

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

MÁRCIA NEUNSWANDER KURTZ

**O EFEITO DA BORDA DO HABITAT E DAS CARACTERÍSTICAS DO  
SEDIMENTO SOBRE A ESTRUTURA DAS COMUNIDADES  
BÊNTICAS**

PONTAL DO PARANÁ

2015

MÁRCIA NEUNSWANDER KURTZ

**O EFEITO DA BORDA DO HABITAT E DAS CARACTERÍSTICAS DO  
SEDIMENTO SOBRE A ESTRUTURA DAS COMUNIDADES  
BÊNÉTICAS**

Dissertação apresentada como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Sistemas Costeiros e Oceânicos. Curso de Pós-Graduação em Sistemas Costeiros e Oceânicos, Centro de Estudos do Mar, Setor de Ciências da Terra, Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Fernandes Camargo Fonseca

Linha de Pesquisa: Biologia e Ecologia de Sistemas Oceânicos e Costeiros

PONTAL DO PARANÁ

2015

CATALOGAÇÃO NA FONTE:  
UFPR / SIBI - Biblioteca do Centro de Estudos do Mar  
Liliam Maria Orquiza - CRB-9/712

C96e Kurtz, Márcia Neunschwander  
O efeito da borda do habitat e das características do sedimento sobre a estrutura das comunidades bênticas. / Márcia Neunschwander Kurtz. – Pontal do Paraná, 2015.  
26 f.; 29 cm.

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Fernandes Camargo Fonseca.

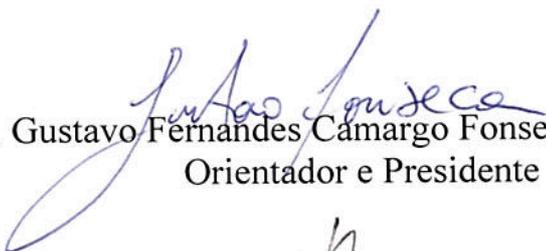
Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Sistemas Costeiros e Oceânicos, Centro de Estudos do Mar, Setor de Ciências da Terra, Universidade Federal do Paraná.

1. Comunidades bênticas. 2. Efeito de borda. 3. Paisagem marinha. 4. Permeabilidade. I. Título. II. Fonseca, Gustavo Fernandes Camargo. III. Universidade Federal do Paraná.

CDD 583.42

Ata da sessão pública de Defesa de Dissertação para obtenção do grau de Mestra em Sistemas Costeiros e Oceânicos, área de concentração Biologia e Ecologia de Sistemas. Ao primeiro do mês de abril de 2015, no anfiteatro do Centro de Estudos do Mar, às 09 horas, reuniu-se em sessão pública a Banca Examinadora da prova de Defesa de Dissertação da candidata ao Título de Mestra em Sistemas Costeiros e Oceânicos, **Marcia Neunschwander Kurtz**, composta pelos seguintes membros: Dr. Gustavo Fernandes Camargo Fonseca (UNIFESP), como orientador e presidente, Dr. Sérgio Antonio Netto (UNISUL) e Dr. Maikon Di Domenico (UNICAMP), como examinadores. Após os esclarecimentos prestados pelo candidato às arguições feitas pelos membros da Banca, o Sr. Presidente suspendeu temporariamente a sessão a fim de que a Banca se reunisse em sessão secreta para deliberar sobre o resultado. Reaberta a sessão, o Sr. presidente deu conhecimento a candidata que, de conformidade com o Art. 67 da Resolução 65/09 CEPE, a dissertação foi APROVADA, apenas condicionada à apresentação, no prazo de sessenta dias, da redação final com as alterações sugeridas.

Pontal do Paraná, 01 de abril de 2015.

  
Dr. Gustavo Fernandes Camargo Fonseca (UNIFESP)  
Orientador e Presidente

  
Dr. Sérgio Antonio Netto (UNISUL)  
Membro Examinador

  
Dr. Maikon Di Domenico (UNICAMP)  
Membro Examinador

Título da Dissertação: *“O efeito da borda do habitat e das características do sedimento sobre a estrutura das comunidades bênticas.”*

## RESUMO

A borda entre dois habitats exerce grande efeito sobre as comunidades biológicas, mas também pode afetar a característica de parâmetros ambientais determinantes na estruturação das comunidades. Neste estudo nós questionamos se a resposta das comunidades está associada principalmente a estas mudanças nos parâmetros ambientais e apenas indiretamente a borda visível. Para testar esta hipótese nós analisamos a resposta da macrofauna bêntica à distância da borda visível e às variações nos parâmetros sedimentares (fator determinante na estruturação de comunidades bênticas) em três locais com diferentes configurações de paisagem. Nossos resultados mostram que os valores dos parâmetros sedimentares mudaram próximo a borda visível, geralmente a menos de 1 m da borda. Variações nos valores de densidade total, riqueza de espécies e diversidade de Shannon foram associadas às mudanças no teor de matéria orgânica e carbonato de cálcio nos habitats não vegetados, ou com vegetação mais permeável. Em habitats vegetados e menos permeáveis a distância da borda visível foi o fator mais associado às variações nos descritores da comunidade. Além disso, os resultados mostram que a mudança nos parâmetros sedimentares e descritores da comunidade ocorram dentro da área vegetada em habitats mais permeáveis e fora da área vegetada nos menos permeáveis. Esses resultados refutam parcialmente nossa hipótese já que variações na comunidade associadas aos parâmetros sedimentares ocorreram geralmente fora dos habitats vegetados. É possível que dentro destes habitats a complexidade estrutural gerada pelas plantas atue fortemente sobre a organização da comunidade, independente de pequenas variações sedimentares. Por outro lado, a presença das vegetações pode alterar parâmetros como matéria orgânica e carbonato de cálcio nos habitats não vegetados adjacentes, gerando gradientes que estão associados à estruturação da macrofauna. A posição desse gradiente em relação à borda, no entanto, parece ser dependente da permeabilidade do habitat.

**Palavras-chave:** Comunidades bênticas, Efeito de borda, Paisagem marinha, Permeabilidade.

## ABSTRACT

Boundary between habitats has a strong effect on biological communities, but also may affect environmental parameters that play important role in structuring communities. In this study we ask whether community response to boundary is explained mainly by changes in environmental parameters and only indirectly by vegetation boundary. To test this hypothesis we analyzed the response of estuarine macrobenthic community to boundary distance and variation in sedimentary parameters (key factor for benthic community structuring) in three areas with different landscape configuration. Our results show that sedimentary parameters changed next to the boundary, around 1 m. Variation in total density, richness and Shannon diversity values were associated with changes in organic matter and calcium carbonate content in non-vegetated or more permeable habitats. In vegetated and less permeable habitats boundary distance was the main factor associated with community descriptors. Moreover, our results show that changes in sedimentary parameters and community descriptors occurred inside the vegetated area in more permeable habitats and outside the vegetated area in the less permeable ones. These results partially refute our hypothesis because sedimentary parameters effect on benthic community occurred generally in non-vegetated habitats. The high structural complexity provided by plants may possibly have a strong effect in community organization, rather than sedimentary variation. On the other hand, presence of plants may affect parameters like organic matter and calcium carbonate content in adjacent non-vegetated habitats, creating environmental gradients associated with macrofauna structuring. However, this gradient position in relation to the boundary seems to be dependent of habitat permeability.

**Keywords:** Benthic community, Edge effect, Permeability, Seascape.

## SUMÁRIO

RESUMO.....	5
INTRODUÇÃO .....	6
MATERIAIS E MÉTODOS .....	8
<i>Área de estudo, amostragem e processamento</i> .....	8
<i>Análise dos dados</i> .....	10
RESULTADOS.....	11
<i>Efeito da borda visível nos parâmetros sedimentares</i> .....	11
<i>Variações na estrutura da comunidade</i> .....	13
DISCUSSÃO .....	16
REFERÊNCIAS.....	20

# O EFEITO DA BORDA DO HABITAT E DAS CARACTERÍSTICAS DO SEDIMENTO SOBRE A ESTRUTURA DAS COMUNIDADES BÊNATICAS

Márcia Neunschwander Kurtz<sup>1\*</sup>, Gustavo Fernandes Camargo Fonseca<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Sistemas Costeiros e Oceânicos, Centro de Estudos do Mar, Universidade Federal do Paraná, Pontal do Paraná, Paraná, Brasil

<sup>2</sup>Instituto do Mar, Universidade Federal de São Paulo, Santos, São Paulo, Brasil

\*Correspondência: kurtz.nema@gmail.com

**Resumo** A borda entre dois habitats exerce grande efeito sobre as comunidades biológicas, mas também pode afetar a característica de parâmetros ambientais determinantes na estruturação das comunidades. Neste estudo nós questionamos se a resposta das comunidades está associada principalmente a estas mudanças nos parâmetros ambientais e apenas indiretamente a borda visível. Para testar esta hipótese nós analisamos a resposta da macrofauna bêntica à distância da borda visível e às variações nos parâmetros sedimentares (fator determinante na estruturação de comunidades bênticas) em três locais com diferentes configurações de paisagem. Nossos resultados mostram que os valores dos parâmetros sedimentares mudaram próximo a borda visível, geralmente a menos de 1 m da borda. Variações nos valores de densidade total, riqueza de espécies e diversidade de Shannon foram associadas às mudanças no teor de matéria orgânica e carbonato de cálcio nos habitats não vegetados, ou com vegetação mais permeável. Em habitats vegetados e menos permeáveis a distância da borda visível foi o fator mais associado às variações nos descritores da comunidade. Além disso, os resultados mostram que a mudança nos parâmetros sedimentares e descritores da comunidade ocorram dentro da área vegetada em habitats mais permeáveis e fora da área vegetada nos menos permeáveis. Esses resultados refutam parcialmente nossa hipótese já que variações na comunidade associadas aos parâmetros sedimentares ocorreram geralmente fora dos habitats vegetados. É possível que dentro destes habitats a complexidade estrutural gerada pelas plantas atue fortemente sobre a organização da comunidade, independente de pequenas variações sedimentares. Por outro lado, a presença das vegetações pode alterar parâmetros como matéria orgânica e carbonato de cálcio nos habitats não vegetados adjacentes, gerando gradientes que estão associados à estruturação da macrofauna. A posição desse gradiente em relação à borda, no entanto, parece ser dependente da permeabilidade do habitat.

**Palavras-chave:** Comunidades bênticas, Efeito de borda, Paisagem marinha, Permeabilidade.

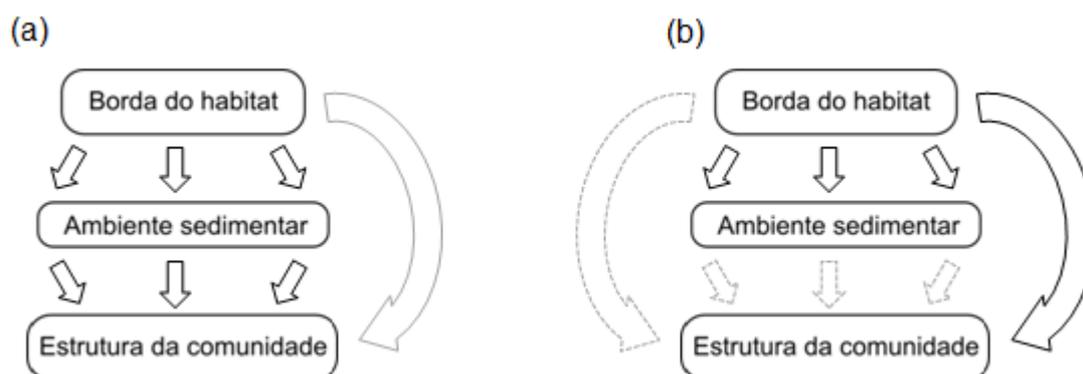
## 38 INTRODUÇÃO

39 O padrão espacial das comunidades e sua relação com as características ambientais é  
40 um dos temas centrais em estudos de ecologia bêntica (Diaz e Rosenberg 1995; Josefson e  
41 Göke 2013; Fonseca et al 2014). No entanto, para predizer padrões e processos em amplas  
42 escalas espaciais é importante incluir atributos da paisagem como, por exemplo, composição,  
43 forma e tamanho dos habitats que compõe a paisagem (Farina 2006). Em ecossistemas  
44 marinhos e costeiros, diversos estudos têm demonstrado que os atributos da paisagem  
45 influenciam as comunidades (Boström et al 2011). Dentre os atributos da paisagem, as bordas  
46 em particular contêm diferentes características estruturais, como extensão, espessura e  
47 contraste (Strayer et al 2003) que são dependentes dos habitats adjacentes. A estrutura de  
48 ambos os habitats determinam a permeabilidade da borda, ou seja, a fração de energia,  
49 materiais ou organismos que irá atravessá-la (Cadenasso et al 2003; Strayer et al 2003).  
50 Desse modo as bordas podem modificar a distribuição e abundância dos organismos por  
51 alterar as condições físicas, disponibilidade de recursos e interação entre espécies (Bologna e  
52 Heck 1999; Ries et al 2004).

53 O efeito da borda em invertebrados é variável e inconsistente (Ries et al 2004). A  
54 densidade de indivíduos em paisagens costeiras, por exemplo, pode aumentar (Bologna e  
55 Heck 2002), decrescer (Sánchez-Jerez et al 1999) ou manter-se constante (Tanner 2006)  
56 através da borda. Tal discrepância de resultados em comunidades bênticas marinhas sugere  
57 que outros fatores também podem estar relacionados com a resposta à borda. A maioria dos  
58 estudos que investigam a resposta da estrutura da comunidade bêntica á borda utilizam  
59 apenas a distância da borda desconsiderando a variação de outros parâmetros ao longo dela  
60 (Sánchez-Jerez et al 1999; Bologna and Heck 2002; Tanner 2005; Tanner 2006; Barnes and  
61 Hamylton 2013). Contudo, é bem estabelecido na literatura que as comunidades bênticas de  
62 fundo inconsolidado são diretamente influenciadas pelas características físico-químicas do

63 ambiente sedimentar (Snelgrove e Butman 1994). Sendo assim, além dos engenheiros de  
 64 ecossistemas (ex. manguezais, marismas e pradarias marinhas), que definem a borda entre os  
 65 habitats adjacentes e adicionam heterogeneidade ao substrato (Jones et al 1997; Gutiérrez et  
 66 al 2003; Kon et al 2010), diversos parâmetros sedimentares como tamanho médio do grão  
 67 (Anderson 2008), profundidade da camada redox e teores de matéria orgânica e carbonato de  
 68 cálcio (Pearson e Rosenberg 1978; Weston 1990; Gutiérrez et al 2003) podem ser  
 69 importantes para a interpretação dos efeitos relacionados à borda.

70 Neste contexto, o objetivo deste trabalho será testar se a borda visível entre dois  
 71 habitats promove uma borda no ambiente sedimentar, e como a macrofauna está estruturada  
 72 em relação a estas duas bordas. Espera-se que a resposta da macrofauna esteja principalmente  
 73 associada às variações nos parâmetros sedimentares e apenas indiretamente à distância da  
 74 borda (Fig. 1). A fim de testar a generalidade desta hipótese, as amostras foram coletadas em  
 75 três locais com diferentes configurações de paisagem: Baixio-Manguezal, Baixio-Marisma e  
 76 Manguezal-Marisma.



77

78 **Figura 1.** Modelo conceitual representando a hipótese alternativa de que os descritores da  
 79 comunidade podem estar associados diretamente aos parâmetros sedimentares e apenas  
 80 indiretamente à borda visível do habitat (a), e a hipótese nula de que a borda ou outro  
 81 parâmetro não analisado podem ser determinantes na resposta da comunidade ao efeito de  
 82 borda (b). Flechas pretas: efeito direto, Flechas cinza: efeito indireto; Flechas cinza  
 83 pontilhadas: ausência de efeito.

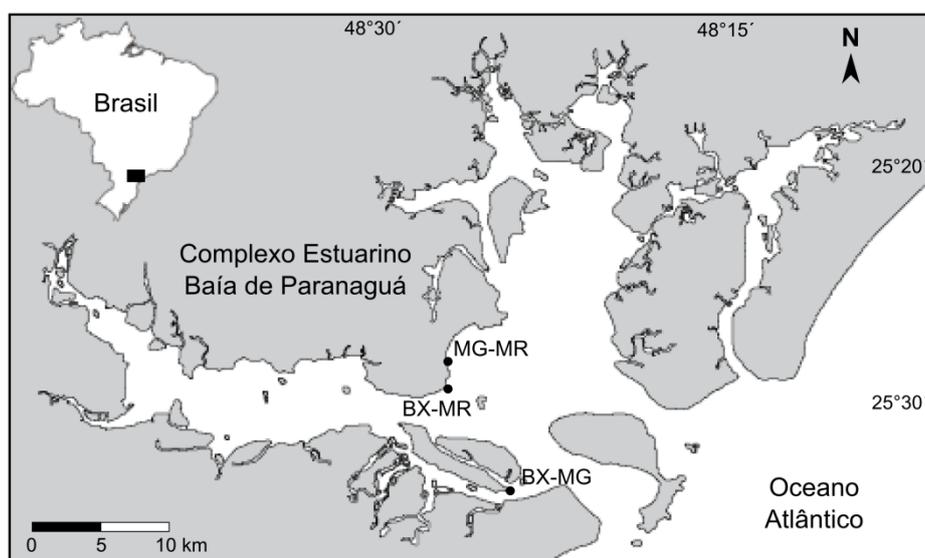
84

## 85 MATERIAIS E MÉTODOS

### 86 *Área de estudo, amostragem e processamento*

87 O estudo foi conduzido no Complexo Estuarino de Paranaguá (CEP), região sul do  
88 Brasil (Fig. 2), em fevereiro de 2014 (verão austral). O CEP é um sistema estuarino altamente  
89 preservado que possui uma área de 286,6 km<sup>2</sup> de terras úmidas, tais como manguezais e  
90 marismas (Noernberg et al 2004). Os manguezais são compostos por extensos bosques mono-  
91 ou pluriespecíficos de *Rhizophora mangle*, *Avicennia schaueriana* e *Laguncularia racemosa*,  
92 enquanto as marismas ocorrem como formações monoespecíficas de *Spartina alterniflora*. O  
93 CEP possui uma amplitude de maré de aproximadamente 2 m, e ampla atuação dos  
94 gradientes de salinidade e energia devido à influência marinha e também ao aporte de água  
95 doce (Lana et al 2001). Por isso, as amostragens foram realizadas apenas na região de  
96 desembocadura do CEP, região classificada como eurihalina (salinidade aproximadamente  
97 30) e com elevada energia, para evitar variações espaciais que possam mascarar os efeitos da  
98 estrutura da paisagem.

99

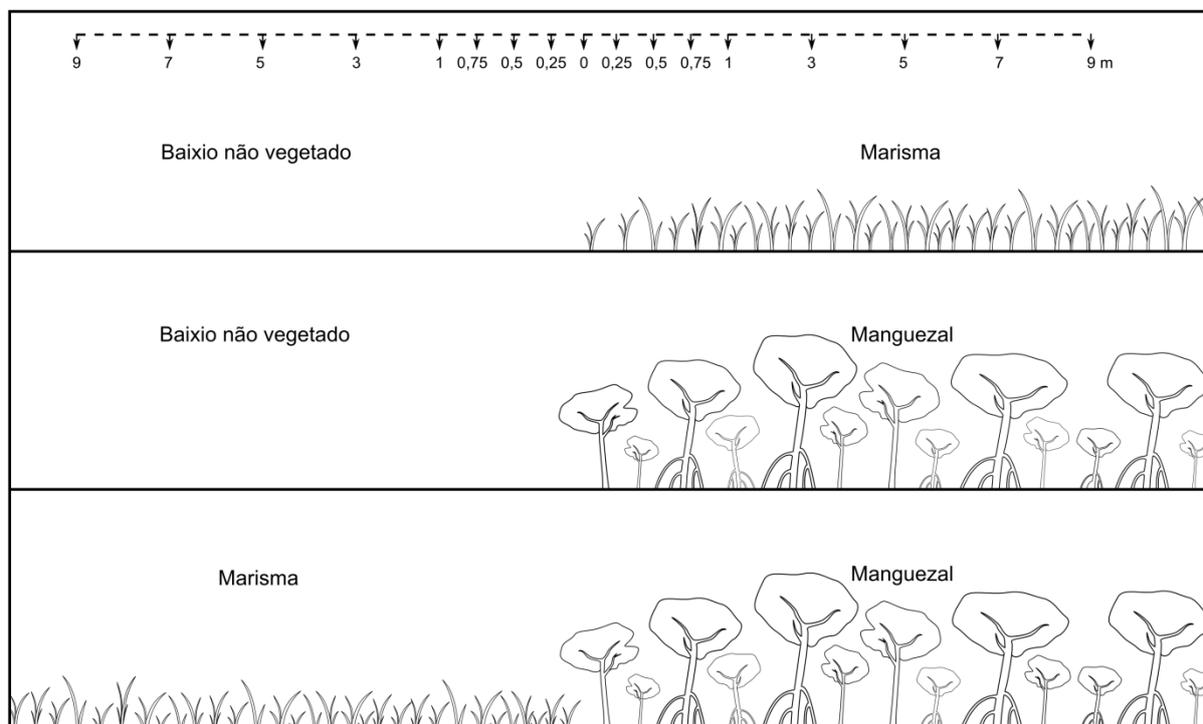


100

101 **Figura 2.** Mapa do Complexo Estuarino de Paranaguá mostrando a localização dos três locais  
102 amostrados. BX-MG: baixio não vegetado adjacente a manguezal; BX-MR: baixio não  
103 vegetado adjacente a marisma; MG-MR: manguezal adjacente a marisma.

104 As amostragens foram realizadas em três locais com diferentes configurações de  
 105 paisagem: baixio não vegetado com manguezal (Baixio-Manguezal), baixio não vegetado  
 106 com marisma (Baixio-Marisma) e manguezal com marisma (Manguezal-Marisma; Fig. 2).  
 107 No local Baixio-Manguezal o manguezal foi composto apenas pela espécie *Rhizophora*  
 108 *mangle*, enquanto no local Manguezal-Marisma as três espécies foram presentes no  
 109 manguezal. Foram escolhidas áreas em que os habitats possuíssem um tamanho mínimo de  
 110 18 m de largura e nenhuma borda lateral próxima. Em cada uma das três áreas foi definido  
 111 um transecto posicionado perpendicularmente a linha da costa. Cada transecto foi composto  
 112 por 17 pontos amostrais que cobriram dois habitats e a interface entre eles. Em todos os  
 113 locais os pontos foram distribuídos regularmente em relação à distância da borda (Fig. 3) e  
 114 distribuídos aleatoriamente em relação à linha de borda.

115



116 **Figura 3.** Representação esquemática das distâncias adotadas para amostragem nas três  
 117 configurações de paisagem onde o estudo foi conduzido.

119

120 Em cada ponto foi coletada uma amostra de sedimento para análise da granulometria,  
121 teor de matéria orgânica e carbonato de cálcio, e uma amostra de sedimento para análise da  
122 macrofauna bêntica. As amostras para análise dos parâmetros sedimentares foram coletadas  
123 com um cilindro de PVC (5 cm de diâmetro por 10 de altura) e congeladas imediatamente  
124 após as coletas (-20°C), até serem processadas. Inicialmente as amostras foram secas em  
125 estufa (60°C) e posteriormente quarteadas para as diferentes análises. O teor de matéria  
126 orgânica nos sedimentos foi estimado pela diferença de peso inicial e final após queima com  
127 peróxido de hidrogênio; e o teor de carbonato de cálcio foi estimado pela diferença de peso  
128 inicial e final após acidificação das amostras em HCl a 10%. A granulometria foi  
129 determinada pelo analisador de tamanho de partículas Microtrac Bluewave<sup>®</sup>. As amostras  
130 para análise da macrofauna foram coletadas com um amostrador de PVC (10 cm de altura por  
131 15 cm de diâmetro) e fixadas com formalina 10% por pelo menos 48 horas. Em laboratório as  
132 amostras lavadas em jogo de peneira com malhas de 1 e 0,5 mm, conservadas em álcool 70%  
133 e coradas com Rosa de Bengala. Por fim, as amostras foram levadas ao microscópio  
134 estereoscópio para quantificação e identificação dos organismos até o menor nível  
135 taxonômico possível.

136

### 137 *Análise dos dados*

138 A relação entre os descritores da comunidade, parâmetros sedimentares e borda dos  
139 habitats foi testada usando a análise de regressão. Primeiramente, testamos a relação dos  
140 parâmetros sedimentares (tamanho médio do grão, teor de matéria orgânica e carbonato de  
141 cálcio) com a distância da borda para determinar se tais parâmetros são alterados pela  
142 presença da borda. Em seguida, testamos o efeito da distância da borda e dos parâmetros  
143 sedimentares sobre os descritores da comunidade (densidade total de indivíduos, riqueza de

144 espécies e diversidade de Shannon) para determinar qual desses fatores melhor explica às  
145 variações nos descritores.

146         Adicionalmente, nós utilizamos a análise do movimento de fração da janela (Moving  
147 Split Window - MSW; Fortin e Dale 2005) para determinar se a borda visível de fato  
148 representa um ponto de transição para os parâmetros sedimentares, descritores e estrutura da  
149 comunidade bêntica. Esta técnica consiste em calcular a diferença entre duas amostras  
150 adjacentes (Ludwig e Cornelius 1987; Fortin e Dale 2005) através da distância euclidiana ao  
151 quadrado (DEQ). Assim, a análise MSW age como um detector de fronteiras locais que, em  
152 conjunto com o índice de dissimilaridade (ex: DEQ), promove detalhada informação sobre  
153 mudanças fortes e abruptas ao longo de um transecto uni-dimensional. Picos altos e estreitos  
154 definem a localização de fronteiras abruptas, enquanto fronteiras graduais ocorrem onde os  
155 picos são baixos e largos (Choesin e Boerner 2002).

156

## 157 **RESULTADOS**

### 158 *Efeito da borda visível nos parâmetros sedimentares*

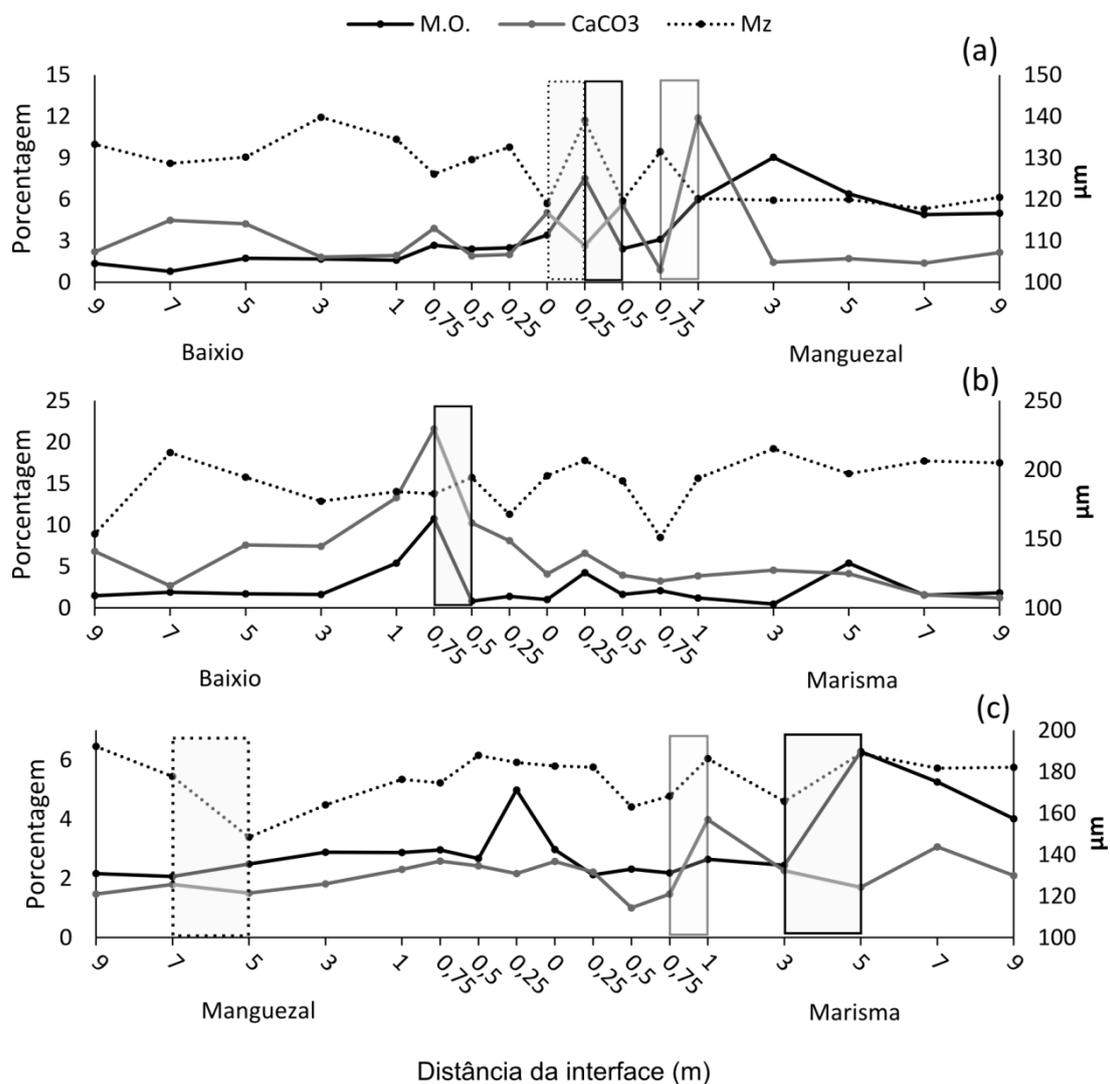
159         O sedimento nos três locais de estudo foi classificado como areia fina ou muito fina, e  
160 o tamanho médio do grão permaneceu constante entre os habitats (Fig. 4a, b, c; Tabela 1),  
161 indiferente á presença da borda visível. Os teores de matéria orgânica e carbonato de cálcio,  
162 por outro lado, variaram significativamente em relação à distância da borda dependendo do  
163 local analisado (Tabela 1). De modo geral, os valores de matéria orgânica e carbonato de  
164 cálcio foram maiores próximo à borda nos locais com habitat vegetado associado ao baixio  
165 não vegetado (Fig. 4a, b). No Manguezal-Marisma, a distância da borda também teve forte  
166 efeito sobre a distribuição da matéria orgânica e carbonato de cálcio (Tabela 1). Os valores de  
167 ambos os parâmetros são elevados no interior da marisma e reduzem em direção a interface  
168 com o manguezal (Fig. 4c).

169 **Tabela 1.** Coeficiente de determinação ( $r^2$ ) para a regressão da distância da borda sobre o tamanho  
 170 médio do grão (Mz), teor de matéria orgânica (M.O.) e carbonato de cálcio ( $\text{CaCO}_3$ ) em cada habitat  
 171 nos três locais estudados.

	Baixio	Manguezal	Baixio	Marisma	Manguezal	Marisma
Mz ( $\mu\text{m}$ )	0,07	0,17	0,02	0,14	0,00	0,10
M.O. (%)	<b>0,61**</b>	0,03	0,07	0,01	0,39 <sup>MS</sup>	<b>0,51*</b>
$\text{CaCO}_3$ (%)	0,01	0,17	0,18	<b>0,55*</b>	<b>0,76**</b>	0,01

172 \*\*\* $p < 0,001$ ; \*\* $p < 0,01$ ; \* $p < 0,05$ ; <sup>MS</sup> $p < 0,08$  (MS: Marginalmente significativo)

173



174

175 **Figura 4.** Valores dos parâmetros sedimentares ao longo do transecto nos locais: Baixio-  
 176 Manguezal (a), Baixio-Marisma (b) e Manguezal-Marisma (c). A área hachurada indica  
 177 posição de máxima descontinuidade determinada pela análise MSW para cada parâmetro  
 178 sedimentar. Mz ( $\mu\text{m}$ ): Tamanho médio do grão; M.O. (%): Teor de matéria orgânica;  $\text{CaCO}_3$   
 179 (%): Teor de carbonato de cálcio.

180

181 O resultado da análise MSW mostra que a descontinuidade nos valores dos  
182 parâmetros sedimentares não ocorreu precisamente na linha de borda visível, mas variou  
183 geralmente até a distância de 1 m da borda dependendo de cada local. A região de transição  
184 ou descontinuidade determinada pela análise MSW está associada às mudanças bruscas nos  
185 valores de cada parâmetro. Desse modo, no local Baixio-Manguezal a máxima  
186 descontinuidade nos valores dos parâmetros sedimentares ocorreu no manguezal, entre 0-0,25  
187 m para o tamanho médio do grão, entre 0,25-0,5 m para a matéria orgânica, e entre 0,75-1 m  
188 para o carbonato de cálcio (Fig. 4a). No local Baixio-Marisma a máxima descontinuidade nos  
189 valores dos parâmetros abióticos ocorreu dentro do baixio não vegetado, sobrepostas entre  
190 0,5-0,75 m da borda visível (Fig. 4b). No local Manguezal-Marisma a posição da máxima  
191 descontinuidade nos valores foi mais variada, sem um padrão claro (Fig. 4c).

192

### 193 *Variações na estrutura da comunidade*

194 O resultado da análise de regressão mostrou que os descritores da comunidade bêntica  
195 foram associados tanto aos parâmetros ambientais como à distância da borda visível. O maior  
196 efeito de cada um destes dois fatores, no entanto, foi dependente do habitat analisado.

197 No local Baixio-Manguezal, os valores de densidade e diversidade foram associados  
198 aos teores de matéria orgânica e carbonato de cálcio presentes no sedimento do baixio não  
199 vegetado. Dentro do manguezal, por outro lado, os parâmetros sedimentares não foram  
200 relacionados a nenhum descritor. A análise de regressão revelou, no entanto, uma associação  
201 significativa entre a densidade de indivíduos e a distância da borda visível (Tabela 2). A  
202 densidade de indivíduos aumentou em direção ao interior do manguezal, com máxima  
203 descontinuidade nos valores entre 5-7 m da borda visível (Fig. 5a). Com exceção da riqueza,  
204 a descontinuidade nos valores dos descritores ocorreu distante da borda visível, após a  
205 descontinuidade nos valores dos parâmetros sedimentares (Fig. 5a).

206 A riqueza também foi associada ao teor de matéria orgânica e carbonato de cálcio nos  
 207 sedimentos do baixio no local Baixio-Marisma. A densidade e a diversidade, por outro lado,  
 208 foram fortemente relacionadas com a distância da borda (Tabela 2). Nesse local a densidade é  
 209 baixa dentro da marisma e aumenta gradualmente em direção ao baixio, um padrão oposto ao  
 210 encontrado no Baixio-Manguezal (Fig. 5a, b). A máxima descontinuidade nos descritores da  
 211 comunidade também ocorreu dentro do baixio não vegetado, entre 5-7 m para a densidade e  
 212 diversidade, e mais próximo da borda para a riqueza, entre 0,5-0,75 m da borda visível (Fig.  
 213 5b).

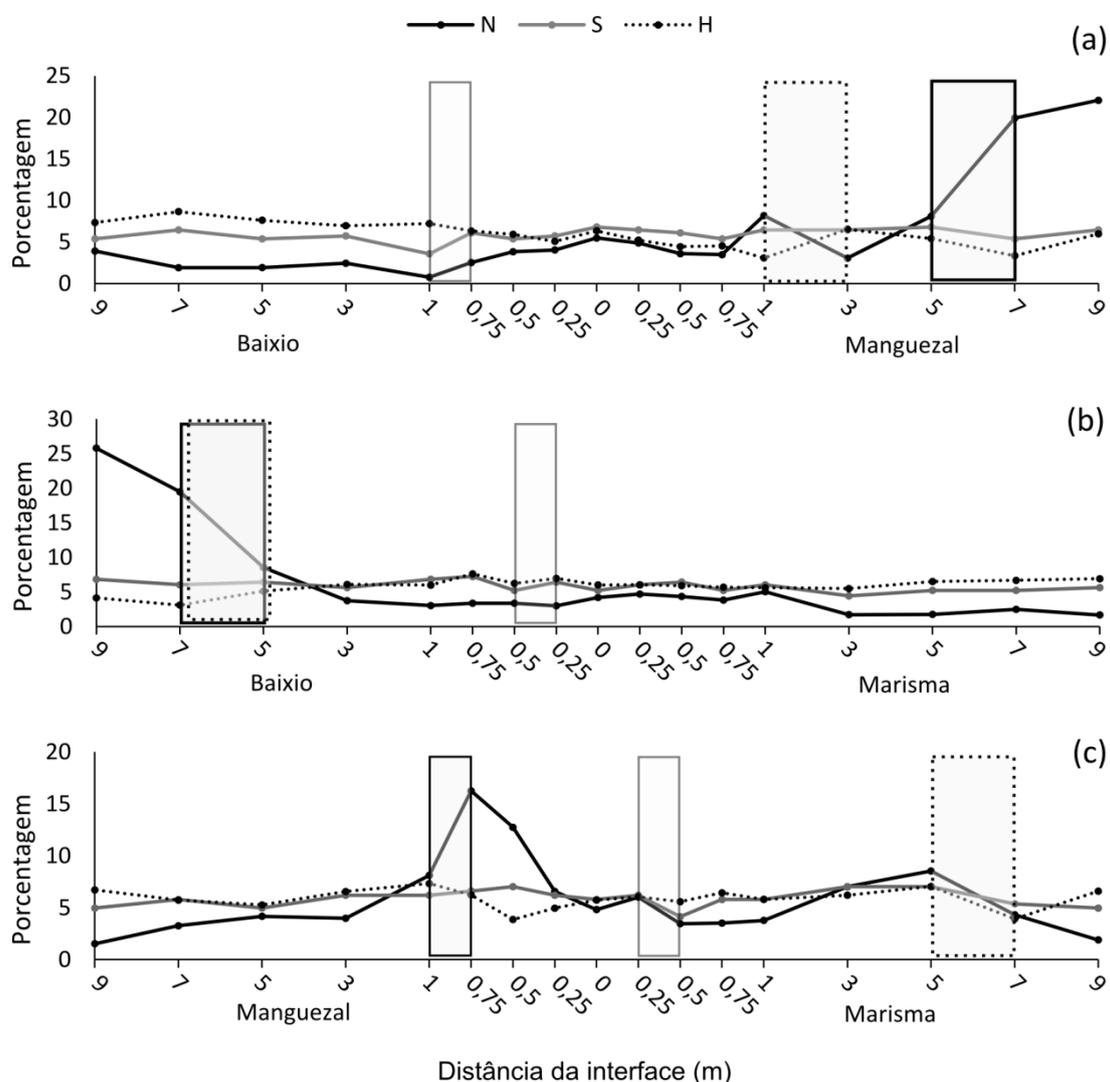
214

215 **Tabela 2.** Coeficiente de determinação ( $r^2$ ) para a regressão da distância da borda, tamanho médio do  
 216 grão (Mz), teor de matéria orgânica (M.O.) e carbonato de cálcio (CaCO<sub>3</sub>) sobre a densidade total de  
 217 indivíduos (a), riqueza de espécies (b) e diversidade de Shannon (c) em cada habitat nos três locais  
 218 estudados.

	Baixio	Manguezal	Baixio	Marisma	Manguezal	Marisma
(a) Densidade						
Distância	0,04	<b>0,78**</b>	<b>0,88***</b>	<b>0,66**</b>	0,42 <sup>MS</sup>	0,02
Mz (µm)	0,26	0,12	0,03	0,12	0,01	0,03
M.O. (%)	<b>0,44*</b>	0,00	0,07	0,01	0,04	0,11
CaCO <sub>3</sub> (%)	0,02	0,03	0,19	0,23	<b>0,56*</b>	0,01
(b) Riqueza						
Distância	0,00	0,01	0,06	0,07	<b>0,54*</b>	0,00
Mz (µm)	0,33	0,02	0,19	0,01	0,08	0,08
M.O. (%)	0,11	0,14	<b>0,47*</b>	0,03	0,11	0,05
CaCO <sub>3</sub> (%)	0,4.	0,09	0,35.	0,02	<b>0,59*</b>	0,03
(c) Diversidade						
Distância	<b>0,56*</b>	0,00	<b>0,74**</b>	<b>0,67**</b>	0,07	0,00
Mz (µm)	0,01	0,00	0,06	0,08	0,01	0,00
M.O. (%)	<b>0,61*</b>	0,07	0,22	0,13	0,06	0,00
CaCO <sub>3</sub> (%)	0,13	0,21	<b>0,48*</b>	0,3 <sup>MS</sup>	0,03	0,17

219 \*\*\*p < 0,001; \*\*p < 0,01; \*p < 0,05; <sup>MS</sup>p < 0,08 (MS: Marginalmente significativo)

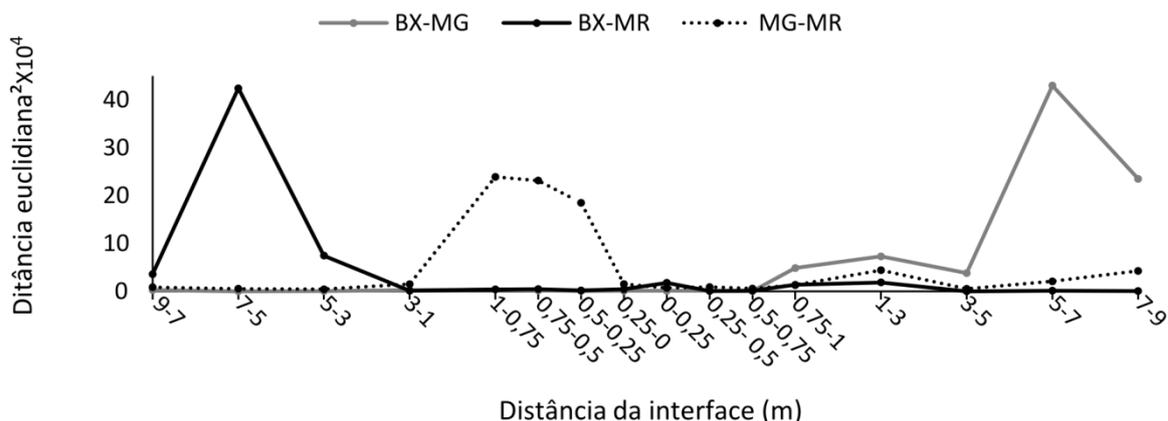
220 No local Manguezal-Marisma, o carbonato de cálcio foi a variável que melhor  
 221 explicou os valores de densidade e riqueza de espécies (Tabela 2). Esta relação significativa  
 222 foi encontrada dentro do manguezal, onde os valores de carbonato de cálcio estão associados  
 223 à distância da borda (Tabela 1). Na marisma, por outro lado, os descritores da comunidade  
 224 não foram significativamente relacionados a nenhum dos fatores analisados. O resultado da  
 225 análise MSW para os descritores mostrou alguns pontos de descontinuidade próximos à borda  
 226 visível (Fig. 5c). No entanto, estes valores foram altamente variáveis, sem uma zona de  
 227 mudança claramente definida.



228

229 **Figura 5.** Valores dos descritores da comunidade, padronizados pela porcentagem, ao longo  
 230 do transecto nos locais: Baixio-Manguezal (a), Baixio-Marisma (b) e Manguezal-Marisma  
 231 (c). A área hachurada indica a posição de máxima descontinuidade determinada pela análise  
 232 MSW. N: densidade total de indivíduos; S: riqueza de espécies; H: diversidade de Shannon.

233 O resultado da análise MSW para a estrutura da comunidade de cada local mostrou  
 234 que as principais mudanças ocorreram nas regiões de descontinuidade nos valores de  
 235 densidade. Assim, a máxima descontinuidade no local Baixio-Manguezal ocorreu no  
 236 manguezal, entre 5-7 m da borda visível; no local Baixio-Marisma ocorreu no baixio, entre 5-  
 237 7 m; e no Manguezal-Marisma ocorreu no manguezal, entre 0,75-1 m (Fig. 6).



238  
 239 **Figura 6.** Resultado da análise MSW utilizando a distância euclidiana ao quadrado para a  
 240 estrutura da comunidade nos locais: Baixio-Manguezal (BX-MG), Baixio-Marisma (BX-MR)  
 241 e Manguezal-Marisma (MG-MR). A localização dos habitats no gráfico está na sequência das  
 242 legendas.

243

## 244 DISCUSSÃO

245 Os nossos resultados demonstram o efeito da borda visível sobre o ambiente  
 246 sedimentar, mas sugerem que o fator (borda visível vs. sedimentar) mais associado a estrutura  
 247 da comunidade foi dependente do habitat. A maioria dos descritores foi explicada  
 248 principalmente por algum parâmetro sedimentar nos baixios não vegetados (BX-MG e BX-  
 249 MG) e no manguezal do local Manguezal-Marisma, o que suporta nossa hipótese (Fig. 1a).  
 250 Ao contrário, a variação dos descritores da comunidade nos habitats vegetados (BX-MR e  
 251 BX-MG) foi explicada principalmente pela distância da borda visível, ou não esteve  
 252 associada a nenhum parâmetro analisado (marisma do MG-MR), o que refuta nossa hipótese  
 253 (Fig. 1b). Sendo assim, nossa hipótese de que a estrutura da macrofauna responde

254 principalmente aos parâmetros sedimentares em bordas de paisagens heterogêneas foi  
255 parcialmente refutada.

256 Em estuários, habitats vegetados podem ter uma granulometria diferente de áreas não  
257 vegetadas adjacentes devido à redução no fluxo d'água e, conseqüentemente, sedimentação de  
258 grãos finos (Peterson et al 2004). A variação no tamanho médio do grão, no entanto, pode  
259 revelar a ação dos movimentos de ondas e correntes (Raffaelli e Hawkins 1996) sendo,  
260 portanto, dependente da hidrodinâmica local. Desse modo, é possível que a elevada energia  
261 dos locais amostrados (Lana et al 2001) tenha reduzido a variação no tamanho médio do grão  
262 entre os habitats. A concentração de matéria orgânica e carbonato de cálcio, por outro lado,  
263 foram geralmente maiores entre 0 e 1 metro da borda visível, região onde foram detectadas as  
264 máximas discontinuidades nos valores desses parâmetros. A zona de variação para estes  
265 parâmetros sedimentares é bastante estreita e pode estar associada ao contraste entre os  
266 habitats na interface. A diferença na concentração de matéria orgânica é claramente resultado  
267 do limite entre um habitat rico em macro-detrito vegetal e outro baseado em produção  
268 microfitobêntica (Sheridan 1997; Hardison et al 2013). A mudança brusca de um habitat não  
269 vegetado para um habitat vegetado pode ainda afetar a concentração de carbonato de cálcio  
270 devido ao acúmulo de conchas. Fragmentos de conchas podem ser transportados junto ao  
271 fundo com as correntes de maré (Quaresma et al 2007), e ser depositados quando barreiras  
272 impedem seu transporte. Assim, as mudanças da paisagem influenciam os parâmetros  
273 sedimentares, que podem resultar em diversos impactos sobre processos físicos e biológicos  
274 (Bologna e Heck 2002; Hendriks et al 2008).

275 Embora nossos resultados sugiram que os descritores da macrofauna estejam  
276 relacionados as variações nos parâmetros sedimentares, esse resultado ocorreu principalmente  
277 em áreas não vegetadas e no manguezal do local Manguezal-Marisma. Estudos têm  
278 demonstrado que a estruturação das comunidades macrobentônicas podem ser influenciadas

279 pelas condições do ambiente sedimentar devido à maior disponibilidade de recursos, como  
280 matéria orgânica (Pearson e Rosenberg 1978), e maiores teores de carbonato de cálcio (Alves  
281 et al 2004), que indicam presença de conchas. O acúmulo de conchas pode alterar a matriz  
282 sedimentar e aumentar a complexidade estrutural devido à criação de micro-habitats, que são  
283 associados aos maiores valores de riqueza e diversidade (Amaral et al 2003; Gutiérrez et al  
284 2003)

285 Por outro lado, nos habitats vegetados (BX-MG e BX-MR) os descritores foram  
286 principalmente associados à distância da borda, e na marisma do local Manguezal-Marisma  
287 nenhuma associação foi detectada. Engenheiros de ecossistemas como marismas e  
288 manguezais são um importante direcionador da estrutura da comunidade, e afetam direta ou  
289 indiretamente a disponibilidade de recursos para outras espécies (Jones et al 1994). Embora  
290 possam atuar negativamente na comunidade bêntica através redução de microfítobentos  
291 devido à escassez de luz (Kon et al 2010), as estruturas vegetais podem atuar positivamente  
292 sobre os organismos criando diversos micro-habitats e reduzindo o fluxo de água (Jones et al  
293 1997; Lewis e Eby 2002; Peterson et al 2004; Boström et al 2010) que gera um efeito  
294 estabilizador, reduzindo a pressão por predação, aumentando a estabilidade do sedimento e  
295 diminuindo a ressuspensão dos organismos. Assim, é possível que a complexidade estrutural  
296 das plantas dentro de áreas vegetadas desempenhe um papel mais importante na estruturação  
297 da comunidade bêntica que os parâmetros sedimentares (Lana e Guiss 1991).

298 Independente da fonte de variação, a posição onde os parâmetros sedimentares e os  
299 descritores variaram foi altamente dependente da configuração da paisagem. No Baixio-  
300 Manguezal os pontos de mudança dos descritores detectados pela análise MSW ocorreram  
301 dentro do manguezal, e no Baixio-Marisma ocorreram no baixio não vegetado. É possível  
302 que essa posição tenha variado devido à diferente permeabilidade de cada habitat. Sabe-se  
303 que a borda entre habitats pode diferir tanto na estrutura como no funcionamento dependendo

304 do tipo de contraste. Bordas mais contrastantes geram gradientes abruptos, como os  
305 encontrados neste estudo, enquanto as menos contrastantes geram gradientes sutis entre os  
306 habitats adjacentes (Cadenasso et al 2003; Strayer et al 2003). Já a permeabilidade  
307 geralmente varia inversamente ao grau de contraste criado pela vegetação em diferentes tipos  
308 de borda (Cadenasso e Pickett 2000; Cadenasso e Pickett 2001; Ries et al 2004). Em nosso  
309 estudo as estruturas vegetais como os manguezais e as marismas são os responsáveis pelo  
310 contraste da borda com o habitat não vegetado adjacentes, e controlam o fluxo de materiais e  
311 energia entre habitats (Jones et al 1997; Cadenasso et al 2003). No entanto, a marisma possui  
312 naturalmente uma vegetação mais densa, composta por um emaranhado de raízes e rizomas  
313 que adicionam maior complexidade ao ambiente e podem dificultar a troca de materiais e  
314 energia com o habitat adjacente (Strayer et al 2003; Hendriks et al 2008). A menor  
315 permeabilidade neste habitat pode explicar a concentração dos parâmetros sedimentares  
316 dentro do baixio no local Baixio-Marisma. A mudança nos parâmetros sedimentares e  
317 descritores da comunidade dentro do manguezal no local Baixio-Manguezal, por outro lado,  
318 pode ser devido a sua relativa maior permeabilidade. Embora a permeabilidade  
319 provavelmente influencie a posição de mudança nos parâmetros sedimentares e descritores da  
320 comunidade em cada local, nosso delineamento amostral é limitado para confirmar esta  
321 hipótese.

322 Os descritores da comunidade têm o mesmo padrão dos parâmetros sedimentares, mas  
323 seu ponto de mudança ocorre no interior dos habitats, após a mudança dos parâmetros  
324 sedimentares. Este resultado é mais evidente para a densidade, que parece influenciar a  
325 estrutura da comunidade em cada habitat. As características ecológicas dos habitats são  
326 constantes em seu interior, especialmente entre habitats vegetados adjacentes a habitats não  
327 vegetados onde existe grande variação na região de borda. A condição de estabilidade no  
328 interior do habitat pode gerar o aumento da densidade de espécies especialistas em cada

329 habitat (Barnes e Hamylton 2013). No Manguezal-Marisma, a presença de *Spartina* e árvores  
330 de mangue no mesmo espaço também podem exercer grande influência sobre a redução de  
331 correntes e conseqüentemente maior estabilidade sedimentar (Lightbody e Nepf 2006). A  
332 maior densidade e riqueza de espécies próximo da região de borda desse local, portanto, pode  
333 ser um resultado da sobreposição destes habitats vegetados, que proporciona na região de  
334 borda um conjunto de condições favorável às espécies de ambos os habitats.

335

### 336 REFERÊNCIAS

337 Alves OFDS, Manso CLDC, Absalão RS (2004) Geocology of sublittoral benthic  
338 communities in Todos os Santos Bay (Bahia, Brazil): Biotic and sedimentological  
339 diversity . Journal of Coastal Research SI39:1-5

340 Amaral ACZ, Denadai MR, Turra A, Rizzo AE (2003) Tide-dominated intertidal macrofauna  
341 in brazilian subtropical. Journal of Coastal Research SI35:446–455

342 Anderson MJ (2008) Animal-sediment relationships re-visited: Characterising species'  
343 distributions along an environmental gradient using canonical analysis and quantile  
344 regression splines. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 366:16–27.  
345 doi: 10.1016/j.jembe.2008.07.006

346 Barnes RSK, Hamylton S (2013) Abrupt transitions between macrobenthic faunal  
347 assemblages across seagrass bed margins. Estuarine, Coastal and Shelf Science  
348 131:213–223. doi: 10.1016/j.ecss.2013.08.007

349 Bologna PAX, Heck KL (1999) Differential predation and growth rates of bay scallops  
350 within a seagrass habitat. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology  
351 239:299–314. doi: 10.1016/S0022-0981(99)00039-8

352 Bologna PAX, Heck KL (2002) Impact of habitat edges on density and secondary production  
353 of seagrass-associated fauna. Estuaries 25:1033–1044

354 Boström C, Pittman S, Simenstad C, Kneib R (2011) Seascape ecology of coastal biogenic  
355 habitats: Advances, gaps, and challenges. Marine Ecology Progress Series 427:191–217.  
356 doi: 10.3354/meps09051

357 Boström C, Törnroos A, Bonsdorff E (2010) Invertebrate dispersal and habitat heterogeneity:  
358 Expression of biological traits in a seagrass landscape. Journal of Experimental Marine  
359 Biology and Ecology 390:106–117. doi: 10.1016/j.jembe.2010.05.008

360 Cadenasso ML, Pickett STA, Weathers KC, Jones CG (2003) A Framework for a theory of  
361 ecological boundaries. BioScience 53:750–758

- 362 Cadenasso ML, Pickett STA (2000) Linking forest edge structure to edge function: Mediation  
363 of herbivore damage. *Journal of Ecology* 88:31–44
- 364 Cadenasso ML, Pickett STA (2001) Effect of edge structure on the flux of species into forest  
365 interiors. *Conservation Biology* 15:91–97
- 366 Choesin D, Boerner REJ (2002) Vegetation boundary detection : A comparison of two  
367 approaches applied to field data. 158:85–96
- 368 Diaz RJ, Rosenberg R (1995) Marine benthic hypoxia: A review of its ecological effects and  
369 the behavioural responses of benthic macrofauna. *Oceanography and Marine Biology:*  
370 *an Annual Review* 33:245–303
- 371 Farina A (2006) Principles and methods in landscape ecology: Towards a science of  
372 landscape. Springer, Netherlands
- 373 Fonseca G, Maria TF, Kandravicius N, et al (2014) Testing for nematode–granulometry  
374 relationships. *Marine Biodiversity* 44:435–443
- 375 Fortin M-J, Dale MRT (2005) Spatial analysis: A guide for ecologists. Cambridge, New York
- 376 Gutiérrez JL, Jones CG, Strayer DL, et al (2003) Mollusks as ecosystem engineers : The role  
377 of shell production in aquatic habitats I - Mollusks as ecosystem the role of shell  
378 production engineers in aquatic habitats. *Oikos* 101:79–90
- 379 Hardison AK, Canuel EA, Anderson IC, et al (2013) Microphytobenthos and benthic  
380 macroalgae determine sediment organic matter composition in shallow photic sediments.  
381 *Biogeosciences* 10:5571–5588. doi: 10.5194/bg-10-5571-2013
- 382 Hendriks IE, Sintes T, Bouma TJ, Duarte CM (2008) Experimental assessment and modeling  
383 evaluation of the effects of the seagrass *Posidonia oceanica* on flow and particle  
384 trapping. *Marine Ecology Progress Series* 356:163–173. doi: 10.3354/meps07316
- 385 Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1997) Positive and negative effects of organisms as  
386 physical ecosystem engineers. *Ecology* 78:1946–1957
- 387 Jones CJ, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystems engineers. *Oikos* 69:373–  
388 386
- 389 Josefson AB, Göke C (2013) Disentangling the effects of dispersal and salinity on beta  
390 diversity in estuarine benthic invertebrate assemblages. *Journal of Biogeography*  
391 40:1000–1009. doi: 10.1111/jbi.12047
- 392 Kon K, Kurokura H, Tongnunui P (2010) Effects of the physical structure of mangrove  
393 vegetation on a benthic faunal community. *Journal of Experimental Marine Biology and*  
394 *Ecology* 383:171–180. doi: 10.1016/j.jembe.2009.11.015
- 395 Lana C, Guiss C (1991) Influence of *Spartina alterniflora* on structure and temporal  
396 variability of macrobenthic associations in a tidal flat of Paranaguá Bay (southeastern  
397 Brazil). *Marine Ecology Progress Series* 73:231–244

- 398 Lana PC, Marone E, Lopes RM, Machado EC (2001) The subtropical estuarine complex of  
399 Paranaguá Bay, Brazil. In: Seeliger U, Kjerfve B (eds) Coastal marine ecosystem of  
400 Latin American. Springer, pp 131–145
- 401 Lewis DB, Eby LA (2002) Spatially heterogeneous refugia and predation risk in intertidal salt  
402 marshes. *Oikos* 1:119–129
- 403 Lightbody AF, Nepf HM (2006) Prediction of velocity profiles and longitudinal dispersion in  
404 emergent salt marsh vegetation. *Limnology and Oceanography* 51:218–228
- 405 Ludwig JA, Cornelius JM (1987) Locating discontinuities along ecological gradients.  
406 *Ecology* 68:448–450
- 407 Noernberg MA, Lautert LFC, Araújo AD, et al (2004) Remote sensing and gis integration for  
408 modeling the Paranaguá Estuarine Complex-Brazil. *Journal of Coastal Research*  
409 SI39:1627-1631
- 410 Pearson TH, Rosenberg R (1978) Succession in relation to organic enrichment and pollution.  
411 *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 16:229–311
- 412 Peterson CH, Luettich Jr RA, Micheli F, Skilleter GA (2004) Attenuation of water flow inside  
413 seagrass canopies of differing structure. *Marine Ecology Progress Series* 268:81–92
- 414 Quaresma S, Bastos AC, Amos CL (2007) Sedimentary processes over an intertidal flat: A  
415 field investigation at Hythe flats, Southampton Water (UK). *Marine Geology* 241:117–  
416 136. doi: 10.1016/j.margeo.2007.03.009
- 417 Raffaelli D, Hawkins S (1996) *Intertidal Ecology*. Springer
- 418 Ries L, Fletcher RJ, Battin J, Sisk TD (2004) Ecological responses to habitat edges:  
419 Mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution,*  
420 *and Systematics* 35:491–522. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130148
- 421 Sánchez-Jerez P, Barberá Cebrián C, Ramos Esplá AA (1999) Comparison of the epifauna  
422 spatial distribution in *Posidonia oceanica*, *Cymodocea nodosa* and unvegetated bottoms:  
423 Importance of meadow edges. *Acta Oecologica* 20:391–405. doi: 10.1016/S1146-  
424 609X(99)00128-9
- 425 Sheridan P (1997) Benthos of adjacent mangrove, seagrass and non-vegetated habitats in  
426 Rookery Bay, Florida, U.S.A. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44:455–469. doi:  
427 10.1006/ecss.1996.0125
- 428 Snelgrove PVR, Butman CA (1994) Animal-sediment relationships revised: cause versus  
429 effect. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 32:111–177
- 430 Strayer DL, Power ME, Fagan WF, et al (2003) A classification of ecological boundaries.  
431 *BioScience* 53:723. doi: 10.1641/0006-3568(2003)053[0723:ACOE]2.0.CO;2

- 432 Tanner JE (2006) Landscape ecology of interactions between seagrass and mobile epifauna:  
433 The matrix matters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 68:404–412. doi:  
434 10.1016/j.ecss.2006.01.029
- 435 Tanner JE (2005) Edge effects on fauna in fragmented seagrass meadows. *Austral Ecology*  
436 30:210–218. doi: 10.1111/j.1442-9993.2005.01438.x
- 437 Weston DP (1990) Quantitative examination of macrobenthic community changes along an  
438 organic enrichment gradient. *Marine Ecology Progress Series* 61:233–244