogeográficos. Esses processos atuam como filtros seletivos na composição regional e filtros biológicos parecem atuar na estrutura local das assembleias investigadas.

PALAVRAS-CHAVE: Diversidade beta. Microhabitat. Entre-marés. Atlântico sul ocidental. Estrutura da comunidade. Padrão latitudinal.

1. INTRODUÇÃO

Recifes de arenito são formações frequentes na zona costeira do nordeste brasileiro (MARTINS; COUTINHO, 1981; PINHEIRO *et al.*, 2008). Nessas formações, depressões erodidas naturalmente formam poças de maré que atuam como microcosmos da vida marinha na zona entremareal (MATTHEWS-CASCON; LOTUFO, 2006; LEGRAND *et al.*, 2018). Apesar de serem frequentes em recifes rochosos entremareais, poças de maré são menos estudadas do que substratos emergentes (METAXAS; SCHEIBLING, 1993; SOUZA; MATTHEWS-CASCON, 2020). A maior parte dos trabalhos realizados em poças de maré são sobre assembleias de peixes, sendo majoritariamente realizados em regiões temperadas do Atlântico Norte (SOUZA; MATTHEWS-CASCON, 2020). Como resultado, existem várias lacunas do conhecimento sobre processos estruturadores e composição de espécies das assembleias de invertebrados de poças de maré em recifes tropicais.

A composição de espécies das assembleias pode ser estruturada por processos de filtragem ambiental, interações interespecíficas e mudanças evolutivas associadas à ocupação de nicho (EMERSON; GILLESPIE, 2008; CORNELL; HARRISON, 2014). O efeito e a interação desses processos estruturadores influenciam a diversidade beta. A diversidade beta (β) é definida como variação da composição de espécies entre assembleias (WHITTAKER, 1960; WHITTAKER, 1972; Baselga, 2010) e fornece uma ligação direta entre a biodiversidade em escala local (diversidade alfa - α) e o conjunto regional de espécies (diversidade gama - γ) (WHITTAKER, 1960; WHITTAKER, 1972). A diversidade beta pode refletir dois fenômenos: aninhamento (*nestedness*) e substituição espacial (*turnover*) (HARRISON *et al.*, 1992; LEGENDRE, 2005; BASELGA, 2007). O aninhamento das assembleias ocorre quando as biotas de locais com menor número de espécies são subconjuntos das biotas em locais mais ricos (WRIGHT; REEVES, 1992; ULRICH; GOTELLI, 2007). A substituição espacial implica a substituição de algumas espécies por outras (QIAN *et al.*, 2005).

Os principais processos estruturadores ambientais estudados em poças de maré são dimensão da poça, temperatura, salinidade e substrato (SOUZA; MATTHEWS-CASCON, 2020). A influência de características do substrato sobre a composição das assembleias já foi demonstrada para peixes (GRIFFITHS *et al.*, 2006; COX *et al.*, 2011), macroalgas (ATALAH; CROWE, 2010) e invertebrados em recifes coralíneos (NETO *et al.*, 2003). Portanto, a relação

entre o substrato de poças de maré em recifes de arenito e as assembleias de invertebrados bentônicos a elas associadas ainda é pouco conhecida.

Entre os organismos que compõem as assembleias de invertebrados associadas a esses sistemas, os moluscos caracterizam um grupo diverso e abundante (PONDER; LINDBERG, 2008). Embora haja estudos publicados sobre moluscos em poças de maré (LAURE *et al.*, 2009; ATALAH; CROWE, 2010; BREVES; MORAES, 2014), apenas um (SOUZA; MATTHEWS-CASCON, 2019) investigou a relação entre processos estruturadores ambientais e a composição das assembleias. Entretanto, a relação entre processos estruturadores ambientais e a composição das assembleias pode atuar em escalas diferentes (CHANG; MARSHALL, 2016). O modo como os padrões se manifestam e a sua relevância dependem da escala espacial em que são observados (WIENS, 1989; CHAVE, 2013). Assim, a composição das assembleias de poças de maré pode refletir influências locais, como por exemplo o tipo de substrato, porém, influências de natureza espacial em maior escala também são importantes (LOREAU, 2000). Dessa forma, o estudo dos padrões de biodiversidade deve ser fundamentado por investigações que abordem diferentes escalas de observação.

Nesse estudo, tentamos preencher lacunas do conhecimento sobre assembleias de moluscos associadas a poças de maré em recifes de arenito tropicais no Atlântico sul ocidental. Estudamos os padrões de biodiversidade e de distribuição investigando os processos estruturadores e a variação da composição de espécies das assembleias. A biodiversidade foi descrita através das diversidades alfa, gama, beta e seus componentes (substituição e aninhamento). O padrão de distribuição foi avaliado em fina e em macro escala espacial. Assim, os objetivos desse estudo foram (i) analisar a variação composicional das assembleias de moluscos de poças de maré em diferentes recifes de arenito tropicais, (ii) identificar as espécies responsáveis por essa variação e (iii) identificar os principais preditores que explicam essa variação. Dada a inerente relação entre o substrato das poças de maré e as assembleias de moluscos associadas (SOUZA; MATTHEWS-CASCON, 2019), acreditamos que características do substrato das poças influenciarão a variação das assembleias associadas. Considerando que a distribuição das assembleias de peixes (GODINHO; LOTUFO, 2010) e moluscos (SOUZA; MATTHEWS-CASCON, 2019) parece ser melhor explicada pela variação em escala regional do que local, acreditamos que a distância geográfica será um preditor explicativo relevante.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O sistema estudado consiste em poças de maré que ocorrem em recifes de arenito distribuídos ao longo de 2,000 quilômetros de costa no nordeste do Brasil, na zona tropical do Atlântico sul ocidental (Figura 1). Esses recifes ocorrem paralelos à costa, apresentam superfície plana levemente inclinada em direção ao mar e são constituídos, principalmente, por arenito, carbonato de cálcio e óxido de ferro (BRANNER, 1904; CHAVES, 1998). Os recifes permanecem submersos durante a maré alta e expostos na maré baixa, quando poças de maré são formadas pela retenção de água em depressões no substrato.

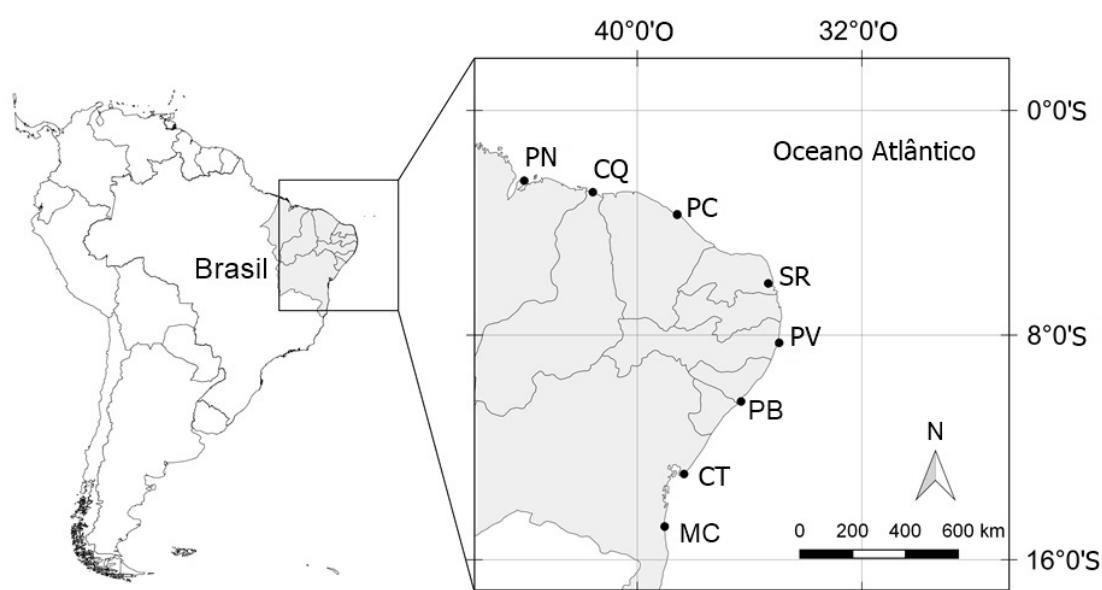


Figura. 1. Localização dos recifes estudados no litoral nordeste do Brasil: Praia de Panaquatira (PN), Praia do Coqueiro (CQ), Praia do Pacheco (PC), Praia de Santa Rita (SR), Praia do Paiva (PV), Pontal do Peba (PB), Praia de Catussaba (CT) e Praia Me Ache (MC)

O estudo foi realizado em 78 poças de maré de oito recifes de arenito (Tabela 1) durante a maré baixa (variando de -0,1 a 0,3 m), quando as poças estavam completamente isoladas do oceano e umas das outras. Esses recifes foram escolhidos devido a abundância de poças de maré e pela relativa facilidade de acesso. As poças analisadas no estudo foram caracterizadas como depressões naturalmente erodidas em matrizes rochosas que, devido ao aprisionamento de

massas d'água, abrigam comunidades biológicas (GANNING, 1971; BRENDONCK *et al.*, 2016). Além disso, as poças de maré apresentavam fundo rochoso, presença de macroalgas, areia, seixos e pedras.

Tabela 1. Localização dos recifes de arenito estudados. São mostrados: local (abreviação), município, estado e coordenadas geográficas de cada recife

Local	Município - Estado	Latitude	Longitude
Praia de Panaquatira (PN)	São José de Ribamar - Maranhão	02°29'	44°01'
Praia do Coqueiro (CQ)	Luís Correia – Piauí	02°54'	41°34'
Praia do Pacheco (PC)	Caucaia – Ceará	03°41'	38°37'
Praia de Santa Rita (SR)	Extremoz – Rio Grande do Norte	05°69'	35°19'
Praia do Paiva (PV)	Cabo de Sto. Agostinho - Pernambuco	08°16'	34°56'
Praia Pontal do Peba (PB)	Piaçabuçu - Alagoas	10°21'	36°17'
Praia de Catussaba (CT)	Salvador – Bahia	12°56'	38°20'
Praia Me Ache (MC)	Ilhéus - Bahia	14°49'	39°01'

2.2 Amostragem dos dados

Foram amostrados parâmetros de tamanho (comprimento, largura e profundidade), percentual de cobertura e sedimento. O comprimento foi medido na maior extensão da poça e a largura perpendicularmente ao ponto médio do eixo do comprimento. Comprimento e largura foram usados para calcular a área superficial (CASTELLANOS-GALINDO *et al.*, 2005). A profundidade média foi estimada a partir de três medidas tomadas em pontos equidistantes ao longo do eixo do comprimento (CUNHA *et al.*, 2008). O volume foi estimado multiplicando a área pela profundidade média (CASTELLANOS-GALINDO *et al.*, 2005). O percentual de cobertura foi mensurado através de um amostrador de 30x30 cm seccionado em 25 subquadrados. Este amostrador foi posicionado em três pontos equidistantes ao longo do comprimento da poça (BERTOCCI *et al.*, 2012). Em cada ponto o percentual de cobertura foi avaliado através dos métodos não-destrutivos de estimativa visual (DETHIER *et al.*, 1993) e de fotografias. A estimativa visual foi obtida através da contagem de secções por tipo de substrato observado. Para esta contagem foi considerado o substrato predominante em cada secção:

rocha, macroalga, areia, cascalho e outros (Ascidiacea, Cnidaria, Porifera e demais organismos de distribuição agregada). O Índice de Heterogeneidade Ambiental (IHA) foi calculado como $IHA = (\sum_{i=1}^5 ai \times pi) / (N+1)$ (onde: ai = porcentagem relativa da cobertura, pi = valor ponderado de i , e N = número de substratos na poça) (BEZERRA *et al.*, 2017). Amostras de sedimento (aproximadamente 200 gramas) foram coletadas para caracterização granulométrica. No laboratório, o sedimento foi colocado em um béquer e seco em estufa à temperatura de 60°C por 48h ou até a total secagem do material. A análise granulométrica foi obtida através do processo de peneiramento para a fração grossa (partículas de diâmetro $\geq 0,074$ mm) e sedimentação para a fração fina (partículas com diâmetro $<0,074$ mm). Os procedimentos foram realizados de acordo com o método de ensaio “Solo – Análise Granulométrica” – NBR 7181 (ABNT, 2016). A composição textural do sedimento foi classificado segundo o tamanho médio dos grãos em seixos (4–64 mm), grânulos (2–4 mm), areias (0.064–2 mm) e finos (<0.064 mm), de acordo com a escala de Wentworth (1922).

Toda a malacofauna presente na poça foi retirada manualmente com auxílio de pinça e espátula e lavada em peneira com malha de 0,5 mm. Blocos soltos (seixos e pedras) foram revirados para garantir a retirada de todos os organismos. As amostras foram refrigeradas por 24 horas e posteriormente preservadas em etanol a 70%. As amostras foram processadas em laboratório usando um estereomicroscópio e todos os organismos foram identificados com o menor nível taxonômico possível.

2.3 Variáveis preditoras

Para minimizar possível colinearidade nas técnicas de ordenação, correlacionamos as variáveis locais. Quando a correlação entre duas variáveis foi alta ($r > 0.7$) selecionamos apenas uma de acordo com a importância para a diversidade de poças de maré relatada na literatura (e.g. BEZERRA *et al.*, 2017). Ao fim, apenas sete variáveis morfométricas e de características do substrato foram mantidas (profundidade, área, IHA, seixos, grânulos, areia e finos) para futuras relações com a diversidade de moluscos. Em seguida, padronizamos essas variáveis em média zero e desvio padrão um para retirar o efeito de diferentes unidades de medida (BLANCHET *et al.*, 2008).

A variável espacial preditora da estrutura das assembleias foi construída a partir de mapas de autovetores espaciais capazes de capturar processos biogeográficos (dependentes de cada recife) e locais (entre poças do mesmo recife). A quantificação dos preditores espaciais

foi realizada através de mapas de autovetores assimétricos (AEM) (BLANCHET *et al.*, 2008) para acomodar a distância real entre poças de diferentes praias. Tais autovetores são relacionados com processos biogeográficos quando apresentam altos autovalores e locais quando apresentam baixos autovalores (GRIFFITH; PERES-NETO, 2006). Para evitar viés relacionado ao número de autovetores utilizamos como variável preditora espacial apenas aqueles espacialmente estruturados (DRAY *et al.*, 2012). Para isso, coeficientes de Moran's I foram calculados para cada AEM, selecionando aqueles com autocorrelação espacial significativa ($p < 0.05$) (BLANCHET *et al.*, 2011). Por fim foram selecionados nove autovetores relacionados a processos biogeográficos (AEM-1 a AEM-9) e seis a locais (AEM-18, AEM-27, AEM-30, AEM-31, AEM-43 e AEM-45) (S1 e S2 - material suplementar), usados como preditores espaciais.

2.4 Composição das assembleias

Diversidades alfa, gama, beta e seus componentes (substituição e aninhamento) foram investigadas nas poças dos oito recifes estudados. As diversidades alfa e gama foram estimadas, respectivamente, como a riqueza média de espécies nas poças de maré amostradas e a riqueza total de espécies em cada local. A diversidade beta (β_{total}), substituição ($\beta_{replacement}$) e aninhamento ($\beta_{abundance\ difference}$) foram quantificados a partir da dissimilaridade de bray-curtis (Podani *et al.*, 2013). Para estimar o valor de β_{total} , $\beta_{abundance\ difference}$ e $\beta_{replacement}$ de cada poça maré seguimos a abordagem proposta por Anderson *et al.*, (2006).

2.5 Análise dos dados

Análises de variância multivariada permutacional (PERMANOVA, com 9999 permutações, $\alpha \leq 0.05$, ANDERSON, 2001) foram utilizadas para avaliar diferenças nas condições ambientais e na composição de espécies nas poças de maré dos oito recifes de arenito estudados.

Para sumarizar as condições ambientais e a estrutura das assembleias das poças de maré entre os recifes utilizamos análises de coordenadas principais (PCoA) com as variáveis preditoras ambientais e com os dados de β_{total} .

O procedimento SIMPER (SIMilarity PERcentage) (CLARKE, 1993) foi usado para identificar a contribuição percentual (%) de cada táxon para as medidas de dissimilaridade de

Bray-Curtis entre os grupos. Um táxon foi considerado importante se sua contribuição para o percentual total de dissimilaridade foi maior ou igual a 3% (BERTOCCI *et al.*, 2012).

Para investigar a potencial influência de condições ambientais (E) e distância espacial (S) na estrutura taxonômica de moluscos de poças de maré utilizamos análises de particionamento de variância para os dados de composição local (análise de redundância parcial - pRDA) e diversidade beta (análise canônica de coordenadas principais parcial - pCAP). Para isso os dados de abundância foram transformados em Hellinger para diminuir o viés causado por amostras com muito zeros (LEGENDRE; GALLAGHER, 2001). As variáveis ambientais e espaciais foram selecionadas previamente pelo método *forward* antes de rodar a pRDA e pCAP. Essa seleção prévia permite uma interpretação mais realística da importância das variáveis preditoras (BLANCHET *et al.*, 2008). As análises de particionamento foram divididas em quatro componentes que explicam a composição taxonômica e diversidade beta: (i) puramente ambiental (E|S), (ii) puramente espacial (S|E), (iii) ambiente espacialmente estruturado (ES) e (iv) não explicada (UN). Seguindo as recomendações de Peres-Neto *et al.*, (2006) estimamos os coeficientes ajustados de determinação ($AdjR^2$).

3. RESULTADOS

Um total de 3.154 espécimes foram registrados nas 78 poças de maré dos oito recifes de arenito estudados. Foram encontradas três classes de moluscos: Bivalvia, Gastropoda e Polyplacophora, compreendendo 27 famílias, 43 gêneros e 56 espécies. A classe Bivalvia representou 21.43% das espécies encontradas, Gastropoda representou 73.21% e Polyplacophora representou 5.36%. Columbelloidea foi a família mais representativa em termos de número de espécies (7), seguida por Muricidae (6) e Mytilidae (5) (S3 – material suplementar). Nenhuma das espécies registradas ocorreu em todos os locais e em 5 poças investigadas [uma poça no recife da Praia do Paiva (PV), uma em Pontal do Peba (PB) e três poças na Praia de Catussaba (CT)] não foram encontrados moluscos.

As poças sem registros de moluscos de PV e PB apresentaram substrato predominantemente arenoso e com baixo percentual macroalgal e as de CT substrato 100%

rochoso, sem presença de alga, areia ou cascalho. As poças de maré de CQ, SR e CT foram caracterizadas por substrato predominantemente rochoso, as de PC por elevado recobrimento macroalgal e PB por recobrimento arenoso (Figura 2a). O sedimento de todas as poças de maré estudadas apresentou predomínio de partículas de areia, com tamanho médio de grãos entre 0.064 mm e 2 mm. O sedimento das poças de PC, PV e PB apresentou aproximadamente 30% de partículas de seixos (4–64 mm) e grânulos (2–4 mm) (Figura 2b).

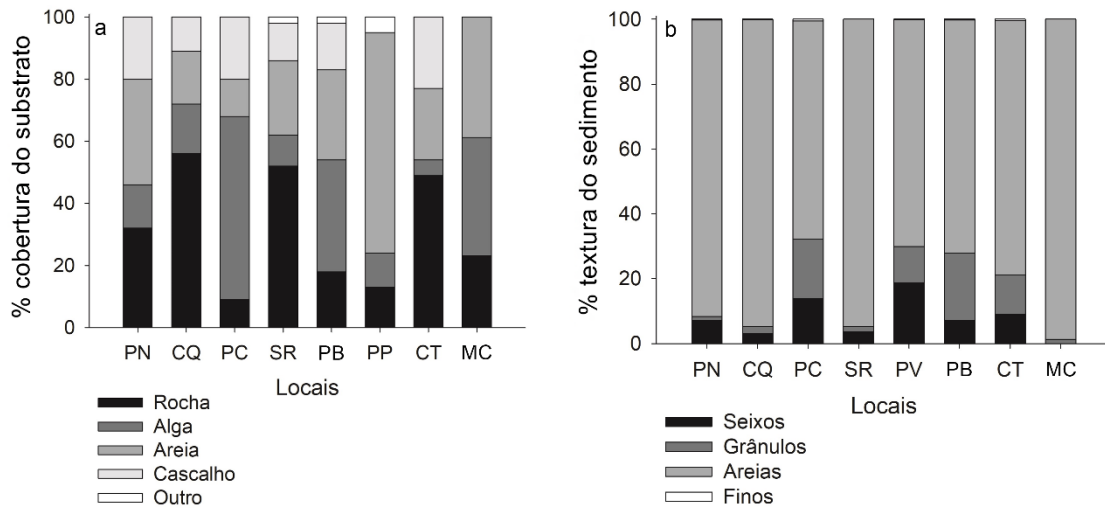


Figura 2. Percentual médio de cobertura do substrato (a) e percentual médio da composição textural do sedimento (b) das poças de maré nos locais estudados: Praia de Panaquatira (PN), Praia do Coqueiro (CQ), Praia do Pacheco (PC), Praia de Santa Rita (SR), Praia do Paiva (PV), Pontal do Peba (PB), Praia de Catussaba (CT) e Praia Me Ache (MC) O item “Outro” inclui cobertura por Ascidiacea, Cnidaria e Porifera.

Os maiores valores de diversidade alfa (Figura 3a) e gama (Figura 3b) foram observados na latitude intermediária (SR), mostrando uma relação parabólica. O principal componente explicativo da diversidade beta foi a substituição (Figura 3c).

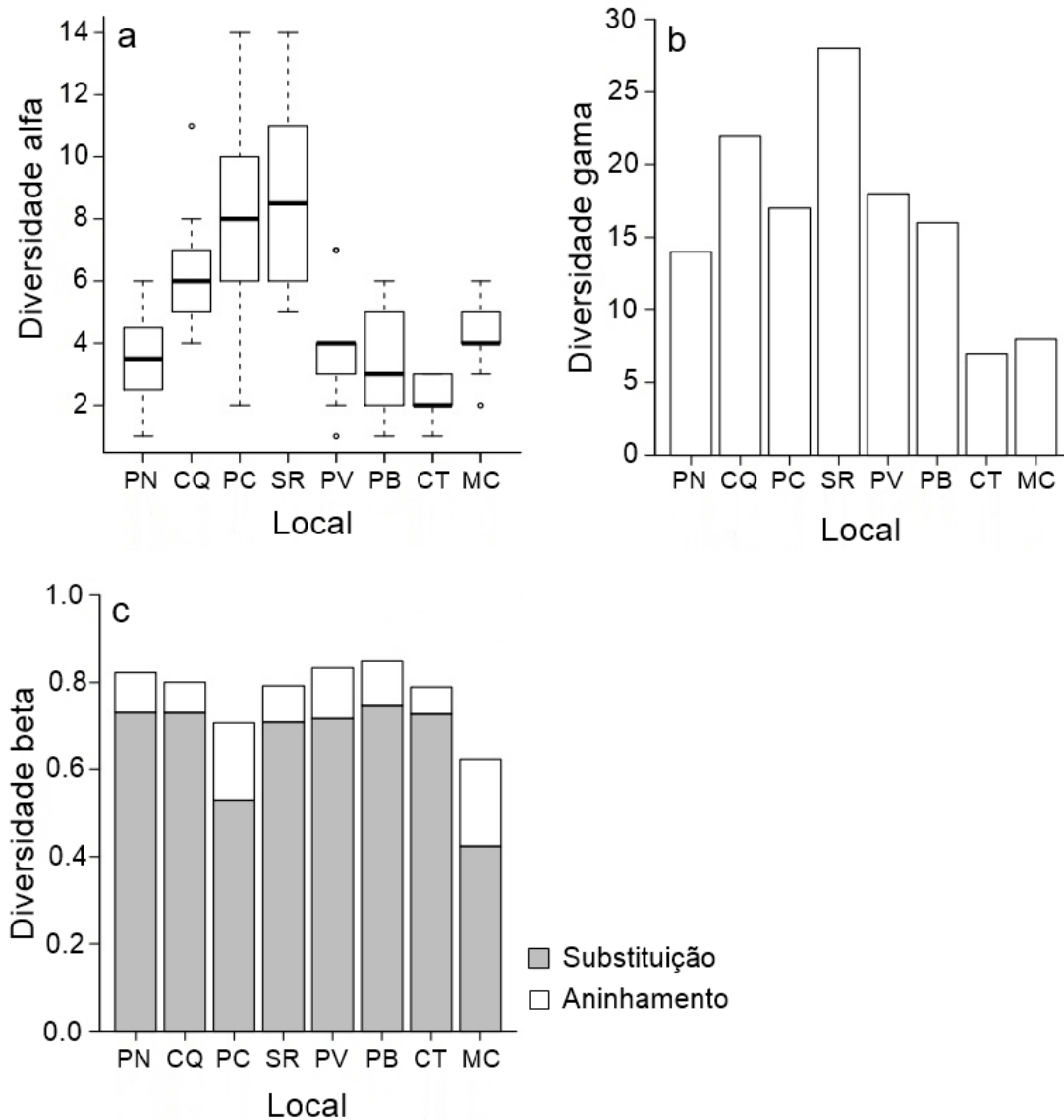


Figura 3. Diversidade alfa (a - riqueza média nas poças de maré amostradas em cada local), gama (b - riqueza total em cada local) e beta (c – particionamento dos componentes da diversidade beta: substituição e aninhamento) das poças de maré nos locais estudados: Praia de Panaquatira (PN), Praia do Coqueiro (CQ), Praia do Pacheco (PC), Praia de Santa Rita (SR), Praia do Paiva (PV), Pontal do Peba (PB), Praia de Catussaba (CT) e Praia Me Ache (MC)

As poças dos oito recifes apresentaram diferentes condições ambientais (PERMANOVA: $F_{7,64}=3.4$, $R^2 = 27.1\%$, $p = 0.001$, Figura 4a) e de composição de espécies (PERMANOVA: $F_{7,64}=9.8$, $R^2 = 51.8\%$, $p < 0.001$, Figura 4b). Segundo as condições ambientais os agrupamentos não foram evidentes, entretanto, os pontos situados na região inferior direita caracterizam poças com predomínio ($\geq 90\%$) de partículas de areia (PN, CQ, SR e MC) (Figura 4a). As poças de CQ, PV e MC mostraram agrupamento intergrupo para diversidade beta, havendo separação entre grupos (Figura 4b).

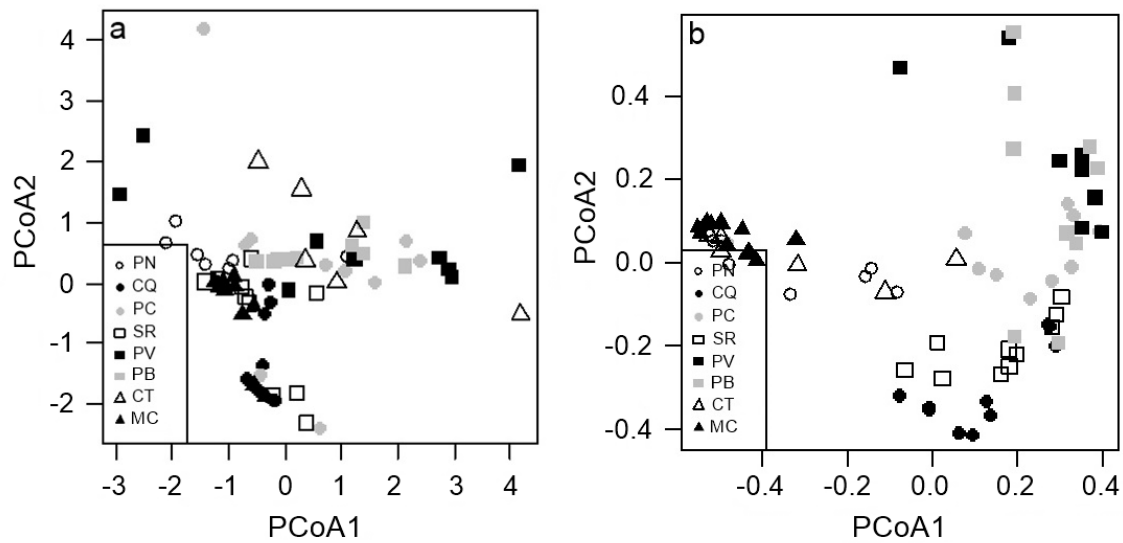


Figura 4. Análise de coordenadas principais baseadas na matriz de dissimilaridade de bray-curtis com os dados de condições ambientais (a) e β_{total} (b) das poças de maré nos locais estudados: Praia de Panaquatira (PN), Praia do Coqueiro (CQ), Praia do Pacheco (PC), Praia de Santa Rita (SR), Praia do Paiva (PV), Pontal do Peba (PB), Praia de Catussaba (CT) e Praia Me Ache (MC)

A análise SIMPER (Tabela 2) identificou nove espécies como mais relevantes (com contribuição $\geq 3\%$ na dissimilaridade percentual) para a discriminação entre locais. Coletivamente, essas espécies [*Tegula viridula* (n=461), *Stramonita brasiliensis* (418), *Nerita fulgurans* (401), *Ischnochiton striolatus* (154), *Eulithidium affine* (160), *Fissurella clenchi* (185), *Lottia subrugosa* (165), *Mytilaster solisianus* (110) e *Vitta virgínea* (82)] contribuíram com mais de 70% da dissimilaridade total.

Tabela 2. Contribuição (%) de táxons individuais das assembleias de moluscos de poças de maré para dissimilaridade média de Bray-Curtis entre os locais estudados: Praia de Panaquatira (PN), Praia do Coqueiro (CQ), Praia do Pacheco (PC), Praia de Santa Rita (SR), Praia do Paiva (PV), Pontal do Peba (PB), Praia de Catussaba (CT) e Praia Me Ache (MC). Apenas os táxons contribuindo com $\geq 3\%$ na dissimilaridade total estão incluídos

Espécie	Abundância média								Contribuição (%)	Cumulativo (%)
	PN	CQ	PC	SR	PV	PB	CT	MC		
<i>Tegula viridula</i>	0	5.5	13.7	17.7	7.3	1.9	0	0	15.64	15.64
<i>Stramonita brasiliensis</i>	3.75	1.2	1.2	0.4	0.1	0	2.6	33.3	11.84	27.48
<i>Nerita fulgurans</i>	0	40	0	0.1	0	0	0	0	10.60	38.08
<i>Ischnochiton striolatus</i>	0	0.2	5.9	0.6	7.4	1.3	0	0	8.32	46.39
<i>Eulithidium affine</i>	0	0.8	10	3.8	1	0.2	0.2	0	6.08	52.48

<i>Fissurella clenchi</i>	0	0.2	1.7	0.2	0	0	0	16.4	5.77	58.25
<i>Lottia subrugosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	16.5	5.10	63.35
<i>Mytilaster solisianus</i>	0	0	0	0	0	0	11	0	4.22	67.57
<i>Vitta virginea</i>	5	2.7	0	1.5	0	0	0	0	3.75	71.32

Seis autovetores espaciais e as variáveis grânulos e areia explicaram significativamente a composição taxonômica e a diversidade beta das assembleias de moluscos das poças de maré investigadas. AEM-2 explicou 6% da composição taxonômica e 8% da diversidade beta (Tabela 3) e está correlacionado a algum processo que atua na longitude (S2 – material suplementar). AEM-6 explicou 8.5% da composição taxonômica e 17% da diversidade beta (Tabela 3) e está correlacionado a algum processo que atua na latitude (S2 – material suplementar). As variáveis espaciais identificadas estão relacionadas a processos biogeográficos (S1 – material suplementar). Composição taxonômica e diversidade beta também foram significativamente relacionadas às variáveis ambientais grânulos (6% e 10% respectivamente) e areia (4% de explicação em cada) (Tabela 3).

Tabela 3. Análise de redundância parcial (pRDA) explicando variação na composição taxonômica e diversidade beta das assembleias de moluscos com base nos autovetores espaciais e preditores ambientais locais. Valores significativos são mostrados em destaque

Variáveis	Composição taxonômica			β_{total}		
	$R^2_{\text{adj.}}$	<i>F</i>	<i>P</i>	$R^2_{\text{adj.}}$	<i>F</i>	<i>p</i>
AEM-1	4.37	3.66	0.001	4.1	4.00	0.007
AEM-2	5.8	4.75	0.001	7.9	7.29	0.001
AEM-3	1.7	1.62	0.078	1.6	1.74	0.128
AEM-4	2.5	2.31	0.008	2.7	2.76	0.037
AEM-5	3.1	2.67	0.001	2.6	2.75	0.028
AEM-6	8.5	6.56	0.001	17.0	14.34	0.001
AEM-7	2.9	2.63	0.003	2.7	2.74	0.030
AEM-8	1.3	1.23	0.246	0.6	0.71	0.583
AEM-9	1.3	1.23	0.221	1.6	1.81	0.097
AEM-18	1.4	1.28	0.230	1.9	2.08	0.089

AEM-27	1.0	1.00	0.422	0.5	0.55	0.717
AEM-30	1.1	1.09	0.344	0.1	0.20	0.937
AEM-31	0.6	0.55	0.860	0.4	0.51	0.748
AEM-43	0.4	0.36	0.931	0.2	0.24	0.932
AEM-55	1.1	1.04	0.411	0.8	0.94	0.429
Área	2.0	1.54	0.073	1.61	1.32	0.257
Profundidade	1.1	0.89	0.549	1.2	1.04	0.348
IHA	1.3	1.00	0.435	0.6	0.56	0.668
Seixos	1.1	1.03	0.401	0.7	0.60	0.654
Grânulos	5.8	4.31	0.001	10.4	8.18	0.001
Areia	3.8	2.92	0.002	4.4	3.60	0.012
Argila	1.6	1.23	0.253	1.6	1.34	0.229

Composição local (Figura 5a) e diversidade beta (Figura 5b) das poças de maré de PV e PB parecem relacionadas a maior quantidade de seixos e grânulos. Assembleias de diferentes locais são potencialmente influenciadas por poças com menor quantidade de areia. Nas poças CQ, SR e MC tanto a composição local como a diversidade beta são pouco relacionadas com as variáveis preditoras avaliadas (Figura 5a e b).

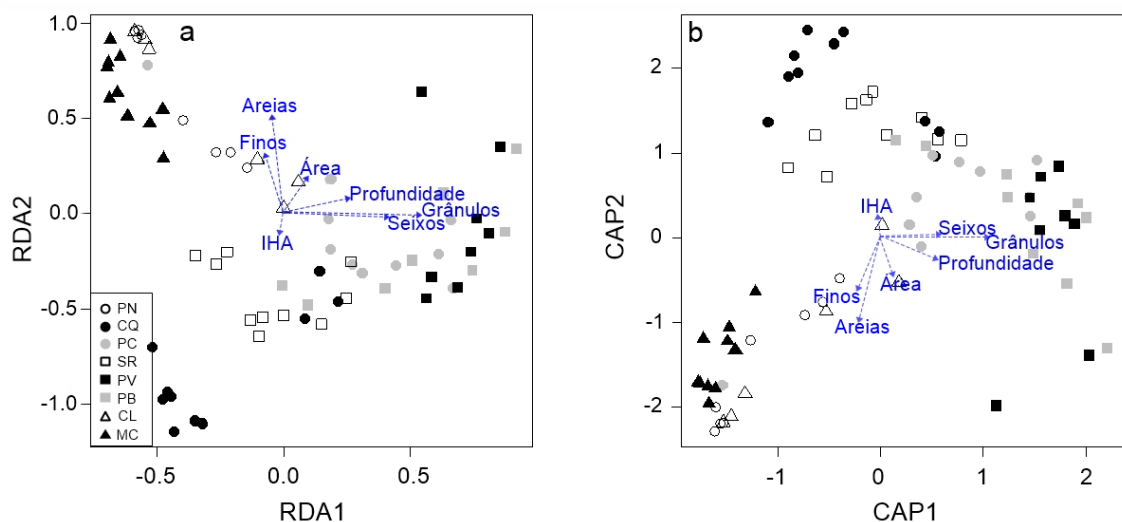


Figura.5. Potencial de influência das condições ambientais sobre a composição local (a) e diversidade beta (b) dos moluscos associados às poças de maré nos locais estudados: Praia de Panaquatira (PN), Praia do Coqueiro (CQ), Praia do Pacheco (PC), Praia de Santa Rita (SR), Praia do Paiva (PV), Pontal do Peba (PB), Praia de Catussaba (CT) e Praia do Sul (SL). Estão representados: área, profundidade, Índice de Heterogeneidade Ambiental (IHA), seixos, grânulos, areia e argila

Composição taxonômica e diversidade beta foram explicadas principalmente pelo componente espacial (Tabela 4). Diversidade beta (β_{total}) (18%) e turnover ($\beta_{\text{replacement}}$) (18%) foram melhor explicadas do que a composição taxonômica (16%). O aninhamento não foi explicado por nenhum dos componentes (Tabela 4).

Tabela 4. Particionamento de variâncias da contribuição ambiental e espacial (%) para composição local e diversidade beta de moluscos associados a poças de maré. Componentes: E|S = puramente ambiental; S|E = puramente espacial; ES = ambiente espacialmente estruturado; UN = não explicada. Valores significativos são mostrados em destaque

	Taxonomic		β_{total}		$\beta_{\text{replacement}}$		$\beta_{\text{abundance difference}}$	
	AdjR ² (%)	<i>p</i>	AdjR ² (%)	<i>p</i>	AdjR ² (%)	<i>p</i>	AdjR ² (%)	<i>p</i>
E S	2.9	0.008	2.1	0.001	2.1	0.004	<0.1	0.07
S E	16.0	0.001	17.9	0.001	17.9	0.001	2.4	0.09
ES	4.7	-	6.1	-	6.1	-	<0.1	-
UN	76.1	-	73.8	-	73.8	-	98	-

4. DISCUSSÃO

Descrevemos os componentes da biodiversidade e destacamos os efeitos da variação ambiental e espacial na composição taxonômica e diversidade beta das assembleias de moluscos associadas a poças de maré em recifes de arenito tropicais. As poças investigadas apresentaram diferentes características ambientais e biológicas. Nove espécies de moluscos (*Tegula viridula*, *Stramonita brasiliensis*, *Nerita fulgurans*, *Ischnochiton striolatus*, *Eulithidium affine*, *Fissurella clenchi*, *Lottia subrugosa*, *Mytilaster solisianus* e *Vitta virginea*) foram apontadas como relevantes na diferenciação entre recifes. A variação das assembleias foi explicada em fina escala pela composição textural do sedimento com predomínio de partículas de areia a grânulos. Em larga escala essa variação é explicada por variáveis espaciais associada a processos biogeográficos. Composição taxonômica e diversidade beta foram explicadas principalmente pelo componente espacial. As variáveis morfométricas e o índice de

heterogeneidade das poças investigadas mostraram variação irregular possivelmente induzida por distúrbios aleatórios em vez de diferenças espaciais sistemáticas.

A composição taxonômica das assembleias de moluscos está alinhada com o observado em estudo sobre poças de maré em escala local (SOUZA; MATTHEWS-CASCON, 2019) e em substratos emergentes da mesma região geográfica (VERAS *et al.*, 2013). A classe Gastropoda foi a mais abundante, como também demonstrado em recifes de arenito (MARTINEZ *et al.*, 2012) e pradarias marinhas (BARROS; ROCHA-BARREIRA, 2013) na região tropical brasileira e em substratos rochosos (FLORES-RODRÍGUEZ *et al.*, 2012) em áreas tropicais em outras localidades. Nossos resultados reforçam a afinidade zoogeográfica de gastrópodes na zona entre marés na região tropical.

Apesar desse padrão composicional, a ausência de moluscos foi observada em cinco poças de maré, sendo uma poça no recife da Praia do Paiva (PV), uma em Pontal do Peba (PB) e três em Catussaba (CT). Essa ausência pode resultar da atuação de filtros ambientais, uma vez que os espécimes estão presentes no conjunto regional. Um conjunto regional de espécies pode ser estruturado por dispersão entre conjuntos, interações bióticas e filtragem ambiental (SRIVASTAVA, 1999; CORNELL; HARRISON, 2014). A filtragem ambiental ocorre quando uma espécie que foi bem-sucedida em chegar a uma localidade não consegue tolerar as condições abióticas e, portanto, não se estabelece (HOBBS; NORTON, 2004; CORNELL; HARRISON, 2014). Nas poças sem ocorrência de moluscos o substrato essencialmente rochoso ou arenoso com pouca ou nenhuma presença de macroalgas pode ter atuado como filtro ambiental. Macroalgas facilitam a ocorrência de vários organismos entremareais (MOLINA-MONTENEGRO *et al.*, 2005), além de atuarem como produtores primários nessas regiões (MANN, 1973; TAIT; SCHIEL, 2011). Uma maior produtividade representa maior disponibilidade de recursos e, conseqüentemente, maior coexistência de espécies (CARDINALE *et al.*, 2009). Assim, a ausência da modulação ambiental que normalmente é promovida na presença de macroalgas pode ter afetado a distribuição de organismos nessas poças.

As assembleias das poças do recife da Praia Me Ache (MC) aparecem separadas das demais em todas as análises de ordenação, sugerindo a singularidade de sua fauna. Essa singularidade pode ser explicada pela afinidade biogeográfica da fauna presente essa região. A Praia Me Ache está situada no litoral sul da Bahia (14°48' S). O sul da Bahia é apontado como o limite norte de uma zona de transição, que se estende até Santa Catarina, entre fauna tropical e subtropical de gastrópodes marinhos (BARROSO *et al.*, 2016). A natureza transitória dessa

área é explicada por fatores edáficos, hidrográficos, térmicos e pela influência da Água Central do Atlântico Sul (ACAS) (LOTUFO, 2002; ALMEIDA, 2009; BARROSO *et al.*, 2016). Além da afinidade biogeográfica, possíveis interações bióticas foram identificadas nas assembleias das poças de MC. Tais assembleias se caracterizam por baixa riqueza e elevada abundância, com ocorrência expressiva de espécies identificadas como relevantes para a discriminação entre locais, como *S. brasiliensis* e *L. subrugosa*. A numerosa ocorrência de *S. brasiliensis* e *L. subrugosa* em MC pode estar associada a presença de fragmentos recobertos por mexilhões da espécie *Brachidontes exustus* observados nessas poças. O gastrópode *S. brasiliensis* é predador de ostras, cracas e mexilhões (RIOS, 2009) e, portanto, a disponibilidade desse recurso alimentar nas poças afeta a sua distribuição. O gastrópode herbívoro *L. subrugosa* ocupa lacunas entre os agregados de mexilhões do gênero *Brachidontes* (TANAKA; MAGALHÃES, 2002) como estratégia de defesa e refúgio (SOUSA, 1984). Ainda, *L. subrugosa* se beneficia do suprimento de microalgas disponível na concha dos mexilhões (RIOS, 2009).

Assim como observado em MC, as assembleias das poças da Praia do Coqueiro (CQ) também mostraram agrupamento intergrupo. Em CQ essa condição está associada a ocorrência quase exclusiva (apenas um indivíduo ocorreu em outra localidade) de *Nerita fulgurans*, uma das espécies mais relevantes nesse estudo. A ocorrência ocasional com elevada abundância pode ser explicada pelo padrão de agregação da espécie. O gastrópode herbívoro *N. fulgurans* é frequentemente encontrado em superfícies rochosas em densas agregações (PETUCH; MYERS, 2014). Desse modo, o mecanismo estruturador predominante na organização das assembleias das poças de CQ parece ser o filtro biológico. Nossas observações sugerem que o conjunto regional de espécies das poças investigadas é estruturado por afinidade biogeográfica e que o filtro seletivo biológico atue na organização local das assembleias.

Um mecanismo estruturador similar parece ocorrer nas assembleias das poças da Praia de Santa Rita (SR). Os agrupamentos bióticos não foram tão evidentes nesse local, entretanto, os maiores valores de diversidade alfa e gama foram observados em SR, situada na latitude intermediária. Essa característica configura uma relação parabólica, explicada pela variação espacial longitudinal e associada a eventos biogeográficos, conforme discutido mais adiante. Porém, mecanismos estruturadores associados a interação biótica também foram observados nas assembleias das poças de SR. A presença dos gastrópodes predadores *Engina Turbinella* e *Pisania Pusio* mantêm suas presas abaixo de suas capacidades de suporte, viabilizando a coexistência de um maior número de espécies. Os predadores alteram as taxas de crescimento populacional de suas presas pelo consumo direto ou pela indução de mudanças

comportamentais e fisiológicas (PREISSER; BOLNICK, 2008). De forma geral a predação impede o monopólio dos recursos alimentares e reduz a intensidade das interações competitivas entre espécies em níveis tróficos mais baixos (PAINE, 1966). Os predadores *E. Turbinella* e *P. Pusio* não foram selecionados como espécies relevantes na diferenciação entre locais. Porém, sua ocorrência pode viabilizar a coexistência de espécies herbívoras apontadas como relevantes nas poças de SR, como *T. viridula*, *I. striolatus*, *E. affine*, e *V. virginea*.

Além desses padrões biológicos, a análise de dados ambientais também identificou algumas tendências. A análise de ordenação abiótica agrupou poças com composição textural do sedimento dominada por partículas de areia e aquelas que apresentavam grânulos e seixos em sua composição. Esse padrão foi confirmado pela análise de redundância parcial que identificou as variáveis grânulos e areia como principais preditoras ambientais na explicação da variação das assembleias locais. A textura de sedimentos é tradicionalmente reconhecida como importante na ecologia bentônica (JOHNSON, 1971; GRAY, 1974). A influência da composição textural do sedimento sobre as assembleias de moluscos já foi demonstrada em substrato arenoso submerso (TRONCOSO *et al.*, 2005). Entretanto, em substrato arenoso entremareal com fragmentos rochosos e presença de poças de maré o tamanho dos grãos não influenciou a malacofauna (DENADAI *et al.*, 2001). Já em substratos rochosos entremareais foi demonstrado que a presença de sedimento e o tamanho do grão têm efeitos negativos sobre a alimentação e distribuição de gastrópodes raspadores (AIROLDI; HAWKINS, 2007).

Nossos resultados mostraram que partículas de areia e grânulos explicam aproximadamente 10% da variação das assembleias de moluscos em poças de maré. Esse percentual sugere que o tamanho do grão é um dos fatores ambientais atuando sobre essa variação e que, portanto, não atua sozinho. A relação entre composição textural do sedimento, hidrodinamismo e sua consequente influência sobre a fauna associada é reconhecida em praias arenosas (MCLACHLAN, 1996; BRAZEIRO, 2001). O dinamismo das praias expostas é definido pela interação das variáveis energia das ondas, alcance das marés e tamanho das partículas de areia (WRIGHT *et al.*, 1982, POATE *et al.*, 2014). Embora esse mecanismo ainda não esteja totalmente esclarecido para explicar variações em sistemas de poças de maré rochosas, o grau de dinamismo provavelmente interfere em seu funcionamento. Poças de maré em zonas entremareais são consideradas armadilhas sedimentares não seletivas que retêm sedimentos heterogêneos devido à ação das ondas (VILLORA-MORENO, 1997). Neto *et al.*, (2003) demonstraram que em recifes coralíneos a distância das poças de maré em relação às ondas incidentes afetou as propriedades texturais dos sedimentos das poças e se correlacionou

com a composição da fauna bentônica. Assim, considerando que nesses sistemas presença e tamanho de partículas são influenciados pela exposição as ondas (NETO *et al.*, 2000) e que a exposição influencia assembleias de moluscos em substratos rochosos tropicais (OLABARRIA *et al.*, 2001), essa interação não pode ser ignorada. Isso significa que as investigações futuras devem considerar o grau de exposição às ondas das poças de maré ao avaliarem a relação entre sedimento e malacofauna bentônica. Além disso, estudos experimentais sobre a influência direta da composição textural do sedimento das poças sobre as assembleias associadas devem ser conduzidos nesses sistemas.

Assim como a composição do sedimento foi identificada como preditor em escala local, nossos resultados também identificaram um componente explicativo de origem espacial atuando em macro escala. Conforme mencionado anteriormente, as maiores diversidades alfa e gama foram observadas na latitude intermediária (SR) e essa relação parabólica está associada a eventos biogeográficos. As assembleias das poças de maré do recife de SR também foram as menos relacionados com as características ambientais investigadas. Isso ocorreu porque a maior fonte de explicação para a variabilidade das assembleias é de origem espacial. Ainda, a variação espacial contribuiu para 18% da explicação do componente substituição, identificado como principal componente da diversidade beta.

A variação das comunidades de invertebrados em poças de maré de água doce (BRENDONCK *et al.*, 2015) e em comunidades de macroinvertebrados em estuários tropicais (MEDEIROS *et al.*, 2016) também envolveu substituição de táxons. A substituição é alta quando a proporção de espécies compartilhadas entre duas áreas é baixa e quando as proporções de espécies perdidas e ganhas se movendo de uma área para outra são semelhantes (KOLEFF; GASTON, 2002). Ou seja, as taxas de imigração e extinção influenciam esse processo. Se as imigrações excederem as extinções ou vice-versa, as taxas de substituição também serão altas (HILLEBRAND *et al.*, 2018). Assim, a substituição de espécies nas assembleias de moluscos de poças de maré possivelmente é explicada por fatores associados a dispersão das espécies. Da mesma forma, o aumento da diversidade beta total com o aumento da escala de observação está relacionado com a capacidade dispersiva das espécies e com os requisitos ambientais para ocupação e permanência. Isso porque tanto características oceanográficas de larga escala (100-1000 km, e.g., MENGE *et al.*, 2011) como de fina escala (1 m-1 km, e.g., BRAZEAU *et al.*, 2011) afetam as taxas de assentamento de organismos marinhos. A dispersão larval é influenciada pelo filtro ambiental oceanográfico promovido por frentes oceânicas, estuarinas e costeiras, que pode aumentar as chances de imigração e colonização bem-sucedida

(KINGSFORD, 1990; BARROSO *et al.*, 2016). Portanto, a variação da diversidade beta das assembleias investigadas é explicada por processos biogeográficos possivelmente associados a capacidade dispersiva das espécies. Esses processos resultam da complexa associação entre diferentes mecanismos ecológicos, tais como, filtros ambientais, habilidades dispersivas e requisitos ambientais das espécies.

Nossos resultados mostraram que assembleias de moluscos de poças de maré de diferentes recifes de arenito tropicais apresentam variação em sua estrutura biótica. Essa variação é explicada em fina escala pela composição textural do sedimento com predomínio de partículas de areia e grânulos e em larga escala pela variação espacial. O componente espacial exerceu maior influência sobre essa explicação do que o ambiental e está associado a processos biogeográficos. Dada a expressiva contribuição do componente substituição na diversidade beta, esses processos biogeográficos possivelmente estão associados a eventos de dispersão. Baseado no descrito para outros sistemas (e.g., MCLACHLAN, 1996; BRAZEIRO, 2001), acreditamos que a variação local das assembleias de poças de maré será melhor explicada ao considerar a intrínseca interação entre energia das ondas e tamanho das partículas. Considerando que interações bióticas são mecanismos estruturadores em escala local (CORNELL; LAWTON, 1992; WIENS, 2011; WISZ *et al.*, 2013), inferimos que processos biogeográficos funcionam como filtros seletivos na composição regional e que filtros biológicos atuam na estrutura local das assembleias das poças de maré. Portanto, avaliações sobre a interação hidrodinamismo-sedimento-malacofauna e sobre interações bióticas locais em poças de maré de recifes tropicais ajudarão a esclarecer essas questões.

O padrão de distribuição das assembleias de moluscos em poças de maré é resultado da interação de muitos fatores físicos e biológicos, muitos deles não considerados neste estudo. Logo, investigações que forneçam informações sobre esse padrão devem ser estimuladas. Da mesma maneira, o conhecimento sobre outros grupos de invertebrados em poças de recifes tropicais constitui uma das principais lacunas do conhecimento na pesquisa ecológica em poças de maré e, portanto, deve ser acessado. Finalmente, encorajamos que estudos ecológicos nesses sistemas sejam realizados sob perspectiva multivariada, visto que se tratam de sistemas complexos com processos estruturadores indissociáveis.

Agradecimentos: Agradecemos à Dra. Erminda Couto, Dra. Rosana Aquino, Dr. Sérgio de Almeida, Dra. Taciana Pinto, Dra. Verônica Oliveira, Dr. Walter Cerqueira e Dra Alina Barboza pela realização das coletas em outros estados. À Carlos Alberto Rodrigues-Filho pelo auxílio nas análises estatísticas. À Marianny Lima pela realização da análise dos sedimentos. Agradecemos especialmente à equipe do Laboratório de Invertebrados Marinhos do Ceará (LIMCE). O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 (CAPES 1599287).

REFERÊNCIAS

- AIROLDI, L.; HAWKINS, S. J. Negative effects of sediment deposition on grazing activity and survival of the limpet *Patella vulgata*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 332, p. 235–240, 2007.
- ALMEIDA, A. O. **Composição taxonômica e zoogeografia de crustáceos decápodos marinhos e estuarinos da Bahia, Brasil**. 2009. Tese (Doutorado) – Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- ANDERSON, M. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, n. 2001, p. 32–46, 2001.
- ANDERSON, M. J.; ELLINGSEN, K. E.; MCARDLE, B. H. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. **Ecology letters**, v. 9, n. 6, p. 683–693, 2006.
- ARAKAKI, S.; TSUCHIYA, M.; TOKESHI, M. Testing latitudinal patterns of tidepool fish assemblages: Local substrate characteristics affect regional-scale trends. **Hydrobiologia**, v. 733, n. 1, p. 45–62, 2014.
- ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE NORMAS TÉCNICAS. NBR 7181: Solo – Análise Granulométrica. Rio de Janeiro, p. 12. 2016.
- ATALAH, J.; CROWE, T. P. Combined effects of nutrient enrichment, sedimentation and grazer loss on rock pool assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v. 388, p. 51–57, 2010.
- BARROS, K. V. S.; ROCHA-BARREIRA, C. A. Responses of the molluscan fauna to environmental variations in a *Halodule wrightii* Ascherson ecosystem from Northeastern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 85, n. 4, p. 1397–1410, 2013.

- BARROSO, C. X. et al. A biogeographic approach to the insular marine ‘prosobranch’ gastropods from the southwestern Atlantic Ocean. **Journal of Molluscan Studies**, p. 558–563, 2016.
- BARROSO, C. X.; LOTUFO, T. M. C.; MATTHEWS-CASCON, H. Biogeography of Brazilian prosobranch gastropods and their Atlantic relationships. **Journal of Biogeography**, v. 43, n. 12, p. 2477–2488, 2016.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 1, p. 134–143, 2010.
- BASELGA, Andrés. Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Sojininen et al. 2007. **Ecography**, v. 30, n. 6, p. 838–841, 2007.
- BERTOCCI, I. et al. Benthic assemblages of rock pools in northern Portugal: seasonal and between-pool variability. **Scientia Marina**, v. 76, p. 781–789, 2012.
- BEZERRA, L. A. V. et al. Fish diversity in tidepools: assembling effects of environmental heterogeneity. **Environmental Biology of Fishes**, v. 100, n. 5, p. 551–563, 2017.
- BLANCHET, F. G.; LEGENDRE, P.; BORCARD, D. Forward selection of explanatory variables. **Ecology**, v. 89, n. 9, p. 2623–2632, 2008.
- BRANNER, J. C. (1904) The Stone Reefs of Brazil: Their Geological and Geographical Relations, with a Chapter on the Coral Reefs. **Cambridge: John Wilson and Son, University Press**. Disponível em: <<https://archive.org/details/cu31924005015528/page/n7>>. Acesso em: 20 jan. 2019
- BRAZEAU, D. A.; SAMMARCO, P. W.; ATCHISON, A. D. Micro-scale genetic heterogeneity and structure in coral recruitment: fine-scale patchiness. **Aquatic Biology**, v. 12, n. 1, p. 55–67, 2011.
- BRAZEIRO, A. Relationship between species richness and morphodynamics in sandy beaches: what are the underlying factors?. **Marine Ecology Progress Series**, v. 224, p. 35–44, 2001.
- BRENDONCK, L. et al. Hydrological stability drives both local and regional diversity patterns in rock pool metacommunities. **Oikos**, v. 124, n. 6, p. 741–749, 2015.
- BRENDONCK, L. et al. Invertebrates in Rock Pools. In: _____. **Invertebrates in freshwater wetlands: An international perspective on their ecology**. p. 25–53.
- BREVES, A.; MORAES, F. C. Rock pool malacofauna from a Marine Protected Area in Rio de Janeiro (Brazil). **Strombus**, v. 21, p. 1–9, 2014.
- CARDINALE, B. J. et al. Separating the influence of resource ‘availability’ from resource ‘imbalance’ on productivity–diversity relationships. **Ecology letters**, v. 12, n. 6, p. 475–487, 2009.
- CASTELLANOS-GALINDO, G. A.; GIRALDO, A.; RUBIO, E. A. Community structure of an assemblage of tidepool fishes on a tropical eastern Pacific rocky shore, Colombia. **Journal of Fish Biology**, v. 67, p. 392–408, 2005.

- CHANG, C.; MARSHALL, D. J. Spatial pattern of distribution of marine invertebrates within a subtidal community: do communities vary more among patches or plots? **Ecology and evolution**, v. 6, n. 22, p. 8330–8337, 2016.
- CHAVES, N. S.; SIAL, A. N. Mixed oceanic and freshwater depositional conditions for beachrocks of northeast Brazil: evidence from carbon and oxygen isotopes. **International Geology Review**, v. 40, n. 8, p. 748–754, 1998.
- CLARKE, K. R.; AINSWORTH, M. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. **Marine Ecology Progress Series**, v. 92, p. 205–219, 1993.
- CORNELL, H. V.; HARRISON, S. P. What Are Species Pools and When Are They Important? **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 45, n. 1, p. 45–67, 2014.
- CORNELL, H. V.; LAWTON, J. H. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. **Journal of animal ecology**, p. 1–12, 1992.
- COX, T. E. et al. Spatial and vertical patterns in the tidepool fish assemblage on the island of O’ahu. **Environmental Biology of Fishes**, v. 90, n. 4, p. 329–342, 2011.
- CUNHA, E. A. et al. Comparative analysis of tidepool fish species composition on tropical coastal rocky reefs at State of Ceará, Brazil. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 98, n. 3, p. 379–390, 2008.
- DENADAI, M. R.; AMARAL, A. C. Z.; TURRA, A. Spatial distribution of molluscs on sandy intertidal substrates with rock fragments in south-eastern Brazil. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 53, n. 5, p. 733–743, 2001.
- DETHIER, M. N. et al. Visual versus random-point percent cover estimations: 'objective' is not always better. **Marine ecology progress series**, p. 93–100, 1993.
- DRAY, S. et al. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. **Ecological Monographs**, v. 82, n. 3, p. 257–275, 2012.
- EMERSON, B. C.; GILLESPIE, R. G. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 23, n. 11, p. 619–630, 2008.
- FLORES–RODRÍGUEZ, P. et al. Mollusk species richness on the rocky shores of the state of Guerrero, Mexico, as affected by rains and their geographical distribution. **Natural Resources**, v. 3, n. 04, p. 248–260, 2012.
- GANNING, B. Studies on chemical, physical and biological conditions in swedish rockpool ecosystems. **Ophelia**, v. 9, n. 1, p. 51–105, 1971.
- GODINHO, W. O.; LOTUFO, T. M. C. Local v. microhabitat influences on the fish fauna of tidal pools in north-east Brazil. **Journal of Fish Biology**, v. 76, n. 3, p. 487–501, 2010.
- GRAY, J. S. Animal–sediment relationships. **Oceanography and Marine Biology, An Annual Review**, v. 12, p. 223–261, 1974.

GRIFFITH, D. A.; PERES-NETO, P. R. Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. **Ecology**, v. 87, n. 10, p. 2603–2613, 2006.

GRIFFITHS, S. P.; DAVIS, A. R.; WEST, R. J. Role of habitat complexity in structuring temperate rockpool ichthyofaunas. **Marine Ecology Progress Series**, v. 313, n. May, p. 227–239, 2006.

HARRISON, S.; ROSS, S. J.; LAWTON, J. H. Beta diversity on geographic gradients in Britain. **Journal of Animal Ecology**, p. 151–158, 1992.

HILLEBRAND, H. et al. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: Consequences for conservation and monitoring. **Journal of Applied Ecology**, v. 55, n. 1, p. 169–184, 2018.

HOBBS, R. J.; NORTON, D. A. (2004) Ecological filters, thresholds, and gradients in resistance to ecosystem reassembly. In: TEMPERTON, V. M. et al. (Eds.) **Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap between Theory and Practice**. Washington: Island Press, 2004. p. 72–95.

JOHNSON, R. G.. Animal-sediment relations in shallow water benthic communities. **Marine Geology**, v. 11, n. 2, p. 93–104, 1971.

KINGSFORD, M. J. Linear oceanographic features: a focus for research on recruitment processes. **Australian Journal of Ecology**, v. 15, n. 4, p. 391–401, 1990.

KOLEFF, P.; GASTON, K. J. The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. **Global Ecology and Biogeography**, v. 11, n. 5, p. 363–375, 2002.

LEGENDRE, P. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 11, p. 1324–1334, 2014.

LEGENDRE, P.; GALLAGHER, E. D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. **Oecologia**, v. 129, n. 2, p. 271–280, 2001.

LEGRAND, E. et al. Ecological characterization of intertidal rockpools: Seasonal and diurnal monitoring of physico-chemical parameters. **Regional Studies in Marine Science**, v. 17, p. 1–10, 2018.

LOREAU, M. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. **Ecology letters**, v. 3, n. 2, p. 73–76, 2000.

LOTUFO, T. M. C. **Ascidiacea (Chordata: Tunicata) do litoral tropical brasileiro**. 2002. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

MARTINEZ, A.; MENDES, L.; LEITE, T. Spatial distribution of epibenthic molluscs on a sandstone reef in the Northeast of Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 2, p. 287–298, 2012.

MARTINS, L. R.; COUTINHO, P. N. The Brazilian continental margin. **Earth-Science Reviews**, v. 17, n. 1–2, p. 87–107, 1981.

MATTHEWS-CASCON, H.; LOTUFO, T. M. C. **Biota marinha da costa oeste do Ceará**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2006. 248p.

MCLACHLAN, A. Physical factors in benthic ecology: effects of changing sand particle size on beach fauna. **Marine Ecology Progress Series**, v. 131, p. 205–217, 1996.

MEDEIROS, C. R. et al. Tropical Estuarine Macrobenthic Communities Are Structured by Turnover Rather than Nestedness. **PLOS ONE**, v. 11, n. 9, p. e0161082, 1 set. 2016.

MENGE, B. A. et al. Linking long-term, large-scale climatic and environmental variability to patterns of marine invertebrate recruitment: Toward explaining “unexplained” variation. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 400, n. 1-2, p. 236–249, 2011.

METAXAS, A.; SCHEIBLING, R. E. Community structure and organization of tidepools. **Marine Ecology Progress Series**, v. 98, p. 187–198, 1993.

MOLINA-MONTENEGRO, M. A. et al. Positive associations between macroalgal species in a rocky intertidal zone and their effects on the physiological performance of *Ulva lactuca*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 292, p. 173–180, 2005.

NETTO, S. A.; ATTRILL, M. J.; WARWICK, R. M. The effect of a natural water-movement related disturbance on the structure of meiofauna and macrofauna communities in the intertidal sand flat of Rocas Atoll (NE, Brazil). **Journal of Sea Research**, v. 42, n. 4, p. 291–302, 1999.

NETTO, S. A.; ATTRILL, M. J.; WARWICK, R. M. The relationship between benthic fauna, carbonate sediments and reef morphology in reef-flat tidal pools of Rocas Atoll (north-east Brazil). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 83, p. 425–432, 2003.

NOËL, L. M. L. J. et al. Grazing dynamics in intertidal rockpools: Connectivity of microhabitats. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 370, p. 9–17, 2009.

OLABARRIA, C.; CARBALLO, J. L.; VEGA, C. Spatio-temporal changes in the trophic structure of rocky intertidal mollusc assemblages on a tropical shore. **Ciencias Marinas**, v. 27, n. 2, p. 235–254, 2001.

PAINE, R. T. Food web complexity and species diversity. **The American Naturalist**, v. 100, n. 910, p. 65–75, 1966.

PERES-NETO, P. R. et al. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. **Ecology**, v. 87, n. 10, p. 2614–2625, 2006.

PETUCH, E. J.; MYERS, R. F. (2014) **Molluscan communities of the Florida Keys and adjacent areas: Their ecology and biodiversity**. CRC Press, Boca Raton

PINHEIRO, L. S. et al. O Nordeste brasileiro e a Gestão Costeira. **Revista de Gestão Costeira Integrada-Journal of Integrated Coastal Zone Management**, v. 8, n. 2, 2008.

POATE, T. et al. Morphodynamic variability of high-energy macrotidal beaches, Cornwall, UK. **Marine Geology**, v. 350, p. 97–111, 2014.

PODANI, J.; RICOTTA, C.; SCHMERA, D. A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data. **Ecological Complexity**, v. 15, p. 52–61, 2013.

PONDER, W.; LINDBERG, D. R. Molluscan evolution and phylogeny: an introduction. In: _____. (Eds.). **Phylogeny and Evolution of the Mollusca**. California: University of California Press, 2008. p. 1–17.

PREISSER, E. L.; BOLNICK, D. I. The many faces of fear: comparing the pathways and impacts of nonconsumptive predator effects on prey populations. **PloS one**, v. 3, n. 6, 2008.

QIAN, H.; RICKLEFS, R. E.; WHITE, P. S. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. **Ecology Letters**, v. 8, n. 1, p. 15–22, 2005.

RIOS, E. D. C. (2009) **Compendium of Brazilian sea shells**. 1. ed. Rio Grande: Evangraf, 2009.

SOUSA, W. P. The role of disturbance in natural communities. **Annual review of ecology and systematics**, v. 15, n. 1, p. 353–391, 1984.

SOUZA, S. M. A. R.; MATTHEWS–CASCON, H. Current status of rock pool ecological research: a systematic review. In: SOUZA, S. M. A. R. **Poças de maré: análise da pesquisa ecológica e estudo dos padrões de biodiversidade**. 2020. Tese (Doutorado) – Programa de Pós-graduação em Ciências Marinhas Tropicais, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza.

SOUZA, S. M. A. R.; MATTHEWS-CASCON, H. Molluscan Assemblages in Rock Pools on Sandstone Reefs: Local and between Pools Variability. **Journal of Shellfish Research**, v. 38, n. 1, p. 201–208, 2019.

SRIVASTAVA, D. S. Using local–regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. **Journal of Animal Ecology**, v. 68, n. 1, p. 1–16, 1999.

TAIT, L. W.; SCHIEL, D. R. Dynamics of productivity in naturally structured macroalgal assemblages: importance of canopy structure on light-use efficiency. **Marine Ecology Progress Series**, v. 421, p. 97–107, 2011.

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

TRONCOSO, J. S.; MOREIRA, J.; URGORRI, V. Soft-bottom mollusc assemblages in the Ría de Ares-Betanzos (Galicia, NW Spain). **Iberus**, v. 23, p. 25–38, 2005.

ULRICH, W.; GOTELLI, N. J. Null model analysis of species nestedness patterns. **Ecology**, v. 88, n. 7, p. 1824–1831, 2007.

VARGAS, A. F. A arte do humor. 2. ed. Rio de Janeiro: Ediouro, 2017.

VERAS, D. R. A.; MARTINS, I. X.; MATTHEWS-CASCON, H. Mollusks: how are they arranged in the rocky intertidal zone? **Iheringia. Série Zoologia**, v. 103, n. 2, p. 97–103, 2013.

VILLORA-MORENO, S. Environmental heterogeneity and the biodiversity of interstitial polychaeta. **Bulletin of marine science**, v. 60, n. 2, p. 494–501, 1997.

WENTWORTH, C. K. A scale of grade and class terms for clastic sediments. **The journal of geology**, v. 30, n. 5, p. 377–392, 1922.

WHITTAKER, R. H. Evolution and measurement of species diversity. **Taxon**, v. 21, n. 2-3, p. 213–251, 1972.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. **Ecological monographs**, v. 30, n. 3, p. 279–338, 1960.

WIENS, J. A. Spatial scaling in ecology. **Functional ecology**, v. 3, n. 4, p. 385–397, 1989.

WIENS, J. J. The niche, biogeography and species interactions. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 366, n. 1576, p. 2336–2350, 2011.

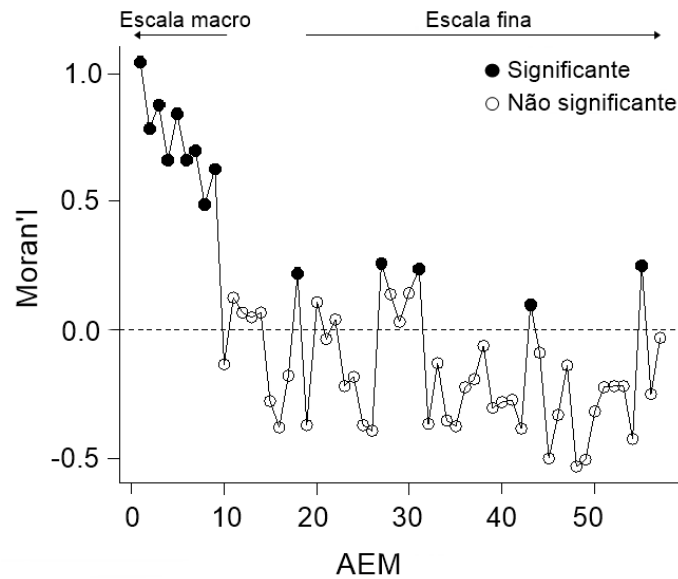
WISZ, M. S. et al. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. **Biological reviews**, v. 88, n. 1, p. 15–30, 2013.

WRIGHT, D. H.; REEVES, J. H. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. **Oecologia**, v. 92, n. 3, p. 416–428, 1992.

WRIGHT, L. D. et al. Morphodynamics of a macrotidal beach. **Marine geology**, v. 50, n. 1-2, p. 97–127, 1982.

MATERIAL SUPLEMENTAR

S1 – Autovetores (AEM) selecionados segundo coeficientes de Moran's I. Entre os selecionados, nove autovetores correspondem a processos biogeográficos e seis a locais.



S2 – Correlação entre os 15 autovetores (AEM) com as coordenadas de latitude e longitude. AEM-2 está relacionado com processos que variam longitudinalmente e AEM-6 com processos que variam latitudinalmente.

Escala	Variável	Latitude	Longitude
Macro	AEM-1	0.17	-0.12
	AEM-2	0.43	-0.71
	AEM-3	-0.10	-0.07
	AEM-4	-0.11	0.03
	AEM-5	-0.01	-0.26
	AEM-6	-0.54	-0.10
	AEM-7	0.13	0.01

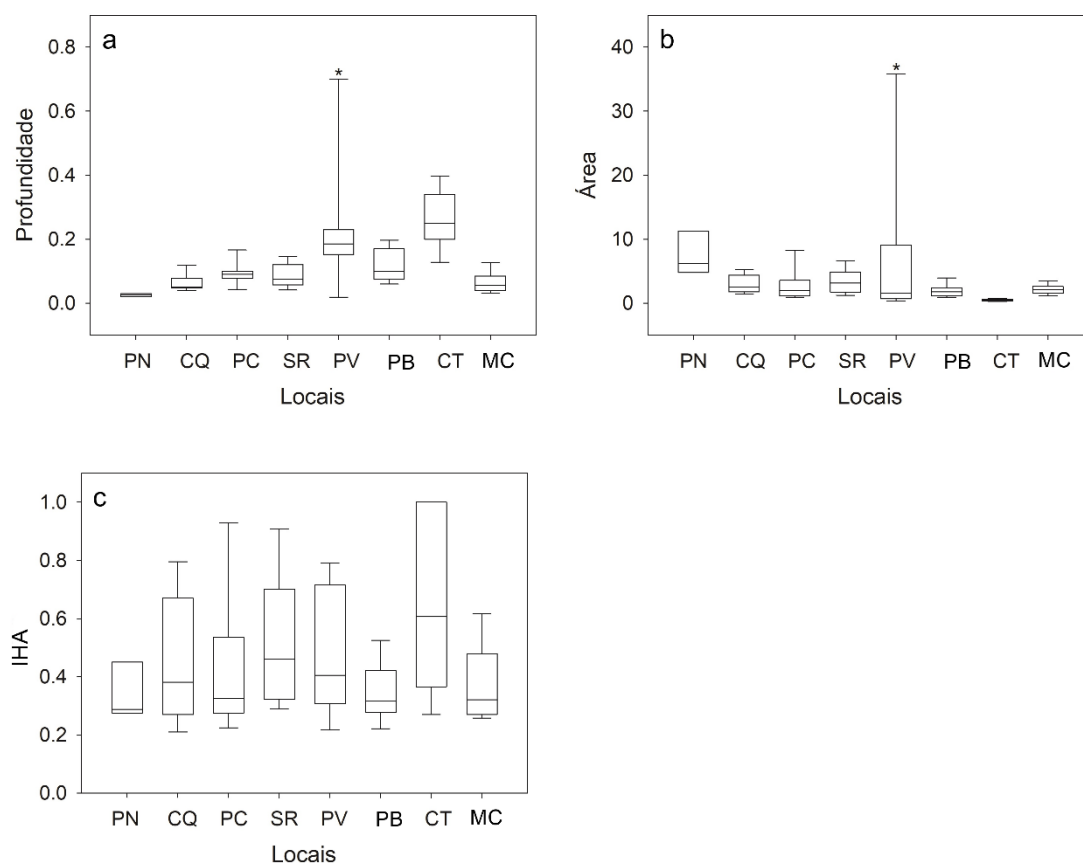
	AEM-8	0.14	-0.04
	AEM-9	0.13	-0.24
Fina	AEM-18	-0.15	0.19
	AEM-27	0.02	0.02
	AEM-30	-0.02	-0.03
	AEM-31	-0.14	-0.09
	AEM-43	0.02	-0.04
	AEM-55	0.02	-0.03

S3 – Lista das espécies de moluscos ordenadas por táxons, abundância por local e número total de indivíduos observados (N). Locais: Praia de Panaquatira (PN – 8 poças de maré), Praia do Coqueiro (CQ – 10), Praia do Pacheco (PC – 10), Praia de Santa Rita (SR – 10), Praia do Paiva (PV – 10), Pontal do Peba (PB – 10), Praia de Catussaba (CT – 10) e Praia Me Ache (MC – 10). NI = não identificado.

Class	Family	Species	Sites							N	
			PN	CQ	PC	SR	PV	PB	CT		MC
Bivalvia											
Isognomonidae											
		<i>Isognomon bicolor</i> (C. B. Adams, 1845)	0	0	0	1	0	0	0	222	223
Margaritidae											
		<i>Pinctada imbricata</i> Röding, 1799	0	1	0	2	0	0	0	0	3
Myidae											
		<i>Sphenia fragilis</i> (H. Adams & A. Adams, 1854)	1	0	7	0	0	0	0	2	10
Mytilidae											
		<i>Brachidontes exustus</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	0	18	0	0	0	220	238
		<i>Brachidontes rodriguezii</i> (d'Orbigny, 1842)	0	0	0	61	0	0	0	0	61
		<i>Brachidontes</i> sp.	0	8	1	0	0	0	0	0	9
		<i>Modiolus americanus</i> (Leach, 1815)	0	0	0	0	0	0	0	14	14
		<i>Mytilaster solisianus</i> (d'Orbigny, 1842)	0	0	0	0	0	0	110	0	110
Noetiidae											
		<i>Arcopsis adamsi</i> (Dall, 1886)	0	0	0	2	3	0	0	0	5
Ostreidae											
		<i>Crassostrea rhizophorae</i> (Guilding, 1828)	0	0	0	14	0	0	0	0	14
Ungulinidae											
		<i>Diplodonta punctata</i> (Say, 1822)	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Bivalvia NI			1	8	3	0	0	7	0	0	19
Gastropoda											
Calyptraeidae											
		<i>Crepidula plana</i> Say, 1822	0	0	2	0	0	0	0	0	2
Cerithiidae											
		<i>Cerithium atratum</i> (Born, 1778)	0	5	6	5	1	2	0	0	19
Cerithiopsidae											
		<i>Cerithiopsis</i> sp.	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Columbellidae											
		<i>Anachis catenata</i> (G. B. Sowerby, 1844)	0	0	0	1	0	1	0	0	2
		<i>Anachis isabellei</i> (d'Orbigny, 1839)	0	0	12	0	5	0	0	0	17
		<i>Anachis lyrata</i> (G. B. Sowerby I, 1832)	13	2	0	0	4	0	0	0	19
		<i>Anachis</i> sp.	3	7	2	1	0	0	0	0	13
		<i>Columbella mercatoria</i> (Linnaeus, 1758)	0	10	11	23	0	0	0	0	44
		<i>Costoanachis sertulariarum</i> (d'Orbigny, 1839)	0	0	0	1	0	0	0	0	1
		<i>Parvanachis obesa</i> (C. B. Adams, 1845)	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Epitoniidae											
		<i>Epitonium</i> sp.	1	0	0	0	1	0	0	0	2
		<i>Epitonium multistriatum</i> (Say, 1826)	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Fascioliariidae											
		<i>Leucozonia nassa</i> (Gmelin, 1791)	2	0	0	1	2	1	0	0	6
Fissurellidae											
		<i>Diodora cayenensis</i> (Lamarck, 1822)	0	1	0	1	0	1	0	0	3

Class	Family	Species	Sites							N	
			PN	CQ	PC	SR	PV	PB	CT		MC
			<i>Ischnoplax pectinata</i> (G. B. Sowerby II, 1840)	0	15	18	0	1	1		0
	Ischnochitonidae										
		<i>Ischnochiton striolatus</i> (Gray, 1828)	0	2	59	6	74	13	0	0	154
	Polyplacophora NI		0	1	0	0	0	1	0	0	2
	TOTAL (N)		127	590	412	496	185	61	147	1136	3154

S4 – Boxplots das Dimensões [(a) profundidade - m, (b) área - m²] e Índices de Heterogeneidade Ambiental IHA – (c). Caixas representam intervalos interquartílicos, barra central representa a mediana, pontos são outliers. Locais estudados: Praia de Panaquatira (PN), Praia do Coqueiro (CQ), Praias do Pacheco (PC), Praia de Santa Rita (SR), Praia do Paiva (PV), Praia Pontal do Peba (PB), Praia de Catussaba (CT) e Praia Me Ache (MC).



S5 – Protocolo de amostragem de poças de maré: um guia para amostragem padronizada de macroinvertebrados bentônicos em poças de maré em recifes de arenito tropicais – Protocolo utilizado durante a coleta de dados do capítulo 3 desta tese. Essa medida foi adotada para padronizar as coletas, uma vez que essa etapa do trabalho foi realizada por equipes distintas em locais distintos.

Protocolo de amostragem de poças de maré

Um guia para amostragem padronizada de macroinvertebrados bentônicos em poças de maré em recifes de arenito tropicais





UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS DO MAR
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS MARINHAS TROPICAIS

SHAYANNA MITRI AMORIM DA ROCHA SOUZA

PROTOCOLO DE AMOSTRAGEM DE POÇAS DE MARÉ:
UM GUIA PARA AMOSTRAGEM PADRONIZADA DE
MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS EM POÇAS DE MARÉ EM RECIFES
DE ARENITO TROPICAIS

FORTALEZA
2020

Sumário

INTRODUÇÃO.....	102
ANTES DA COLETA.....	103
Instruções gerais	103
Seleção do recife de arenito	103
Material para coleta (ANEXO II)	104
Etiquetas para identificação	105
DURANTE A COLETA	106
Características das poças a serem selecionadas	106
Seleção das poças.....	107
Coleta de dados abióticos	108
Percentual de cobertura	108
Coordenadas geográficas.....	110
Comprimento.....	110
Profundidade	110
Distância do oceano	110
Sedimento.....	110
Formato	111
Coleta da macrofauna	111
DEPOIS DA COLETA.....	113
Fixação dos organismos.....	113
Armazenamento do material	113
REFERÊNCIAS	114
ANEXO I.....	115
ANEXO II	117
ANEXO III.....	118

INTRODUÇÃO

Poças de maré são formações comuns em substratos rochosos na zona entre marés. Tamanho, profundidade, heterogeneidade e exposição são alguns dos aspectos capazes de influenciar a composição da fauna bentônica nestes *microhabitats* (METAXAS; SCHEIBLING, 1993).

A ecologia da macrofauna de invertebrados associada a estes *microhabitats* tem sido estudada em sistemas temperados (MARTINS *et al.*, 2007; BERTOCCI *et al.*, 2012; FIRTH *et al.*, 2014). Entretanto, em sistemas tropicais, a maioria dos estudos ecológicos sobre poças de maré consistem em investigações sobre a ictiofauna (GODINHO; LOTUFO 2010; BEZERRA *et al.*, 2017). Dos dois trabalhos sobre macroinvertebrados bentônicos em poças de maré realizados no Brasil, um é descritivo (BREVES; MORAES, 2014) e o outro tem abordagem ecológica local (NETTO *et al.*, 2003). Assim, este protocolo foi elaborado considerando a ausência de publicações sobre aspectos ecológicos em larga escala de macroinvertebrados de poças de maré em sistemas tropicais.

O objetivo geral deste protocolo é gerar dados comparáveis coletados por equipes distintas em locais distintos. O objetivo específico é padronizar a coleta de macroinvertebrados bentônicos e de variáveis ambientais das poças de maré em recifes de arenito tropicais.

Espera-se que este protocolo seja replicado em diferentes recifes de arenito ao longo da costa nordeste do Brasil, possibilitando a construção de um banco de dados. A análise destes dados mostrará possíveis padrões de variação da macrofauna bentônica de poças de maré em escala regional, local e entre *microhabitats*.

ANTES DA COLETA

Instruções gerais

- ✓ Recomenda-se uma visita de reconhecimento ao local de coleta antes da amostragem, a fim de verificar a viabilidade de execução do protocolo.
- ✓ Tempo de coleta – dependerá do tempo de exposição do recife de arenito durante a maré baixa. Estima-se que um dia de coleta seja suficiente.
- ✓ A equipe deve ser constituída por três pessoas. Uma será responsável pelas fotos, registro de coordenadas e anotações e duas realizarão a coleta dos demais dados. A função de cada integrante deverá ser definida antes do início das atividades e mantida até o fim da coleta. Caso a amostragem seja realizada sem GPS, recomenda-se a inclusão de um quarto integrante para ficar responsável por estimar a distância entre poças e oceano.
- ✓ Todos os procedimentos devem ser fotografados. As fotos devem ser referenciadas com números ou códigos de identificação nas planilhas de dados (modelo – Anexo I). Se preferir, a etiqueta de identificação das amostras pode ser colocada no quadro a ser fotografado em substituição a identificação por códigos.
- ✓ Possíveis alterações decorrentes das condições do local de coleta ou limitações quanto ao método de coleta **devem ser registradas**. Exemplos:
 - Alteração no tempo de coleta.
 - Alteração no tamanho do espaço amostral.
 - Coleta em número de poças inferior ao pré-determinado.
 - Necessidade de mais de um dia de campo.
 - Substituição de equipamento de coleta.
 - Limitações provocadas por condições climáticas.
 - Limitações provocadas por indisponibilidade de equipamentos.

Seleção do recife de arenito

O recife de arenito deve situar-se em região costeira com acesso direto via continente, sem necessidade de barco ou mergulho. Durante a baixamar, e consequente exposição do recife de arenito, devem ocorrer poças de maré.

A área total a ser amostrada deve ser superior a 0,05 km² e inferior a 0,1 km². Os limites da área amostrada devem ser previamente estabelecidos com auxílio do *software* Google Earth.

A Figura 1 mostra um exemplo de como a área deve ser delimitada. O perímetro mostrado na figura é apenas um exemplo e pode apresentar dimensão distinta, desde que obedecida a área total a ser amostrada. Quando um GPS estiver disponível, coordenadas geográficas ou poligonais devem ser registradas previamente para delimitação em campo. Caso um GPS não esteja disponível, construções situadas próximas a costa podem ser tomadas como referência para as delimitações. Estas também podem ser estabelecidas com uso de trena no local.



Figura 1. Exemplo para definição da área total a ser amostrada. A área foi demarcada através do *software* Google Earth 7.3.0. A área selecionada totaliza $73.784 \text{ m}^2 \cong 0,07 \text{ km}^2$

Material para coleta (ANEXO II)

- ✓ Amostrador (quadrado) de 10x10 cm.
- ✓ Amostrador de 30x30 cm (quadrado seccionado em 25 subquadrados de 6x6 cm).
- ✓ Bandeja.
- ✓ Cronômetro ou similar.
- ✓ Elásticos.
- ✓ Etiquetas para identificação (duas por poça – macrofauna e sedimento).
- ✓ GPS (quando possível).
- ✓ Máquina fotográfica ou similar.
- ✓ Pá para jardinagem.
- ✓ Peneira de malha 5 mm.
- ✓ Pinça.
- ✓ Planilha de dados (1 por poça = 10 unidades).

- ✓ Régua (≥ 30 cm) ou similar.
- ✓ Sacos para coleta da macrofauna (sacos plásticos ou sacos telados com malha ≤ 5 mm).
- ✓ Sacos plásticos para coleta de sedimento.
- ✓ Trena (≥ 30 m).

Etiquetas para identificação

As etiquetas devem ser confeccionadas em papel vegetal e revestidas por saco plástico para evitar danos às informações nelas contidas (Figura 2). As informações devem ser registradas com tinta à prova d'água (nanquim ou similar). Deverão ser confeccionadas duas etiquetas com as mesmas informações. Uma identificará a amostra de macrofauna, a outra a amostra de sedimento, referentes a mesma poça. As etiquetas devem conter as seguintes informações:

- ✓ Identificação da poça.
 - P_01 = primeira poça amostrada.
 - P_02 = segunda poça amostrada.
 - P_03 = terceira poça amostrada.
 - P_(...).
 - P_10 = décima poça amostrada.
- ✓ Local da coleta.
- ✓ Coordenadas geográficas (quando possível).
- ✓ Data da coleta.
- ✓ Quem realizou a coleta.



Figura 2. Etiqueta confeccionada em papel vegetal, revestida por saco plástico, com registros feitos em nanquim. O código P_01 mostrado na etiqueta se refere a primeira poça amostrada

DURANTE A COLETA

Fotografar recife de arenito durante a maré baixa mostrando visão geral da área de estudo (Figura 3).



Figura 3. Imagens do recife estudado. Local: Praia do Pacheco, Caucaia/CE

Características das poças a serem selecionadas

- ✓ Tamanho: comprimento entre 1 e 5 m e profundidade menor que 1 m.
- ✓ Limites bem definidos (sem conexão direta com outras poças ou com o oceano durante a maré baixa) (Figura 4).
- ✓ Localização e quantidade: 10 poças situadas no mesolitoral. Caso não existam tantas poças, deve-se amostrar tantas quanto possível.



Figura 4. Poça de maré sem conexão direta com outras poças ou com o oceano durante a maré baixa

Coleta de dados abióticos

Percentual de cobertura

Esta etapa deve ser a primeira, a fim de evitar suspensão do sedimento, garantindo assim a qualidade das fotos. Fotografar poça antes da coleta (Figura 8A).

O percentual de cobertura deve ser estimado e fotografado em três pontos distintos em cada poça (BERTOCCI; 2012). O amostrador deve ser posicionado em três pontos equidistantes ao longo do comprimento da poça (Figura 7).

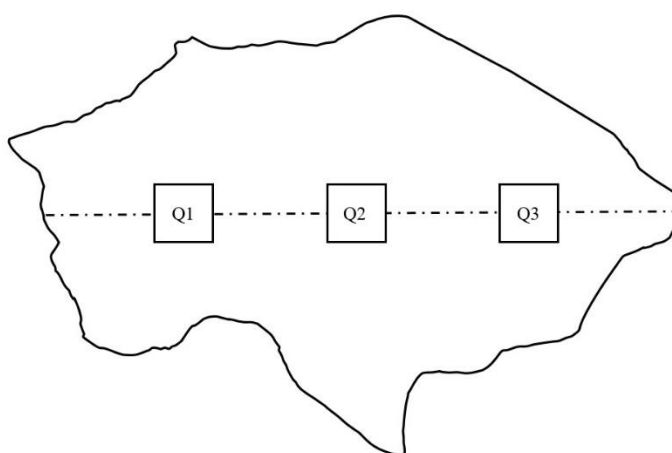


Figura 7. Posicionamento do quadrado de 30x30 cm em três pontos (Q1, Q2 e Q3) para mensuração do percentual de cobertura

Dispor o quadrado de 30x30 cm seccionado em 25 subquadrados de 6x6 cm no primeiro ponto (Q1) e fotografar. As fotos do quadrado (pelo menos duas por ponto) devem ser tiradas diretamente de cima (sempre que possível) evitando sombreamento no quadro (Figura 8). Nos dias ensolarados, tente evitar o brilho. Certifique-se de que as bordas do quadrado podem ser vistas no quadro da foto e que a imagem está em foco. Os números das fotos devem ser registrados na planilha de dados. Caso prefira, a etiqueta de identificação referente a poça pode ser colocada no quadro da foto. Neste caso, certifique-se de que as informações contidas na etiqueta estejam visíveis nas fotos.

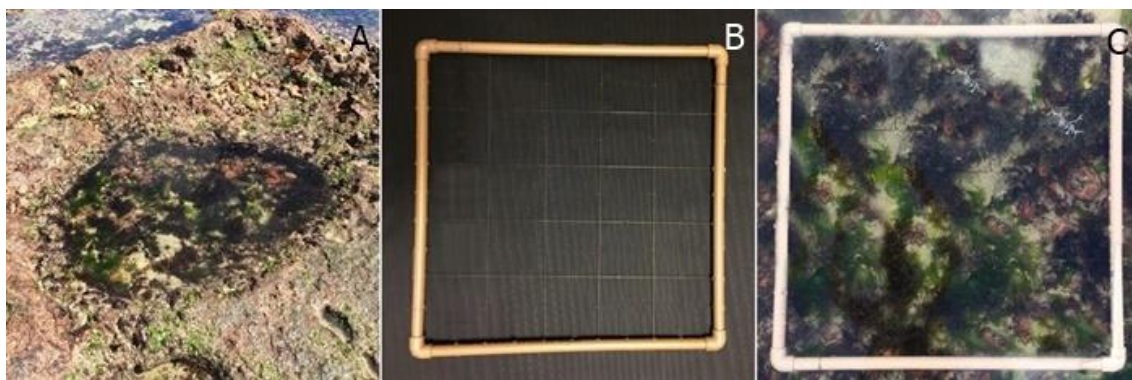


Figura 8. A – Foto geral da poça antes da coleta, B – quadrado de 30x30 cm seccionado em 25 subquadrados e C – foto do quadrado tirada diretamente de cima

Com o quadro no mesmo ponto (Q1), medir o percentual de cobertura através de estimativa visual (DETHIER *et al.*, 1993). Esta estimativa será obtida através da contagem de secções por tipo de substrato observado (Figura 9). Deverá ser considerado o substrato predominante em cada secção:

- ✓ Rocha.
- ✓ Alga.
- ✓ Areia.
- ✓ Cascalho.
- ✓ Outros (coral, esponja, craca, bivalve). Neste caso, o tipo de recobrimento observado deverá ser especificado na planilha de dados (ANEXO I).

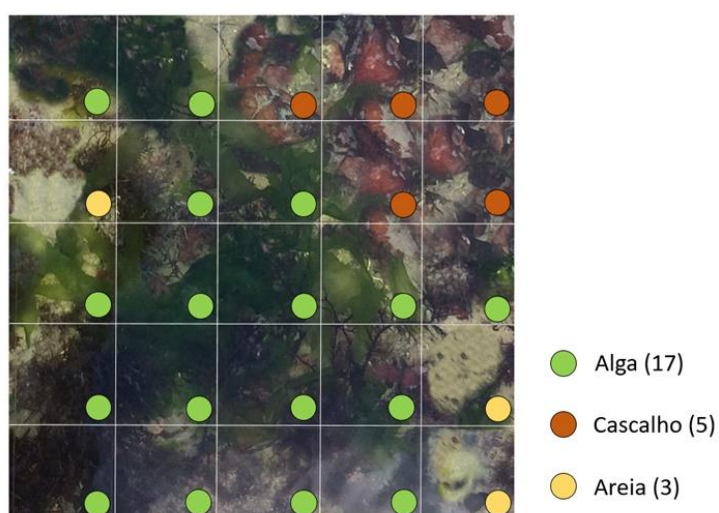


Figura 9. Exemplo de contagem das secções por tipo de substrato observado. Foi considerado o substrato predominante em cada secção

Realizar o procedimento (fotografias e estimativa visual) nos pontos Q2 e Q3. Todas as fotos e estimativas devem ser identificadas e registradas na planilha.

Se algum tipo de substrato estiver presente na poça, mas não estiver presente nos quadrados, esta informação deve ser registrada na planilha de dados (ANEXO I).

Coordenadas geográficas – deverão ser registradas no centro de cada poça com auxílio de GPS (quando possível).

Comprimento – a maior extensão da poça deve ser medida com auxílio de trena (Figura 10).

Profundidade – deverá ser medida em três pontos equidistantes ao longo do comprimento da poça. Poderá ser mensurada com auxílio de régua, metro ou similar (Figura 10).

Largura – a largura da poça deve ser medida perpendicularmente ao comprimento (Figura 10).



Figura 10. Coleta das medidas de comprimento, profundidade e largura com auxílio de trena e régua

Distância do oceano – poderá ser medida com auxílio de trena ou estimada através de passos. Deverá ser tomada a menor distância entre a poça e o oceano. Caso as coordenadas geográficas tenham sido registradas, não é necessário medir a distância entre poça e oceano. Neste caso, o cálculo poderá ser realizado posteriormente com auxílio do *software* Google Earth.

Sedimento – deverá ser coletado com auxílio de uma pá de jardim (aproximadamente 200 gramas) e acondicionado em saco plástico identificado (Figura 11). Quando não houver sedimento na poça, esta informação deverá ser registrada na planilha de dados (ANEXO I).



Figura 11. Coleta e acondicionamento do sedimento

Formato – indicar forma geométrica que melhor descreve o formato da poça:

- ✓ *Círculo.*
- ✓ *Elipse.*
- ✓ *Quadrado.*
- ✓ *Triângulo.*
- ✓ *Formato irregular.*

Coleta da macrofauna

Toda a macrofauna de invertebrados presente na poça deverá ser retirada e lavada em peneira ou saco telado com malha de 0,5 mm. Blocos soltos (seixos e pedras) devem ser revirados para garantir a remoção dos organismos. Este procedimento poderá ser realizado com auxílio de pinça e bandeja (Figura 12). Animais de maior porte (polvos e ouriços, por exemplo) não devem ser coletados, apenas fotografados (Figura 12 – D, E e F).

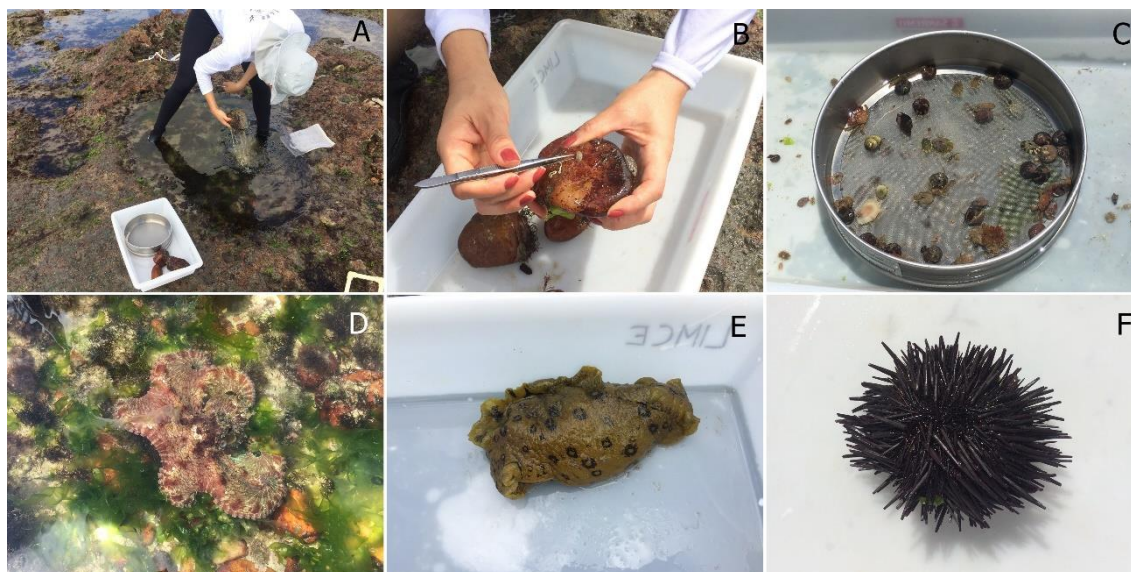


Figura 12. Etapas da coleta da macrofauna: A – retirada manual dos organismos, B – verificação dos blocos soltos com auxílio de pinça, C – material retido na peneira com malha de 0,5 mm, D – *Octopus insularis*, E – *Aplysia dactylomela* e F – *Echinometra lucunter* são exemplos de animais que não devem ser coletados, apenas fotografados

Um amostrador (quadrado) de 10x10 cm deverá ser disposto no centro do banco de macroalgas (quando houver) e as macroalgas presentes nestes limites deverão ser retiradas e lavadas sobre a peneira (Figura 13). As macroalgas devem ser descartadas.



Figura 13. A - Disposição do quadrado no banco de macroalgas, B e C – retirada e lavagem do material sobre a peneira com malha de 0,5 mm

Todo material coletado deverá ser acondicionado em sacos telados (de malha menor ou igual a 0,5 mm) ou em sacos plásticos. As amostras devem ser fechadas com auxílio de elásticos ou similar. Os sacos de coleta devem estar identificados. A coleta da macrofauna deve durar entre 8 e 10 minutos (a depender do tempo de exposição do recife durante a maré baixa).

DEPOIS DA COLETA

Fixação dos organismos

Os organismos devem ser refrigerados por 24 horas e posteriormente fixados em álcool etílico 70% (Figura 14 – A).

Secagem do sedimento

O sedimento deve ser colocado em um béquer e seco em estufa à temperatura de 60°C por 48h ou até a total secagem do material. Os béqueres devem estar identificados.

Armazenamento do material para envio

Os organismos devem ser dispostos em algodão embebido em álcool etílico 70%, colocados em sacos plásticos e selados com auxílio de uma seladora (Figura 14 – B, C, D e E). Quando uma seladora não estiver acessível, o saco plástico poderá ser fechado com auxílio de elásticos e envolvido em outro saco plástico devidamente fechado (Figura 14 – H). Outros métodos poderão ser utilizados, desde que seja assegurado o não vazamento do material. O sedimento também deverá ser armazenado e selado em sacos plásticos (Figura 14 – G). Todo o material deverá estar identificado (Figura 14 – F e G).



Figura 14. Armazenamento do material: A – organismos fixados em álcool etílico 70 %, B e C – organismos dispostos em algodão e embebidos em álcool etílico 70%, D e E – utilização da seladora, F e G – organismos e sedimento em sacos plásticos selados e identificados, H – exemplo de alternativa ao uso da seladora (saco plástico lacrado com elásticos e envolvido em outro saco plástico lacrado)

REFERÊNCIAS

- BERTOCCI, I. et al. Benthic assemblages of rock pools in northern Portugal: seasonal and between-pool variability. **Scientia Marina**, v. 76, p. 781–789, 2012.
- BEZERRA, L. A. V. et al. Fish diversity in tidepools: assembling effects of environmental heterogeneity. **Environmental Biology of Fishes**, v. 100, n. 5, p. 551–563, 2017.
- BREVES, A.; MORAES, F. C. Rock pool malacofauna from a Marine Protected Area in Rio de Janeiro (Brazil). **Strombus**, v. 21, p. 1–9, 2014.
- BROWNE, M. et al. **Sea Search Manual - A guide for community based monitoring of Victoria's marine national parks and marine sanctuaries**. Melbourne: Parks Victoria, 2013.
- DETHIER, M. N. et al. Visual versus random-point percent cover estimations: 'objective' is not always better. **Marine ecology progress series**, p. 93–100, 1993.
- FIRTH, L. B. et al. Biodiversity in intertidal rock pools: Informing engineering criteria for artificial habitat enhancement in the built environment. **Marine Environmental Research**, v. 102, p. 122–130, 2014.
- GODINHO, W. O.; LOTUFO, T. M. C. Local v. microhabitat influences on the fish fauna of tidal pools in north-east Brazil. **Journal of Fish Biology**, v. 76, n. 3, p. 487–501, 2010.
- GOOGLE EARTH V 7.3.0. Disponível em: <<https://www.google.com.br/intl/pt-BR/earth/>>. Acesso em: 14 nov. 2017.
- MARTINS, G. M. et al. Community structure and functioning in intertidal rock pools: Effects of pool size and shore height at different successional stages. **Marine Ecology Progress Series**, v. 329, p. 43–55, 2007.
- METAXAS, A.; SCHEIBLING, R. E. Community structure and organization of tidepools. **Marine Ecology Progress Series**, v. 98, p. 187–198, 1993.
- NETTO, S. A.; ATTRILL, M. J.; WARWICK, R. M. The relationship between benthic fauna, carbonate sediments and reef morphology in reef-flat tidal pools of Rocas Atoll (north-east Brazil). **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 83, p. 425–432, 2003.

ANEXO I – (Planilha de dados)

Identificação da poça –				
Data –		Local –		
Lat –		Long –		
Equipe –				
Clima – ensolarado () nublado () chovendo () ventando ()				
Hora da coleta	Início –		Fim –	
¹ Número de pessoas observadas no recife –				
¹ Estabelecimentos comerciais nas proximidades do recife – SIM () NÃO ()				
¹ Presença de animais domésticos no recife – SIM () NÃO ()				
¹ Visão geral do recife – foto N°				
Visão geral da poça – foto N°				
Presença de lixo na poça – SIM () NÃO ()				
Amostrador 30x30 cm (% de cobertura) – Q1 fotos N°s				
Q2 fotos N°s		Q3 fotos N°s		
Estimativa visual no amostrador (número de secções observadas por tipo de substrato por quadrado):				Tipo de substrato observado na poça :
✓ Rocha	Q1	Q2	Q3	() Rocha
✓ Alga	Q1	Q2	Q3	() Alga
✓ Areia	Q1	Q2	Q3	() Areia
✓ Cascalho	Q1	Q2	Q3	() Cascalho
✓	Q1	Q2	Q3	()
✓	Q1	Q2	Q3	()
Comprimento –		Largura –		
Profundidade	1 –	2 –	3 –	
² Distância do oceano (menor distância) –				
Forma geométrica que melhor descreve o formato da poça:				
() Círculo		() Triângulo		
() Elipse		() Formato irregular		
() Quadrado				
³ Tempo de coleta (macrofauna) –				
⁴ Etiqueta macrofauna ()		⁴ Etiqueta sedimento ()		

¹Informações referentes ao recife. Uma vez respondidas não precisam ser repetidas em todas as poças.

²Se coordenadas geográficas tiverem sido registradas em todas as poças, não é necessário medir a distância entre poça e oceano.

³A coleta da macrofauna deve durar entre 10 e 15 minutos.

⁴Os itens “Etiqueta macrofauna” e “Etiqueta sedimento” tem a finalidade de garantir que as amostras foram identificadas e devem ser marcados após verificação. Caso não haja sedimento na poça, esta informação deve ser registrada no item “Etiqueta sedimento” como *ausente*.

Q1, Q2 e Q3 – pontos / quadrados 1, 2 e 3 (o amostrador de 30x30 cm deve ser posicionado em três pontos por poça (Figura 7)). Devem ser tiradas duas fotos por ponto.

- ✓ *Deve ser registrada uma planilha por poça.*
- ✓ *Observações gerais devem ser registradas no verso da folha da planilha.*
- ✓ *O preenchimento da planilha deve ser realizado, preferencialmente, em grafite escuro (visível).*

ANEXO II

¹Material para coleta de dados:



Figura 15. Material para coleta de dados: A – amostrador (10x10 cm), B – amostrador seccionado (30x30 cm), C – bandeja, D – cronômetro, E – elásticos, F – etiqueta de identificação, G – GPS, H – máquina fotográfica, I – pá de jardinagem, J – peneira com malha de 0,5 mm, K – pinças, L – planilha de dados, M – régua, N – saco telado (malha \leq 0,5 mm), O – sacos plásticos, P – trena

¹Caso necessário, os equipamentos podem ser substituídos por similares. Esta informação deverá ser registrada.

ANEXO III

PASSO A PASSO

Antes da coleta

- A. Definir área de estudo.
- B. Organizar material para coleta.

Durante a coleta

- A. Tirar foto geral do recife (registrar na planilha).
- B. Prospectar poças.
- C. Ao encontrar poça:
 - OBS.: evitar suspensão do sedimento para garantir qualidade das fotos.
 - 1. Fotografar poça (registrar na planilha).
 - 2. Fotografar quadrado de 30x30 cm seccionado em 25 subquadrados no primeiro ponto – Q1 (registrar na planilha).
 - 3. Fazer estimativa visual do percentual de cobertura (registrar na planilha).
 - 4. Repetir procedimento em mais dois pontos – Q2 e Q3 (totalizando três pontos por poça).
 - 5. Registrar coordenadas geográficas ou medir distância entre poça e oceano - quando GPS não estiver disponível (registrar na planilha e na etiqueta).
 - 6. Medir poça – comprimento, profundidade (três pontos) e largura (registrar na planilha).
 - 7. Coletar sedimento (identificar amostra e registrar na planilha).
 - 8. Registrar formato da poça.
 - 9. Dispor quadrado de 10x10 cm no banco de macroalgas, retirar e lavar material sobre a peneira.
 - 10. Ligar cronômetro ou similar (a coleta da macrofauna deve durar entre 8 e 10 minutos).
 - 11. Coletar macrofauna (identificar amostra e registrar na planilha).
 - 12. Verificar preenchimento da planilha de dados.
- D. Prospectar próxima poça. Ao encontrar, realizar procedimento descrito em “C”.

Depois da coleta

- A. Fixar organismos.
- B. Secar sedimento.
- C. Armazenar material.
- D. Informações sobre o envio do material serão disponibilizadas posteriormente.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A realidade que conhecemos é descrita a partir de fatores multidimensionais. A descrição dos sistemas naturais não é diferente. Estruturas abióticas e bióticas são influenciadas por numerosos fatores atuando consonantes em diferentes escalas no tempo e no espaço. As minúcias dessas interações têm sido desvendadas em sistemas terrestres e marinhos. Em poças de marés, objeto de estudo desta tese, ainda restam muitos pormenores a serem descobertos. Aqui, apresentamos alguns deles.

Nesse trabalho tentamos praticar uma abordagem multidimensional. Consideramos diferentes escalas observacionais, diferentes variáveis preditoras e respostas, além da prévia avaliação do estado do conhecimento sobre o tema. Nesta avaliação identificamos que a maior parte das publicações sobre poças de maré foi realizada em poças marinhas de ecossistemas temperados e que o grupo mais estudado foi a ictiofauna. Ou seja, estudos sobre invertebrados marinhos associados a poças de maré tropicais são escassos. Este foi um dos fatores que nos motivou a estudar padrões de biodiversidade dos moluscos nesses sistemas. Então, nós descobrimos que esses padrões não estavam relacionados com a dimensão das poças e que a variação espacial parecia ser um preditor mais importante. E é. A variação das assembleias estudadas é explicada principalmente por um componente espacial resultante de processos biogeográficos associados a dispersão das espécies. Assembleias com agrupamentos mais evidentes e recorrentes resultaram do alto percentual explicativo da variação espacial. Por essa razão, a variação biogeográfica parece atuar como filtro seletivo do *pool* regional de espécies. A baixa contribuição explicativa do componente ambiental indica que há outros fatores não investigados nesse estudo atuando em sincronia sobre essa explicação. Inferimos que a intensidade das ondas incidentes seja um deles. Também acreditamos que filtros ambientais e biológicos atuem como mecanismos seletivos em escala local nesses sistemas. Tais conjecturas baseiam-se em nossos resultados e nas explicações já demonstradas em outros sistemas. Entretanto, elas foram fundamentadas, sobretudo, pelo fato de que sistemas complexos são organizados por fatores multidimensionais.

Deste modo, sugerimos que estudos sobre outros grupos de invertebrados e que considerem outras variáveis sejam realizados em poças de maré em recifes tropicais. Por fim, reforçamos a necessidade de descobertas fundamentadas por abordagens multivariadas desenvolvidas em mais de uma escala observacional. A concordância de descobertas dessa natureza nos aproxima de uma explicação mais convincente sobre a realidade que conhecemos.