



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)

JOÃO PAULO DE LIMA SILVA

DISTRIBUIÇÃO SAZONAL E INTERANUAL DE HIDROIDES (CNIDARIA,
HYDROZOA) EPIFÍTICOS EM GRAMAS MARINHAS DO ATLÂNTICO SUDOESTE
TROPICAL (~6°S)

JOÃO PESSOA-PB

2022

JOÃO PAULO DE LIMA SILVA

DISTRIBUIÇÃO SAZONAL E INTERANUAL DE HIDROIDES (CNIDARIA,
HYDROZOA) EPIFÍTICOS EM GRAMAS MARINHAS DO ATLÂNTICO SUDOESTE
TROPICAL (~6°S)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Ciências Biológicas (Zoologia) da Universidade Federal da
Paraíba, como requisito parcial para a obtenção do título de
Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Miodeli Nogueira Júnior

JOÃO PESSOA-PB

2022

Catálogo na publicação
Seção de Catalogação e Classificação

S586d Silva, João Paulo de Lima.

Distribuição sazonal e interanual de hidroides
(Cnidaria, Hydrozoa) epifíticos em gramas marinhas do
Atlântico sudoeste tropical (6°S) / João Paulo de Lima
Silva. - João Pessoa, 2022.
46 f. : il.

Orientação: Miodeli Nogueira Júnior.
Dissertação (Mestrado) - UFPB/CCEN.

1. Zoologia. 2. Hidroides epifíticos. 3. Gramas
marinhas. 4. Padrões temporais. I. Nogueira Júnior,
Miodeli. II. Título.

UFPB/BC

CDU 59(043)

**Ata da 348ª Apresentação e Banca de
Defesa de Mestrado de JOÃO PAULO DE
LIMA SILVA**

Ao(s) trinta e um dias do mês de janeiro de dois mil e vinte e dois, às 14:00 horas, no(a) Ambiente Virtual, da Universidade Federal da Paraíba, reuniram-se, em caráter de solenidade pública, membros da banca examinadora para avaliar a dissertação de mestrado de **JOÃO PAULO DE LIMA SILVA**, candidato(a) ao grau de Mestre(a) em Ciências Biológicas. A banca examinadora foi composta pelos seguintes membros: **Dr. Miodeli Nogueira Júnior (Orientador - UFPB/PB); Dr. Gabriel Néstor Genzano (UNMdP/Argentina); Dra. Maria Angélica Haddad (UFPR/PR)**. Compareceram à solenidade, além do(a) candidato(a) e membros da banca examinadora, alunos e professores do PPGCB. Dando início à sessão, a coordenação fez a abertura dos trabalhos, apresentando o(a) discente e os membros da banca. Foi passada a palavra ao(à) orientador(a), para que assumisse a posição de presidente da sessão. A partir de então, o(a) presidente, após declarar o objeto da solenidade, concedeu a palavra a **JOÃO PAULO DE LIMA SILVA**, para que dissertasse, oral e sucintamente, a respeito de seu trabalho intitulado **“Distribuição sazonal e interanual de hidróides (Cnidaria, Hydroza) epifíticos em gramas marinhas no Atlântico tropical sudoeste (~6°S)”**. Passando então a discorrer sobre o aludido tema, dentro do prazo legal, o(a) candidato(a) foi a seguir arguido(a) pelos examinadores na forma regimental. Em seguida, passou a Comissão, em caráter secreto, a proceder à avaliação e julgamento do trabalho, concluindo por atribuir-lhe o conceito **APROVADO**. Perante o resultado proclamado, os documentos da banca foram preparados para trâmites seguintes. Encerrados os trabalhos, nada mais havendo a tratar, eu, **Dr. Miodeli Nogueira Júnior**, como presidente, lavrei a presente ata que, lida e aprovada, assino juntamente com os demais membros da banca examinadora.

João Pessoa, 31/01/2022.




Dr. Miodeli Nogueira Júnior



Dr. Gabriel Néstor Genzano



Dra. Maria Angélica Haddad



João Paulo de Lima Silva
(discente ciente do resultado)

*Aos meus pais, Carla e Deda, e à minha noiva,
Andreza.*

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, professor Miodeli, pelo convite feito seis anos atrás para participar do LIPY e começar a estudar sobre os hidroides. Obrigado por toda a paciência, dedicação, confiança e conselhos ao longo todos estes anos, bem como incentivo e grande suporte no desenvolvimento deste trabalho.

Aos meus pais, Carla e Deda, por seu imenso amor e dedicação e por sempre batalharem por mim e por meu irmão Junior, por sempre me apoiarem e me encorajarem a não desistir dos meus sonhos.

À minha noiva Andreza, uma pessoa maravilhosa, a quem só tenho a agradecer por todo amor, paciência, dedicação e incentivo para o desenvolvimento deste trabalho.

Aos todos os meus familiares, em especial Junior, Leninha, Vitor, Andreia, Nailton Anderson e Naedson, que sempre estiveram comigo e que também contribuíram para que eu chegasse até aqui.

Aos nossos queridos mascotes Biribinha, Mel e Pororoca, por tornarem nossos dias mais leves e descontraídos, em especial, nesses últimos meses que foram bastante corridos e cansativos.

Aos meus amigos e colegas do Laboratório de Invertebrados Paulo Young (Júlio, Laís, Henrique, Serginho, Ana, Bruna, Fábio, Douglas, Alana, Thaís, Jailma, Daniela, Victória e Taís) pelas conversas, companhia e todo suporte ao longo desses anos de atividades e projetos.

Aos meus grandes amigos que fiz na UF (Matheus, Alexs, Joacil e Gibran) e no IF (Kuroski, Iolanda, Bruno, Myrna, Marcelo, Mayra, John e Emanuele), por todo o incentivo, carinho e suporte durante todos esses anos em que nos conhecemos.

À Aline e Nailson, amigos de longa data e que sempre me apoiaram nos meus projetos.

Ao Prof. Dr. Gabriel Gezano e às Profas. Dras. Maria Angélica, Susel e Luana por aceitarem o convite para banca e pelas contribuições dadas para melhoria deste trabalho.

Ao PPGCB e seus integrantes por todo o suporte e estrutura disponibilizada aos alunos e orientadores.

À CAPES e ao CNPq pelas bolsas concedidas ao longo da iniciação científica e do mestrado, as quais possibilitaram o desenvolvimento deste projeto.

A todos aqueles que, embora não estejam citados aqui, contribuíram de algum modo para minha formação.

Gratidão!

“A tarefa não é tanto ver aquilo que ninguém viu, mas pensar o que ninguém ainda pensou sobre aquilo que todo mundo vê”

Arthur Schopenhauer

RESUMO

Hidroides são importantes componentes da epifauna sésil dos ecossistemas de gramas marinhas, onde participam do acoplamento bento-pelágico, além de servir como bioindicadores de impactos antropogênicos. Apesar disso, pouca atenção tem sido dada a estrutura e dinâmica sazonal e interanual dessas taxocenoses, especialmente em áreas tropicais. Neste sentido, a composição, ocorrência e abundância de hidroides no ecossistema da grama marinha *Halodule wrightii* de uma praia do nordeste do Brasil foram investigadas mensalmente entre março de 2016 a fevereiro de 2019. Dentre as 23.560 folhas coletadas e analisadas, 5.308 (22,5%) estavam epifitadas por hidroides, sendo identificadas sete espécies e contado um total de 165.056 pólipos. Durante o estudo, as médias mensais para densidade de pólipos e percentual de folhas epifitadas nos bancos variaram entre $0,7 \pm 0,6$ e 3659 ± 2215 pólipos/100 cm² e $0,1 \pm 0,3$ e $78,4 \pm 7,9\%$, respectivamente. Diferenças sazonais e interanuais foram observadas para estas variáveis, com maiores valores médios durante o período chuvoso (março-agosto) nos três anos, quando também foi observado um maior número de espécies e investimento na reprodução sexuada. *Orthopyxis* sp. (possivelmente uma espécie não descrita) e *Tridentata marginata* foram as espécies dominantes nas gramas e principais responsáveis pelos padrões observados. Os resultados encontrados aqui corroboram com os poucos dados existentes sobre hidroides tropicais, sugerindo uma maior riqueza, abundância e investimento na reprodução sexuada durante os meses chuvosos, quando há maior disponibilidade de alimento na costa. Por sua vez, o declínio das populações durante o período seco (setembro-fevereiro) na área estudada está possivelmente relacionado a menor disponibilidade de alimento e aumento da frequência de algas, as quais podem competir diretamente por espaço com os hidroides. O presente trabalho forneceu informações importantes e previamente inexistentes sobre a dinâmica temporal de hidroides no Atlântico sudoeste tropical, além de chamar atenção pra uma possível espécie de *Orthopyxis* ainda não descrita para a ciência.

Palavras-chave: Hidroides epifíticos, Gramas marinhas, Padrões temporais, Abundância.

ABSTRACT

Hydroids are important epifaunal components of seagrass communities, where they take part of the benthic-pelagic coupling and may also be used as bioindicators. However, little attention has been given to the epiphytic hydroid assemblage structure and their seasonal and interannual variations, particularly from tropical environments. In this study, the monthly occurrence and abundance of epiphytic hydroids on seagrass beds of *Halodule wrightii* at Northeast Brazilian coast (6°S) was investigated between March 2016 and February 2019. It was analyzed 23,560 leaves of *H. wrightii* of which 5,308 (22.5%) had epiphytic hydroids of seven species (total of 165,056 polyps). Monthly averages of polyp density and percentage of leaves with hydroids ranged from 0.7 ± 0.6 and $3,659 \pm 2,215$ polyps/100 cm² and 0.1 ± 0.3 and $78.4 \pm 7.9\%$, respectively. Seasonal and interannual differences of these variables were found. Higher values typically occurred between March and August (rainy season) in the three years, when higher species richness and reproductive effort also occurred. *Orthopyxis* sp. (probably an undescribed species) and *Tridentata marginata* predominated and were the main species responsible by the observed trends. The results found here corroborate the few available data on tropical hydroid, suggesting higher richness, abundance, and investment in sexual reproduction during the rainy season when food availability is higher. On the other hand, the decline of the population during the dry season (September-February) observed here, possibly is related to the lower food availability and increase in algae coverage that compete directly with the hydroids for space. This study draws attention to a possible undescribed *Orthopyxis*, in addition to provide important and previously inexistent data on temporal dynamics of hydroids from tropical Southwest Atlantic.

Keywords: Epiphytic hydroids, Seagrass, Temporal patterns, Abundance.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	10
2. OBJETIVOS	13
2.1 Geral.....	13
2.2 Específicos	13
3. MATERIAL E MÉTODOS	14
3.1 Área de estudo.....	14
3.2 Delineamento amostral e coleta de dados	15
3.3 Análises estatísticas	16
4. RESULTADOS	18
4.1 Condições ambientais	18
4.2 Manchas de <i>Halodule wrightii</i>	19
4.3 Comunidade sésil associada as folhas de <i>Halodule wrightii</i>	20
4.4 Hidroides epifíticos.....	20
4.4.1 Dinâmica interanual e sazonal.....	22
4.4.2 Estruturação da taxocenose	24
4.4.3 Períodos reprodutivos.....	30
5. DISCUSSÃO	32
5.1 Hidroides epifíticos em <i>Halodule wrightii</i>	32
5.2 Padrões temporais da taxocenose.....	33
6. CONCLUSÕES.....	36
REFERÊNCIAS.....	37

1. INTRODUÇÃO

Os organismos conhecidos como hidroides referem-se particularmente a fase de pólipo dos Hydrozoa das ordens Anthoathecata e Leptothecata, compreendendo cerca de 1200 e 1900 espécies, respectivamente (Bouillon et al., 2006). São encontrados em praticamente todos os habitats marinhos, desde a zona de entremarés até as zonas abissais (eg. Genzano & Rodriguez, 1998; Calder, 1998). Podem ser solitários ou coloniais, e em geral, têm tamanho reduzido (milímetros/centímetros), embora algumas espécies alcancem tamanhos maiores que 1 metro de comprimento, a exemplo da espécie gigante de águas profundas *Branchiocerianthus imperator* (Allman, 1885) (Omori & Vervoort, 1986). Hidroides em geral exibem um ciclo de vida curto e são generalistas quanto ao substrato, sendo um dos primeiros grupos ocupar o espaço disponível em diferentes ambientes (Calder, 1991a, Genzano & Rodrigues 1998, Migotto et al., 2001, Oliveira & Marques, 2011).

Embora a maioria das espécies de hidróides sejam relativamente pequenas e delicadas, há evidências de que suas colônias contribuem para o aumento da complexidade estrutural do substrato a que estão associadas, influenciando consideravelmente na composição e estruturação das comunidades epifaunais (Gili & Hughes, 1995; Bradshaw et al., 2003; Cunha et al., 2017, González-Duarte et al., 2020). Eles também são considerados importantes predadores das comunidades bênticas marinhas, alimentando-se de larvas e ovos de peixes e de outros invertebrados, algas e matéria orgânica particulada (Coma et al., 1995, Orejas et al., 2013, Rossi et al., 2012; Di Camillo et al., 2017), desempenhando um papel significativo na transferência de energia e matéria entre o plâncton e bentos (Gili & Hughes, 1995; Gili et al., 1998).

Enquanto organismos sésseis, hidroides são dependentes de substratos e as características dos diferentes substratos têm influência sobre o recrutamento e padrões de distribuição das espécies (eg. Nishihira 1973, Mayal 1981, Boero et al., 1985, Calder 1991a, Genzano & Rodriguez, 1998, Calder & Mayal 1998). Para espécies epifíticas, por exemplo, a complexidade estrutural da planta, a biomassa, o tempo de vida e a presença de outras epífitas estão entre os principais fatores que explicam as diferenças espaciais e temporais na riqueza e abundância das taxocenoses (García-Rubies 1987, 1992, Llobet et al., 1991a, b, Hughes et al., 1991a, b, Coma et al., 1992, Frascchetti et al., 2006, Rossi et al., 2012).

Mudanças espaciais na composição e estrutura das taxocenoses em algumas áreas têm sido tipicamente relacionadas aos gradientes ambientais, como profundidade, luminosidade, hidrodinamismo, salinidade (Boero 1981, Boero et al., 1985, Boero & Fresi 1986, Calder 1991a,

Calder & Mayal 1998, Faucci & Boero 2000). A temperatura é conhecida como um importante fator afetando o crescimento e a distribuição temporal dos hidroides, particularmente em regiões temperadas, onde muitas espécies exibem marcados ciclos sazonais de atividade e dormência (Boero 1984, Calder 1990, Coma et al., 2000, Migotto et al., 2001, Bavestrello et al., 2006, Jaubet & Genzano 2011). Picos sazonais de abundância e reprodução também foram relacionados a disponibilidade de alimento, tanto em áreas temperadas (eg. Coma et al., 2000) como tropicais (Di Camillo et al., 2008). Tem sido sugerido, entretanto, que nas áreas tropicais, as condições tróficas na costa são influenciadas pelo regime de chuvas, sendo observado uma maior riqueza e abundância de hidróides durante os meses chuvosos (Boero 1994, Osore et al., 1997; D'Croz et al., 2005; Chew & Chong 2011; Barrera-Alba et al., 2019).

Gramas marinhas desempenham importantes funções ecológicas dentro dos ambientes rasos costeiros tropicais e temperados, contribuindo por exemplo na produção primária, redução da erosão costeira e formação de habitats (Nordlund et al., 2016). Uma grande diversidade de organismos depende dos bancos de gramas, utilizando-os como áreas de refúgio contra predadores (Heck Jr. & Orth, 2007), como berçários (Whitfield, 2017) e inclusive como fonte direta de alimento, como é o caso de tartarugas marinhas e peixes bois (Rodrigues et al., 2021; Christianen et al., 2021). Associações epifíticas são comuns dentro das comunidades de fanerógamas, sendo algas e invertebrados, como poliquetas, poríferos, foraminíferos, briozoários e hidrozoários, os principais organismos a utilizarem as folhas e outras estruturas das gramas como substratos (Hughes et al., 1991a, b; Trautman & Borowitzka, 1999; Borowitzka et al., 2006; Piazzzi et al., 2016;). Crescer sobre essas plantas é bastante vantajoso para esses organismos, pois elas oferecem uma posição ideal acima do fundo marinho, provendo acesso a um maior fluxo de água e disponibilidade de alimento (Boero 1987; Trautman & Borowitzka, 1999; González-Ortiz et al., 2014), além de mais espaço para colonização à medida que crescem (Boero, 1987; Gili & Hughes, 1995).

Hidroides estão entre os principais representantes da epifauna sésil de gramas marinhas (Gravier 1970; Boero 1981; Kaehler & Hughes, 1992; Trautman & Borowitzka, 1999). São conhecidas mais 140 espécies que vivem em associação com espécies de oito gêneros de gramas ao redor do mundo (Oliveira & Marques, 2007, 2011), sendo algumas consideradas epífitas obrigatórias, a exemplo de *Orthopyxis tinctoria* (Hincks, 1861), encontrada exclusivamente crescendo sobre *Amphibolis* spp. na Austrália (Watson, 1992). Maior parte das informações sobre a diversidade e ecologia de hidróides epifíticos nos ecossistemas de fanerógamas são provenientes de estudos em áreas temperadas que tratam da associação com *Posidonia oceanica* (L.) Delile do Mediterrâneo (Boero 1981, Boero et al., 1985, Garcia-Rubies 1987, 1992, Hughes

et al., 1991a, b, Ylmaz et al., 2020) e com *Amphibolis* spp. da Austrália (Watson 1992). Em regiões tropicais, por outro lado, essas comunidades têm sido muito pouco estudadas (Di Camillo et al., 2017; Menegotto & Ragel 2018), destacando-se trabalhos com *Cymodocea* spp. de Madagascar (Gravier 1970) e com *Thalassia testudinum* K.D.Koenig do Caribe (Calder, 1991a; Kaehler & Hughes, 1992, Castellanos-Iglesias et al., 2021).

Espécies do gênero *Halodule* são abundantes no Atlântico sudoeste tropical (Copertino et al., 2016) e também as únicas gramas marinhas em que se têm registros de algumas poucas espécies de hidróides como epífitas nessa região (Laborel-Denguen, 1963). Contudo, como esses estudos foram apenas qualitativos e quase anedóticos, pouco ainda se conhece sobre a estrutura e dinâmica temporal dessas taxocenoses. Neste sentido, o presente trabalho buscou investigar pela primeira vez as variações sazonais e interanuais na densidade, composição, ocorrência e abundância de hidroides epifíticos em *Halodule wrightii* Ascherson no Brasil tropical (~6°S).

2. OBJETIVOS

2.1 Geral

Investigar a composição e dinâmica temporal de hidroides epifíticos na grama marinha *Halodule wrightii* no nordeste do Brasil.

2.2 Específicos

- Caracterizar o ecossistema de *Halodule wrightii* da Praia Formosa
- Avaliar a estrutura e dinâmica sazonal e interanual da taxocenose de hidroides epifíticos;
- Determinar os períodos reprodutivos das espécies de hidroides;
- Testar a premissa de que a ocorrência e abundância de hidroides em áreas tropicais flutuam sazonalmente, com máximos durante o período de chuvoso.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

A praia Formosa ($6^{\circ}59'04''\text{S}$ $34^{\circ}49'38''\text{W}$) está localizada no litoral do município de Cabedelo, estado da Paraíba, nordeste do Brasil (Figura 1). O regime de maré é o tipo semi-diurna, com duas preamares e duas baixa-mares, e alturas máxima de 2,7 m e mínima de 0,0 m durante as marés de sizígia (DHN, 2022). O clima local é do tipo As', tropical com duas estações, um verão seco (setembro a fevereiro) e um inverno chuvoso (março a agosto), com médias anuais de precipitação e temperatura em torno de 1800 mm de chuva e 25.6°C , respectivamente (Alvares et al., 2013).

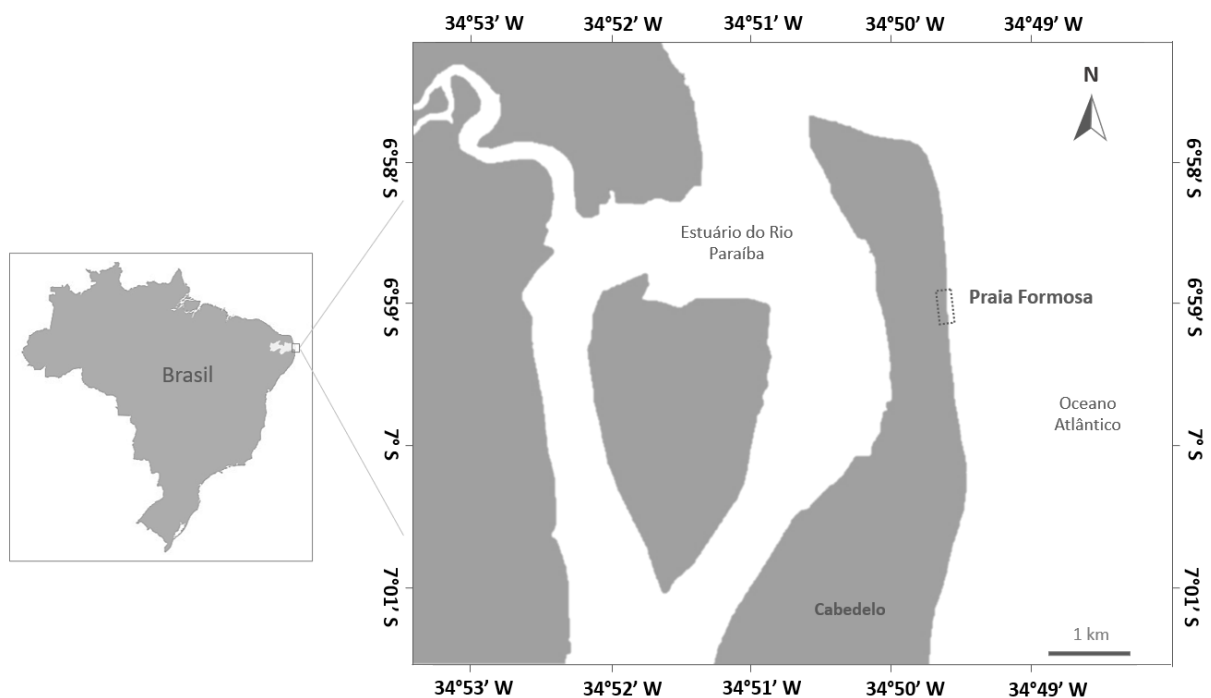


Figura 1. Localização da área de estudo. Praia Formosa, PB, nordeste do Brasil.

Também conhecida no Brasil como capim agulha, devido suas folhas finas e alongadas, *Halodule wrightii* é a espécie de grama marinha mais comum no litoral paraibano, ocorrendo desde a faixa de entremarés até 10 m de profundidade (Laborel-Deguen, 1963; Marques & Creed, 2008; Magalhães et al., 2015). Na praia Formosa, *H. wrightii* é comumente encontrada formando um mosaico de pequenas manchas esparsas (entre 1-15 m² de cobertura), distribuídas ao longo da extensão da praia (aprox. 300 m) entre 0-1 m de profundidade (Figura 2).

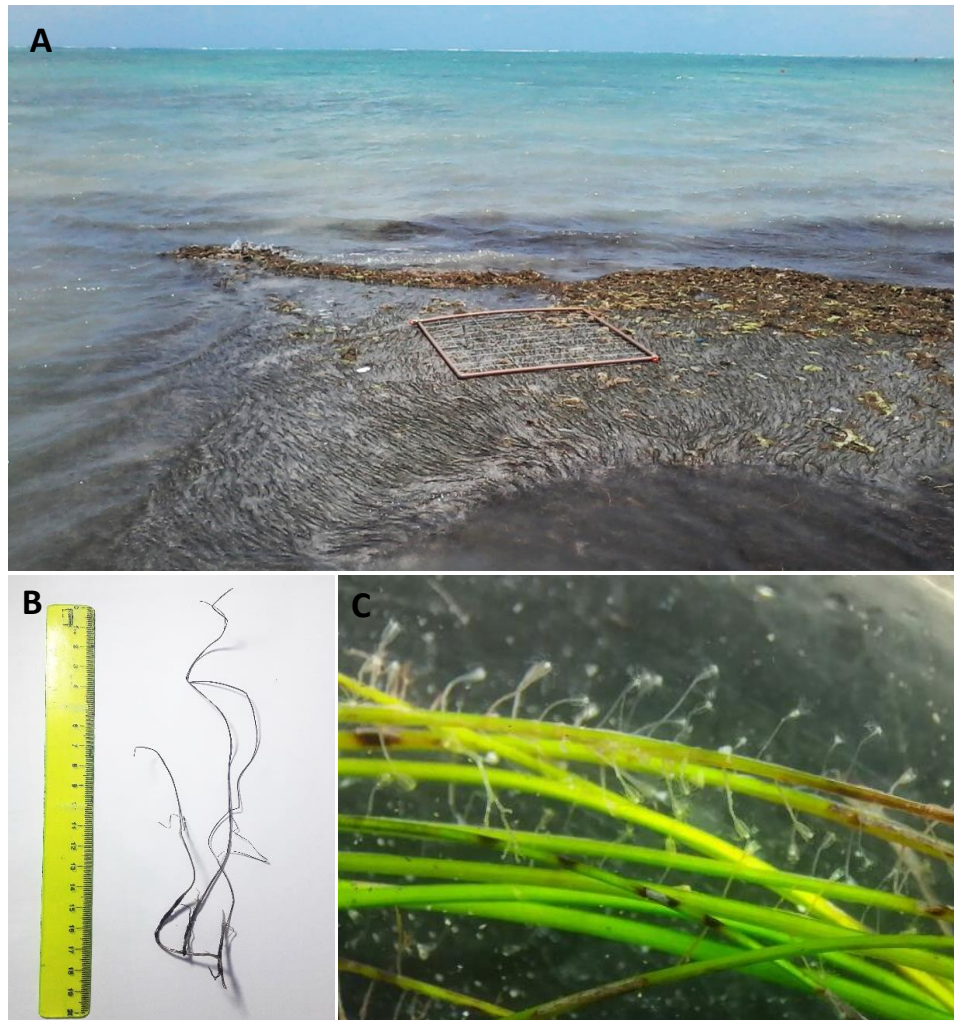


Figura 2. Caracterização da grama marinha *Halodule wrightii* na Praia Formosa. **A:** Mancha da grama exposta durante a maré baixa (ao centro, quadrado utilizado nas coletas); **B:** Morfologia da planta; **C:** Detalhe das folhas com presença de epibiontes (visto sob estereomicroscópio).

3.2 Delineamento amostral e coleta de dados

Coletas mensais foram realizadas entre março de 2016 e fevereiro de 2019 em manchas de *Halodule wrightii* para verificar a presença e abundância de hidroides. Para a amostragem, um quadrado de 1 m² dividido em subquadrats de 10 x 10 cm (=100 cm²) foi utilizado. O quadrado era posicionado na parte central da mancha, e todas as folhas contidas em três subquadrados (amostras), escolhidos aleatoriamente, eram coletadas, acondicionadas em sacolas plásticas e fixadas em solução formalina diluída a 4% em água do mar. Em cada mês, este procedimento foi realizado em duas manchas de tamanho similares, considerando espaçamento mínimo entre eles de 30 metros, totalizando 6 amostras de 100 cm². Em alguns meses, o esforço amostral foi um pouco maior, sendo coletadas até cinco amostras por mancha.

Devido à problemas logísticos, não foi possível realizar coletas nos meses de abril, maio e dezembro de 2016, outubro de 2017 e novembro de 2018, com isso o estudo teve um total de 31 meses de coletas (n=247 amostras).

Em todos os meses, a salinidade foi verificada com auxílio de um refratômetro manual a partir de amostra de água coletada a ~0,3 m profundidade nas proximidades das manchas. Dados de precipitação e temperatura do ar foram obtidos do Instituto Nacional de Meteorologia - estação João Pessoa, distante 12,5 Km de Cabedelo (disponível em <https://bdmep.inmet.gov.br/#>), considerando-se o acumulado de chuva em mm dos 30 dias anteriores às coletas e a média das temperaturas mínima e máxima do ar dos sete dias anteriores.

No laboratório, todas as folhas foram contadas para estimar a densidade nos bancos (folhas/100 cm²), mensuradas (altura em cm) e analisadas sob estereomicroscópio para verificar a presença de hidroides e outros epibiontes. Os hidroides presentes foram identificados até o menor nível taxonômico possível, baseando-se nos principais trabalhos de descrição de espécies do Atlântico ocidental (Calder 1991b; Migotto, 1996; Galea, 2013, Cunha et al., 2015, 2016). O número total de pólipos (gastrozoóides e gonângios) em cada amostra foi contado para estimar a densidade (pólipos/100 cm²), por espécie, enquanto que o percentual de folhas epifitadas foi calculado a partir do número de folhas com hidroides pelo total de folhas da amostra, multiplicado por 100. O esforço reprodutivo de cada uma das espécies de hidroides encontradas foi estimado a partir do percentual de colônias férteis, o qual consistiu no número de folhas com colônias sexualmente maduras dividido pelo total de folhas epifitadas, multiplicado por 100. Para isso, todos os pólipos/hidrocaules de cada espécie crescendo em uma folha foram considerados como sendo parte de uma mesma colônia.

3.3 Análises estatísticas

Diferenças temporais na densidade de pólipos, percentual de folhas epifitadas e riqueza foram testadas através da Análise de Variância (ANOVA) baseada em Modelos Lineares Generalizados (GLM) no software STATISTICA 12 (StatSoft, 2014). Esta seguiu um modelo hierárquico de duas vias (two-way nested ANOVA GLM), considerando os fatores 'Ano' (fixo, três níveis: Anos I, II e III) e 'Período (Ano)' (fixo, dois níveis: Chuvoso e Seco). Quando detectadas diferenças significativas ($p < 0,05$), o teste a posteriori Tukey HSD para N desigual foi realizado para identificar quais pares de grupos diferiram entre si (Zar, 2010). Os dados de densidade de pólipos e percentual de folhas epifitadas foram previamente transformados por

raiz quarta e por arco-seno da raiz para minimizar os efeitos da heterocedasticidade e não normalidade dos resíduos (Zar, 2010).

Variações na estrutura da taxocenose dos hidroides foram analisadas por meio da Análise Permutacional Multivariada de Variância (two-way nested PERMANOVA), a qual seguiu o mesmo delineamento e fatores da análise anterior, baseada numa matriz de similaridade de Bray-Curtis dos dados de densidade das espécies. Para a análise, os dados foram previamente transformados por raiz quarta de modo a reduzir o peso das espécies muito abundantes (Fraschetti et al., 2002). Esta mesma matriz foi utilizada para análise de Porcentagem de Similaridade (SIMPER) com o objetivo de identificar a contribuição de cada espécie para a similaridade dos grupos formados. Todas estas análises foram realizadas no software PRIMER v6 & PERMANOVA + (Clarke & Gorley, 2006; Anderson et al., 2008).

4. RESULTADOS

4.1 Condições ambientais

Durante o período investigado, a precipitação acumulada variou entre 6,5 e 446 mm (média de $152,2 \pm 129,9$), seguindo os padrões sazonais esperados para a região (Figura 3a). De modo geral, a maior parte da chuva esteve concentrada entre os meses abril e julho (>200 mm), e menores valores (<90 mm) caracterizaram os meses de outubro a janeiro. A precipitação variou amplamente nos períodos de transição, ou seja, nos meses iniciais e finais de cada ciclo sazonal, a exemplo de fevereiro (final do seco), cujos valores foram de 59,6 mm em 2017, 100,3 mm em 2018 e 266,9 mm em 2019. A salinidade variou entre 33 e 39 (média de $36,4 \pm 1,4$), enquanto a temperatura média mínima do ar variou entre 21 e 27°C e a máxima entre 29 e 33°C (Figura 3b). Para ambas as variáveis, maiores valores foram observados tipicamente no período seco (dezembro a fevereiro) e menores no chuvoso (junho a agosto).

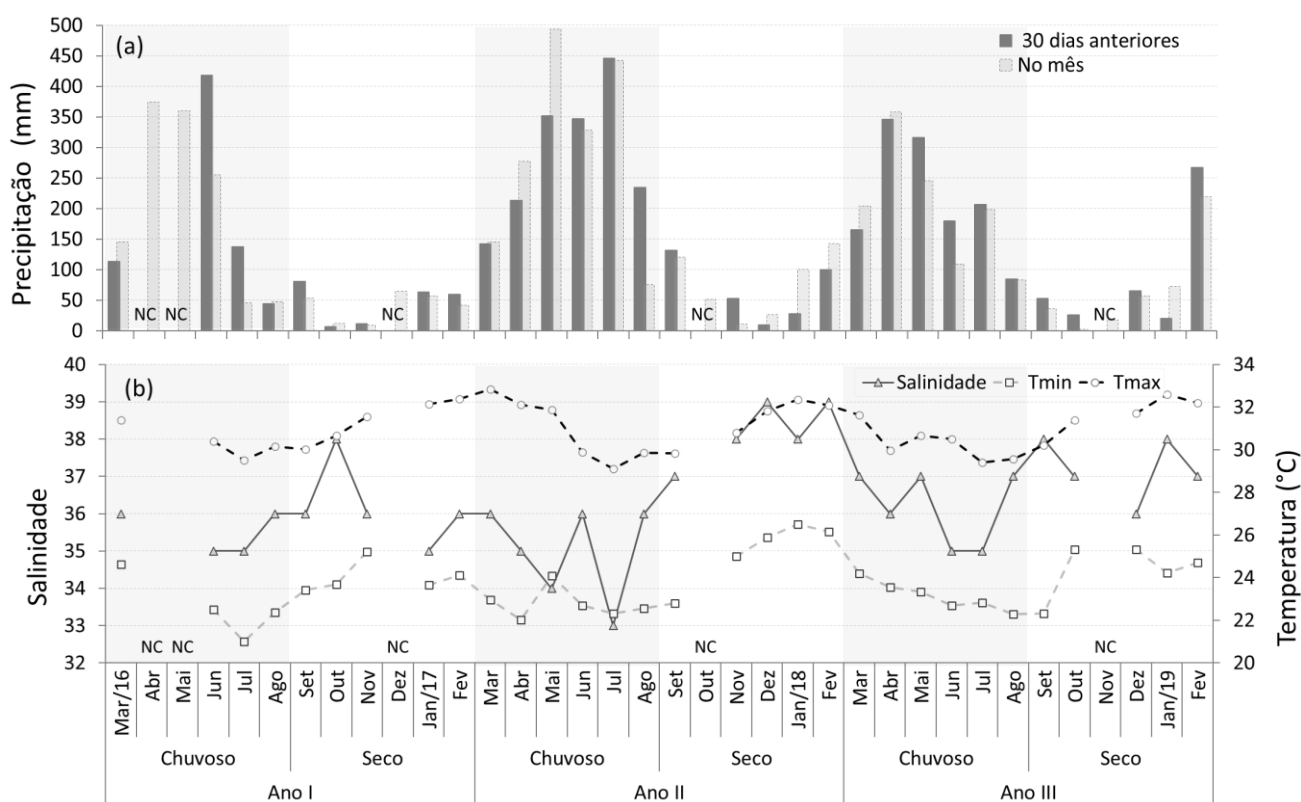


Figura 3. Variação mensal da precipitação acumulada (a) e da salinidade e temperatura do ar (b). NC – Não houve coleta; Tmin – Temperatura mínima; Tmax – Temperatura máxima

4.2 Manchas de *Halodule wrightii*

Foram coletadas e analisadas 23.560 folhas de *Halodule wrightii*. A densidade nas manchas variou entre 11 e 230 folhas/100 cm² (média de $96,3 \pm 42,2$). Maiores valores médios (>100 folhas/100 cm²) foram comuns entre dezembro e abril, destacando-se março de 2017 e 2018, quando as médias foram de $155,3 \pm 42,3$ e $167 \pm 32,1$ folhas/100 cm², respectivamente (Figura 4). Os menores valores foram registrados em outubro de 2016 e novembro 2017 (período seco). De modo geral, a densidade média nas manchas foi menor ao longo de 2018 em relação aos demais períodos (exceto março). A altura das folhas variou entre 2 e 30 cm (média de $9,5 \pm 3,5$). Houve relativamente pouca variação na altura média ao longo dos meses, destacando-se apenas março de 2016, quando grande parte das folhas eram maiores que 20 cm, com média de $14,1 \pm 4,9$ cm.

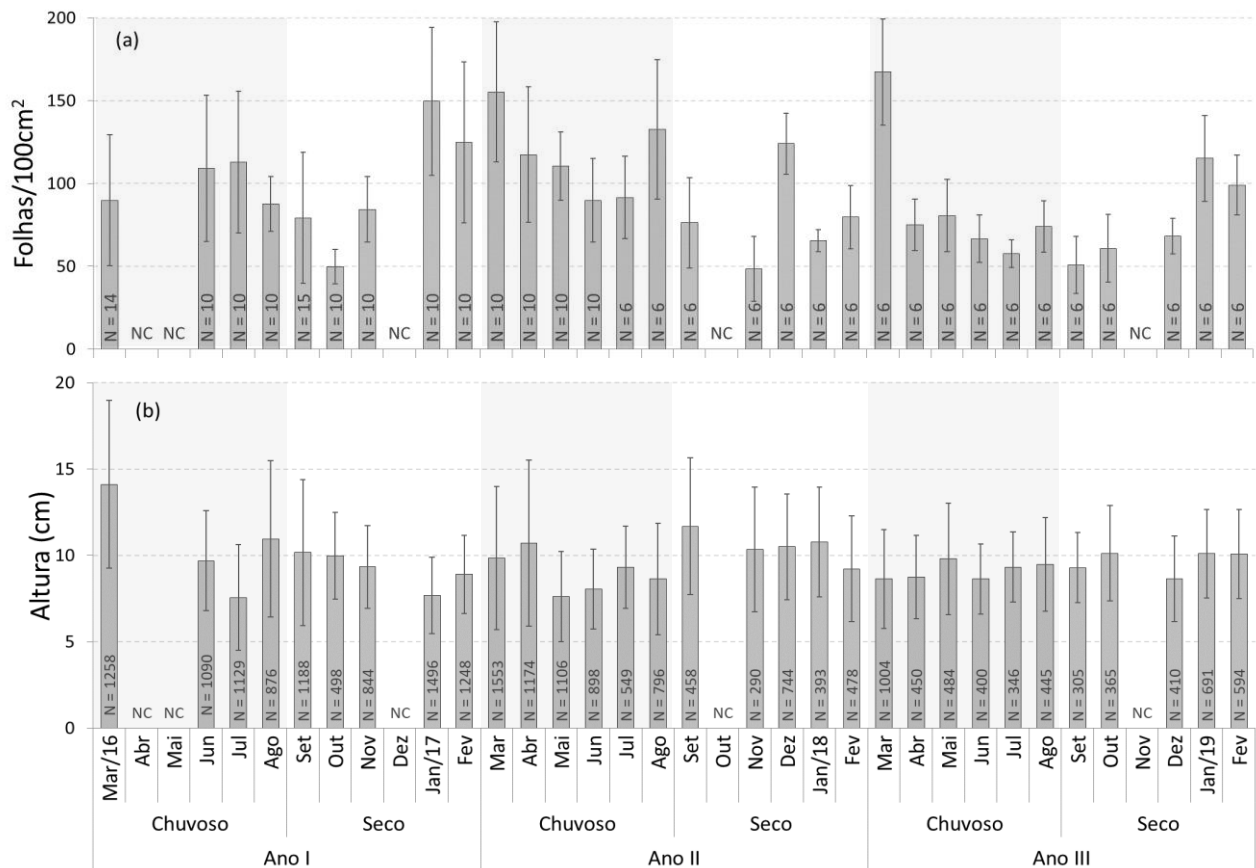


Figura 4. Variação mensal (média \pm desvio padrão) da densidade (a) e altura das folhas (b) de *H. wrightii*. NC – Não houve coleta; N – Número total de amostras (a) e folhas (b), respectivamente

4.3 Comunidade sésil associada as folhas de *Halodule wrightii*

Dentre as 23.560 folhas de *H. wrightii* analisadas, 9.057 (38,4%) tinham organismos epibiontes. Hidroides ocorreram em 5.308 folhas (22,5% do total; 58,9% das folhas epifitadas), sendo o grupo mais frequente. Algas constituíram o segundo grupo mais frequente nas folhas, ocorrendo em 3.877 (43,1%). Adicionalmente, ovos de moluscos, ciliados peritríquios e foraminíferos também foram encontrados em 3,4%, 2,6% e 2,5% das folhas epifitadas, respectivamente. Dos cinco grupos de epibiontes identificados, hidroides e algas foram os únicos encontrados em todos os meses estudados, entretanto coocorreram em apenas 460 folhas (5,1%). As algas foram particularmente frequentes durante o período seco, chegando a ocupar 100% das folhas em alguns meses (Figura 5), contrastando com o padrão exibido pelos hidroides (ver item 4.2.1).

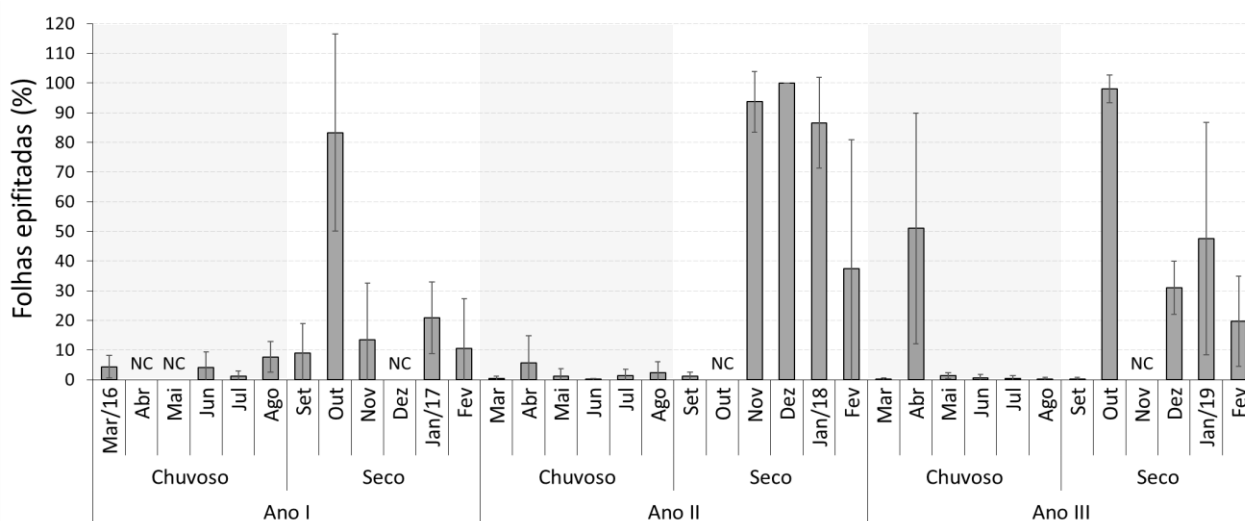


Figura 5. Comparação da variação mensal (média \pm desvio padrão) do percentual de folhas epífitas por algas. NC – Não houve coleta.

4.4 Hidroides epifíticos

Sete espécies de hidroides Leptothecata foram identificadas (Tabela 1; Figura 6), sendo contado um total de 165.056 pólipos. A média de pólipos por folha foi de 31 ± 54 (máx. 1.005 pólipos). O número de espécies colonizando uma mesma folha foi baixo, 85,6% das folhas tinham uma espécie e o máximo de quatro espécies foi registrado em apenas 0,07% das folhas. A morfologia de *Orthopyxis* sp. é similar à de *Orthopyxis sargassicola* (Nutting, 1915), espécie também encontrada na costa do Brasil, destacando-se as gonotecas com anelações. No entanto, *Orthopyxis* sp. tem gonotecas mais alongadas, com 8-14 anelações, e hidrotecas com 7-10

cúspides, representando aparentemente uma espécie não descrita. Análises mais detalhadas estão sendo realizadas para testar essa hipótese.

Tabela 1. Espécies de hidroides epifíticos em *Halodule wrightii* na Praia Formosa. Np – Número total de pólipos; Nf – Número total de folhas epifitadas; Fe – Fértil

Espécies	Np	Nf	Fe
Classe Hydrozoa Owen, 1843			
Ordem Leptothecata Cornelius, 1992			
Família Haleciidae Hincks, 1868			
Gênero <i>Halecium</i> Oken, 1815			
<i>Halecium</i> sp.	5	1	Não
Família Plumulariidae McCrady, 1859			
Gênero <i>Monotheca</i> Nutting, 1900			
<i>Monotheca margaretta</i> Nutting, 1900	3.905	51	Sim
Família Kirchenpaueriidae Stechow, 1921			
Gênero Kirchenpaueria Jickeli, 1883			
<i>Kirchenpaueria halecioides</i> (Alder, 1859)	1.020	20	Sim
Família Campanulariidae Johnston, 1836			
Gênero <i>Orthopyxis</i> L. Agassiz, 1862			
<i>Orthopyxis</i> sp.	80.880	4.429	Sim
Família Clytiidae Cockerell, 1911			
Gênero <i>Clytia</i> Lamouroux, 1812			
<i>Clytia gracilis</i> (Sars, 1851)	3.396	214	Sim
Família Obeliidae Haeckel, 1879			
Gênero <i>Obelia</i> Péron & Lesueur, 1810			
<i>Obelia oxydentata</i> Stechow, 1914	2.912	132	Não
Família Sertulariidae Lamouroux, 1812			
Gênero <i>Tridentata</i> Stechow, 1920			
<i>Tridentata marginata</i> (Kirchenpauer, 1864)	70.879	1.268	Sim



Figura 6. Espécies de hidroides epifíticos em *Halodule wrightii* na Praia Formosa, PB, Brasil. **A, B:** *Clytia gracilis* (Sars, 1851), detalhes do pedicelo e hidroteca (A) e gonoteca (B); **C, D:** *Kirchenpaueria halecioides* (Alder, 1859), detalhes do hidrocaule (C) e gonoteca (D); **E, I:** *Monotheca margareta* Nutting, 1900, detalhes dos hidrocaule (E) e gonoteca (I); **F:** *Obelia oxydentata* Stechow, 1914; **G, H:** *Orthopyxis* sp., detalhe do pedicelo e hidroteca (G) e gonoteca (H); **J, K:** *Tridentata marginata* (Kirchenpauer, 1864), detalhe do hidrocaules e (H) gonoteca; **L:** *Halecium* sp., detalhes do hidrocaule. Escalas: 500 µm.

4.4.1 Dinâmica interanual e sazonal

A densidade média dos hidroides nas manchas de *H. wrightii* variou entre $0,7 \pm 0,6$ e 3659 ± 2215 pólipos/100 cm² (Figura 7a). A ANOVA GLM não indicou diferenças

significativas entre anos (Tabela 2), no entanto, os valores médios foram relativamente maiores nos anos I e II, declinando no III. O percentual de folhas epifitadas variou $0,1 \pm 0,3$ e $78,4 \pm 7,9\%$ (Figura 7b), com diferenças significativas entre o ano I e III (ANOVA GLM, $p=0,055$) e maiores valores no primeiro ano. Quanto à riqueza de espécies, os valores médios variaram entre $0,1 \pm 0,3$ e $4,1 \pm 0,7$ (Figura 7c), sendo significativamente maiores durante o ano II (ANOVA GLM, $p=0,0004$), com ocorrência de três ou mais espécies na maior parte dos meses.

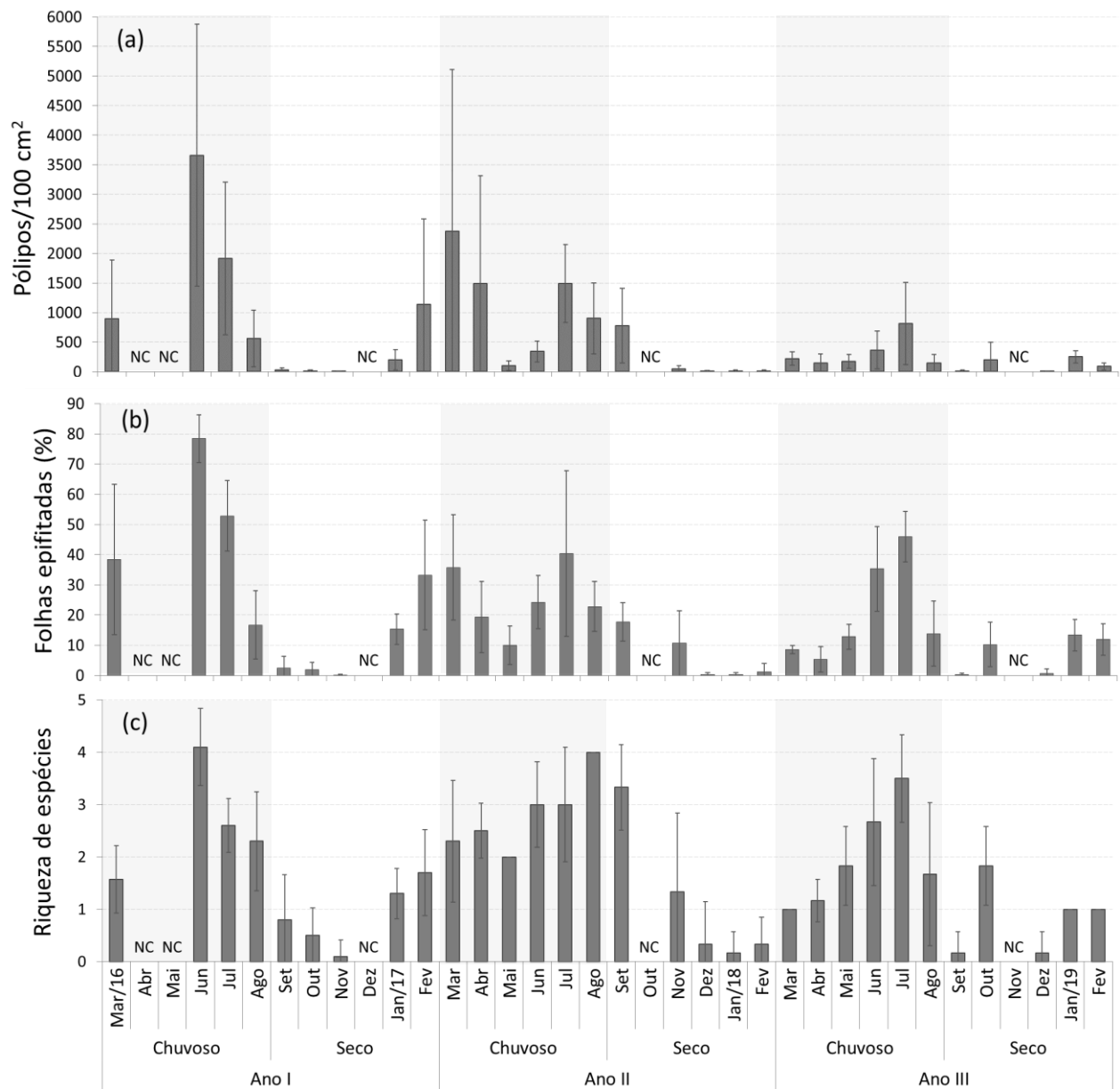


Figura 7. Variação mensal (média \pm desvio padrão) da densidade de pólipos (a), percentual de folhas epifitadas (b) e riqueza de espécies (c) de hidroides nas folhas de *Halodule wrightii*. NC – Não houve coleta.

Tabela 2. Resultados da ANOVA GLM considerando a riqueza, densidade de pólipos e percentual de folhas epifitadas dos hidroides entre anos e períodos. Diferenças significativas ($p < 0,05$) estão indicados com destaque em negrito e letras diferentes; I, II, III = Anos; C, S = Chuvoso e Seco.

	Df	MS	F	P	Tukey HSD (<i>Unequal N</i>)					
Densidade de pólipos										
Intercepto	1	2972,99	817,96	0,0000						
Ano	2	10,54	2,90	0,0569						
Período (Ano)	3	169,20	46,55	0,0000	C-I ^a	C-II ^{ab}	C-III ^b	S-I ^c	S-II ^c	S-III ^c
Erro	241	3,63								
Percentual de folhas epifitadas										
Intercepto	1	38,15	678,68	0,0000						
Ano	2	0,30	5,31	0,0055			I ^a	II ^{ab}	III ^b	
Período (Ano)	3	2,94	52,36	0,0000	C-I ^a	C-II ^b	C-III ^b	S-I ^c	S-II ^c	S-III ^c
Erro	241	0,06								
Riqueza										
Intercepto	1	745,11	660,35	0,0000						
Ano	2	9,05	8,02	0,0004			II ^a	I ^b	III ^b	
Período (Ano)	3	45,95	40,72	0,0000	C-II ^a	C-I ^{ab}	C-III ^b	S-I ^c	S-II ^c	S-III ^c
Erro	241	1,13								

Diferenças sazonais foram detectadas para as três variáveis testadas. O teste Tukey apontou diferenças entre o chuvoso I e III para a densidade de pólipos, o que fica evidente ao observar a média em junho de 2018 (Ano III), que foi quase 10 vezes menor em comparação ao mesmo período 2016 (Ano I; Figura 7a). Houve diferença entre chuvoso I e III para o percentual de folhas epífitas e entre o chuvoso II e III para a riqueza de espécies. Não houve diferenças significativas entre os períodos secos, os quais foram caracterizados, de modo geral, por uma menor riqueza de hidroides nos bancos, bem como baixa densidade e ocupação (< 400 pólipos/100 cm² e $< 15\%$ de folhas epifitadas, em média). Nos três anos, mínimos foram registrados principalmente para o período seco entre outubro e dezembro, com destaque para novembro de 2016, quando apenas um pólipos foi encontrado.

4.4.2 Estruturação da taxocenose

Orthopyxis sp. e *Tridentata marginata* foram as espécies mais frequentes e abundantes nos bancos de *Halodule wrightii* ao longo do estudo (Figura 8), representando juntas 91,7% da abundância total (151.011 pólipos).

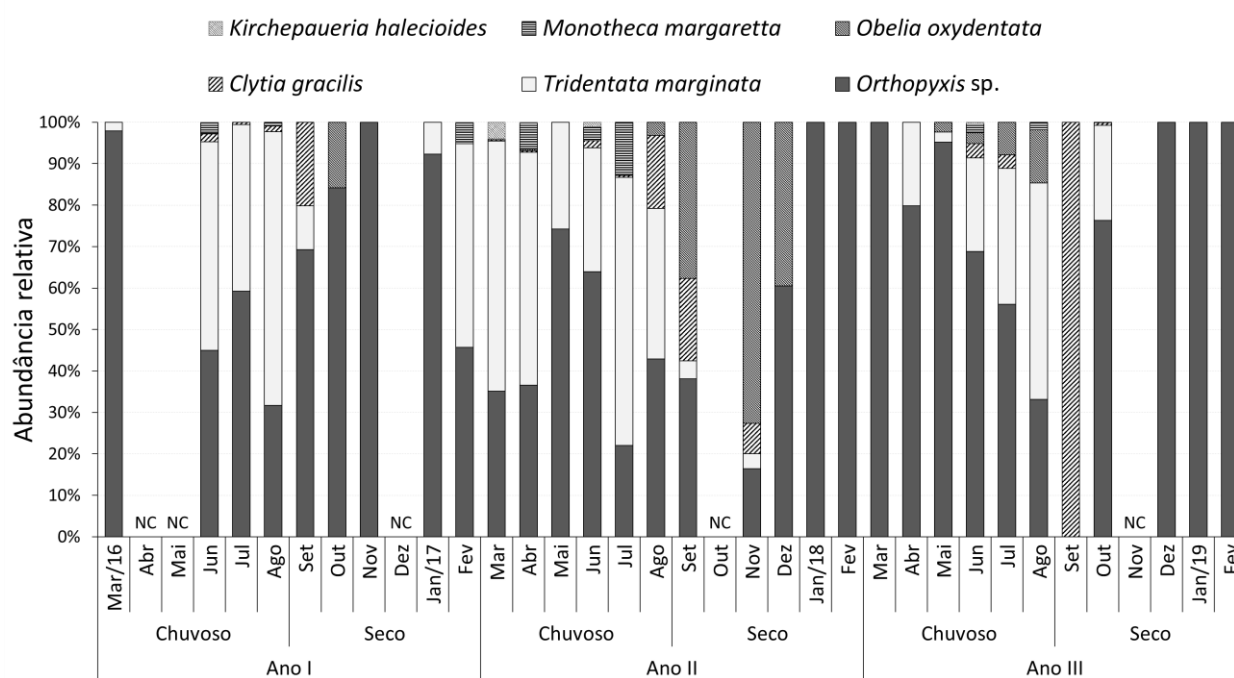


Figura 8. Variação mensal da abundância (número de pólipos/hidrocaules) relativa (%) dos hidroides nos bancos de *H. wrightii*. *Halecium* sp. contribuiu com apenas 0,01% em junho de 2016 e não foi incluída na figura. NC – Não houve coleta.

Orthopyxis sp. foi encontrada em todos os meses (exceto setembro de 2018), enquanto *T. marginata* esteve presente em 21 dos 31 meses. Ambas exibiram valores significativamente maiores durante os meses chuvosos (ANOVA GLM, Tabelas 3-4), destacando-se junho de 2016, com a primeira ocupando em média $66,4 \pm 10,5\%$ das folhas, com densidade de $1644 \pm 893,7$, e a segunda, $37 \pm 9,6\%$, com $1840,9 \pm 1395,1$ pólipos/100 cm² (Figura 9-10), o que explica o pico geral de hidroides observado para o período (ver Figura 7). As demais espécies exibiram valores mais baixos durante todo estudo, com <8% de folhas epifitadas e <300 pólipos/100 cm², em média. *Kirchenpaueria halecioides*, *Monotheca margaretta*, *Clytia gracilis* e *Obelia oxydentata* foram mais representativas durante 2017 (Ano II), com máximos em março, junho, agosto e setembro, respectivamente. *Halecium* sp., por outro lado, foi a espécie mais rara, sendo encontrada apenas uma única colônia com cinco pólipos em junho de 2016.

Tabela 3. Resultados da ANOVA GLM considerando densidade de pólipos e percentual de folhas epifitadas de *Orthopyxis* sp. entre anos e períodos. Diferenças significativas ($p < 0,05$) estão indicados com destaque em negrito e letras diferentes; I, II, III = Anos; C, S = Chuvoso e Seco

	df	MS	F	P	Tukey HSD (<i>Unequal N</i>)					
Densidade de pólipos										
Intercepto	1	2194,42	833,34	0,0000						
Ano	2	3,35	1,27	0,2823						
Período (Ano)	3	125,30	47,58	0,0000	C-I ^a	C-II ^{ab}	C-III ^b	S-I ^c	S-II ^c	S-III ^c
Erro	241	2,63								
Percentual de folhas epifitadas										
Intercepto	1	29,40	648,28	0,0000						
Ano	2	0,36	8,00	0,0004			I ^a	II ^b	III ^b	
Período (Ano)	3	2,51	55,35	0,0000	C-I ^a	C-II ^b	C-III ^b	S-I ^c	S-III ^c	S-II ^c
Erro	241	0,05								

Tabela 4. Resultados da ANOVA GLM considerando densidade de pólipos e percentual de folhas epifitadas de *Tridentata marginata* entre anos e períodos. Diferenças significativas ($p < 0,05$) estão indicados com destaque em negrito e letras diferentes; I, II, III = Anos; C, S = Chuvoso e Seco

	df	MS	F	P	Tukey HSD (<i>Unequal N</i>)					
Densidade de pólipos										
Intercepto	1	809,41	240,43	0,0000						
Ano	2	45,28	13,45	0,0000			I ^a	II ^a	III ^b	
Período (Ano)	3	136,06	40,42	0,0000	C-I ^a	C-II ^a	C-III ^b	S-I ^b	S-II ^b	S-III ^b
Erro	241	3,37								
Percentual de folhas epifitadas										
Intercepto	1	4,31	188,27	0,0000						
Ano	2	0,19	8,37	0,0003			I ^a	II ^a	III ^b	
Período (Ano)	3	0,83	36,41	0,0000	C-I ^a	C-II ^a	C-III ^b	S-I ^b	S-II ^b	S-III ^b
Erro	241	0,02								

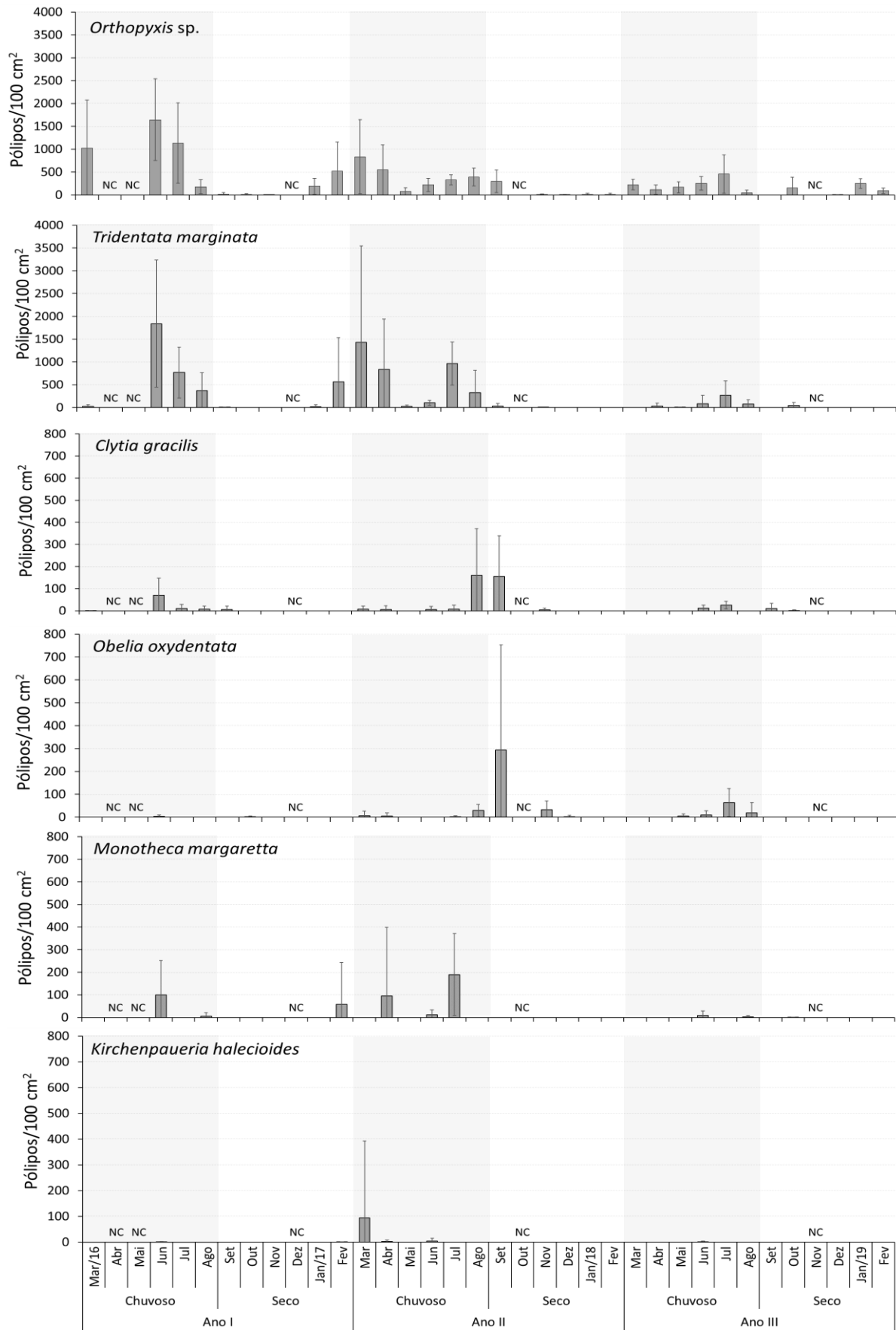


Figura 9. Variação mensal (média \pm desvio padrão) da densidade de pólipos, por espécies de hidroides epifíticos em *H. wrightii*. NC – Não houve coleta; NC – Não houve coleta; *Halecium* sp. em junho de 2016 (uma colônia com cinco pólipos) e por isso não foi incluída na figura.

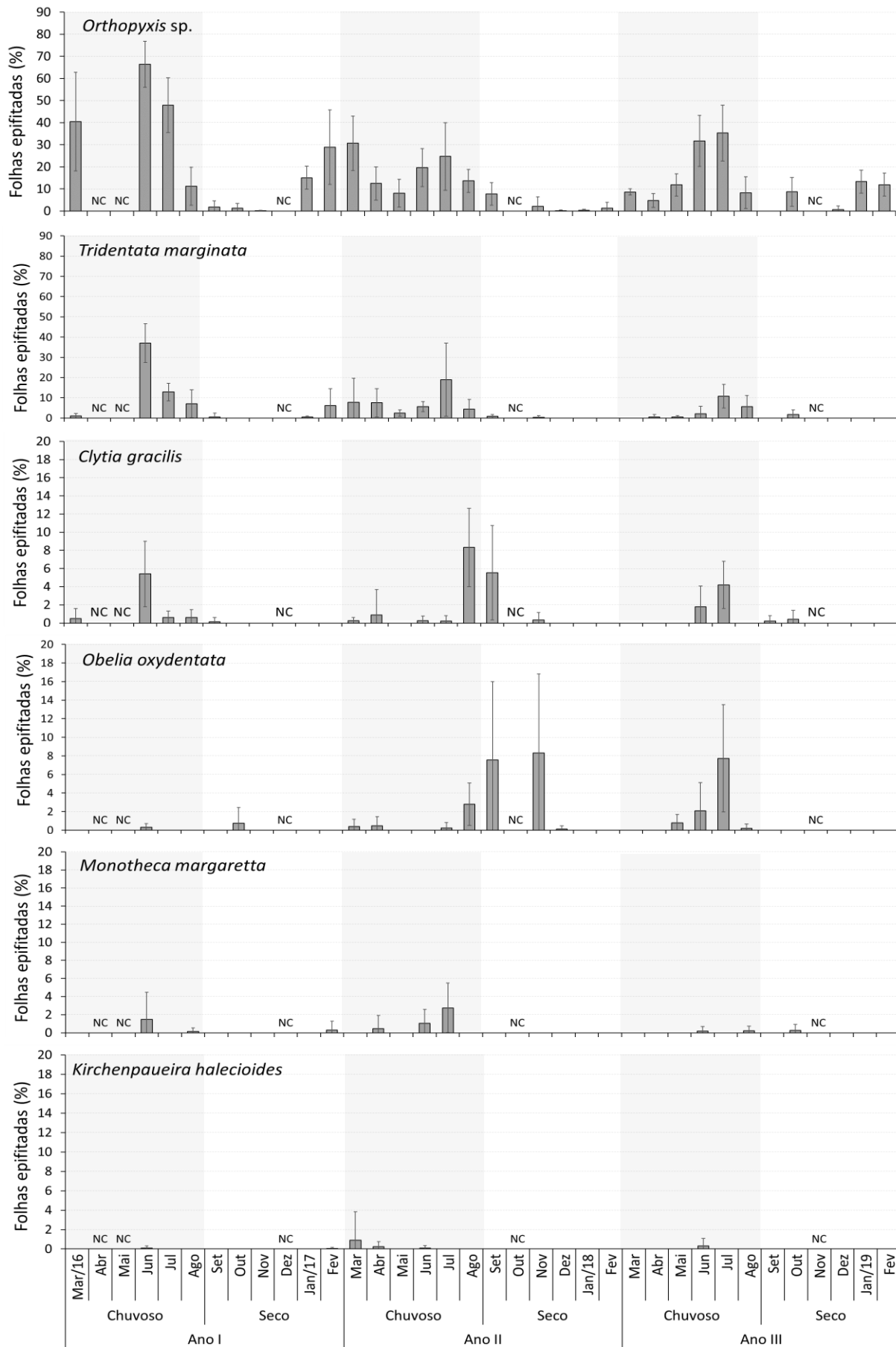


Figura 10. Variação mensal (média \pm desvio padrão) do percentual de folhas epifitadas, por espécies de hidroides de epifíticos em *Halodule wrightii*. NC – Não houve coleta; *Halecium* sp. em junho de 2016 (uma colônia com cinco pólipos) e por isso não foi incluída na figura.

Os resultados da PERMANOVA indicaram diferenças significativas na estrutura da taxocenose entre todas os períodos e anos investigados (Tabela 5). O SIMPER mostrou que a similaridade média para o período chuvoso ao longo dos três anos foi de 59,6%, para seca foi de 24,4%, enquanto que a dissimilaridade entre ambas foi de 71% (Tabelas 6). A dissimilaridade média entre os anos variou entre 56 e 59%. Dentre as espécies, *Orthopyxis* sp. e *Tridentata marginata* foram as que mais contribuíram para a similaridade/dissimilaridade média entre os grupos em todos os casos, o que deve estar relacionado ao fato de terem sido dominantes ao longo de todo o estudo. Adicionalmente, *Clytia gracilis* e *Obelia oxydentata* também tiveram pequenas contribuições, particularmente para a diferença entre os Anos II e III.

Tabela 5. Resultados da PERMANOVA considerando a densidade dos hidroides entre anos e períodos. Valores em negrito indicam diferenças significativas ($p < 0,05$). I, II, III = Anos; C, S = Chuvoso e Seco

	df	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms	P(MC)
Ano	2	10172	5085,8	4,8227	0,001	998	0,002
Período (Ano)	3	1,0237E5	34123	32,358	0,001	999	0,001
Residuals	241	2,5415E5	1054,6				
Total	246	3,6669E5					

Pair-wise tests							
Entre Anos				Entre Períodos dentro de cada Ano			
Grupo	t	P(perm)	P(MC)	Grupo	t	P(perm)	P(MC)
I, II	1,9287	0,015	0,013	C-I, S-I	6,054	0,001	0,001
I, III	1,9169	0,015	0,021	C-II, S-II	6,9625	0,001	0,001
II, III	2,8118	0,002	0,002	C-III, S-III	3,5218	0,001	0,001

Tabela 6. Resultados da análise SIMPER indicando contribuição das espécies para similaridade entre os grupos. SM = Similaridade média

Grupo / Espécies	Similaridade média	Desvio padrão	Contribuição (%)	Contribuição cumulativa (%)
Ano I (SM=39,26)				
<i>Orthopyxis</i> sp.	29,17	1,11	74,30	74,30
<i>T. marginata</i>	8,64	0,60	22,00	96,31
<i>C. gracilis</i>	1,30	0,32	3,31	99,62
<i>M. margaretta</i>	0,09	0,08	0,23	99,85
<i>O. oxydentata</i>	0,06	0,03	0,15	100,00

Ano II (SM=52,74)

<i>Orthopyxis</i> sp.	30,82	1,81	58,43	58,43
<i>T. marginata</i>	18,77	1,21	35,59	94,02
<i>O. oxydentata</i>	1,60	0,24	3,04	97,06
<i>C. gracilis</i>	1,07	0,25	2,02	99,09
<i>M. margaretta</i>	0,43	0,15	0,82	99,91
<i>K. halecioides</i>	0,05	0,06	0,09	100,00

Ano III (SM=46,15)

<i>Orthopyxis</i> sp.	41,66	1,32	90,27	90,27
<i>T. marginata</i>	2,63	0,31	5,70	95,96
<i>O. oxydentata</i>	1,10	0,25	2,38	98,35
<i>C. gracilis</i>	0,74	0,18	1,60	99,95
<i>M. margaretta</i>	0,02	0,03	0,05	100,00

Período Chuvoso

(SM=59,61)

<i>Orthopyxis</i> sp.	39,43	2,27	66,15	66,15
<i>T. marginata</i>	17,38	1,10	29,15	95,30
<i>C. gracilis</i>	1,73	0,35	2,90	98,20
<i>O. oxydentata</i>	0,72	0,20	1,21	99,41
<i>M. margaretta</i>	0,32	0,13	0,54	99,95
<i>K. halecioides</i>	0,03	0,04	0,05	100,00

Período Seco

(SM=24,31)

<i>Orthopyxis</i> sp.	22,00	0,71	90,51	90,51
<i>T. marginata</i>	1,21	0,20	4,98	95,49
<i>O. oxydentata</i>	0,90	0,15	3,69	99,18
<i>C. gracilis</i>	0,20	0,08	0,82	100,00

4.4.3 Períodos reprodutivos

Cinco espécies estiveram férteis durante o período de estudo, totalizando 7.580 gonângios, dos quais 92,2% (6.989) eram de *Orthopyxis* sp., 6,8% de *Tridentata marginata* e o 1% de *Monotheca margaretta*, *Kirchenpaueria halecioides* e *Clytia gracilis*. Apesar das diferenças, todas exibiram uma tendência similar, com investimento na reprodução sexuada predominantemente durante o período chuvoso, destacando-se o Ano II (Figura 11). *Orthopyxis* sp. esteve fértil em todos os meses (exceto novembro 2016 e dezembro de 2018), exibindo uma tendência geral de aumento na reprodução sexuada a partir de janeiro, com picos em junho/julho (até 50% de colônias férteis e ~100 gonângios/100 cm², em média), estendendo-se até setembro, no caso de 2017. Máximos entre junho e agosto também foram observados para *T. marginata* nos três anos. As demais espécies tiveram poucos eventos reprodutivos, a exemplo de *K. halecioides* que esteve fértil apenas em março de 2017, e exibiram baixos valores, <15% de colônias férteis e <25 gonângios/100 cm², em média.

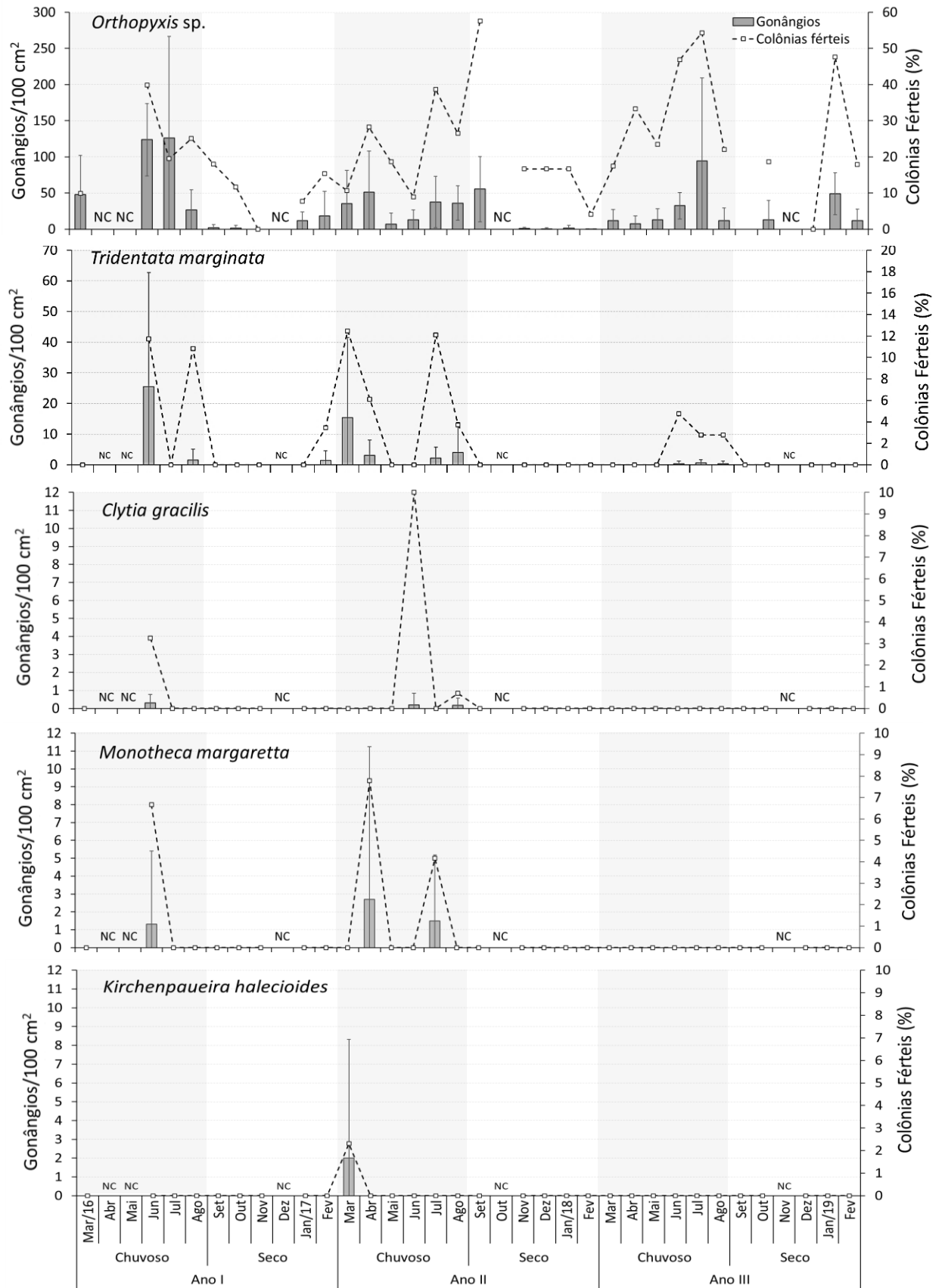


Figura 11. Variação mensal (média \pm desvio padrão) da densidade de gonângios e percentual de colônias férteis das espécies de hidroides epifíticas em *H. wrightii*. NC – Não houve coleta.

5. DISCUSSÃO

Bancos de gramas marinhas formam importantes habitats para diversas espécies de organismos em águas rasas, muitas das quais crescem diretamente sobre as folhas e/ou rizomas destas plantas (Borowitzka et al., 1990, 2006; Piazzzi et al., 2016). Em particular, as folhas acima do fundo marinho oferecem uma posição ideal para diferentes organismos sésseis, que tiram vantagem da maior disponibilidade de luz, fluxo de água e alimento (Boero 1987; Trautman & Borowitzka, 1999; González-Ortiz et al., 2014). Cinco grupos taxonômicos de epibiontes foram encontrados sobre as folhas de *Halodule wrightii*, sendo hidroides e algas os mais frequentes. Estes grupos são comumente encontrados em bancos rasos dessa grama do litoral nordeste do Brasil (eg. Laborel-Deguen, 1963; Mayal, 1983; Paula et al., 2003; Barros & Rocha-Barreira, 2009, 2013), e considerando sua ampla distribuição e abundância, tais associações tem grande importância nesses ecossistemas.

5.1 Hidroides epifíticos em *Halodule wrightii*

O número de espécies de hidroides encontradas no presente estudo (7) é um pouco maior que o previamente reportado para *H. wrightii* (4 spp. em Laborel-Deguen, 1963) e para *Halodule emarginata* Hartog no Brasil subtropical (4 spp. em Migotto, 1996; 5 spp. em Oliveira & Marques, 2007; 2 spp. em Oliveira & Marques, 2011), mas é baixo se comparado a fauna de hidroides de outras fanerógamas tropicais como *Thalassia testudinum* (38 spp. em Castellanos-Iglesias et al., 2021) e temperadas como *Amphibolis* spp. (17 spp. em Watson, 1992) e *Posidonia oceanica* (> 60 spp.; ver Boero, 1981; Oliveira & Marques, 2007). Este menor número pode estar relacionado à diferença histórica de esforço amostral, visto que essas outras gramas têm sido (eg. Boero, 1981; Boero et al., 1985; Watson, 1990, 1992; Borowitzka et al., 1990; Calder 1991a; Hughes et al., 1991a, b; Kaehler & Hughes, 1992; Mendonza-Becerril et al., 2018; Castellanos-Iglesias et al., 2021). Fatores biológicos, entretanto, provavelmente contribuem de forma significativa para diferenciação dessas comunidades, tais como ciclo de vida da planta, tamanho das folhas e presença de outras epífitas (eg. Heck Jr. & Wetstone, 1977; Boero, 1981; Casola et al., 1987; Borowitzka et al., 1990; Hughes et al., 1991a, b; Trautman & Borowitzka, 1999; Borowitzka et al., 2006).

O ciclo de vida das gramas marinhas e o tamanho da folha são fatores importantes para o estabelecimento e crescimento de epífitas sésseis como hidroides, visto que sua permanência no substrato tende a ser limitada pelo tempo de vida das folhas e espaço disponível para colonização (Hughes et al., 1991a, b; Watson, 1992). Gramas marinhas de regiões temperadas

são caracterizadas pela lenta taxa de crescimento e extenso tempo de vida, com folhas durando >100 dias para *Amphibolis* spp. (Watson, 1992) e >250 dias para *P. oceanica* (Hemminga et al., 1999; Duarte, 1991), diferente de *Halodule* spp. que vive entre 16-40 dias (Hemminga et al., 1999; Rivera-Gusman et al., 2017). As folhas de *Halodule* spp. também são pequenas e estreitas se comparado as folhas de *T. testudinum* e *P. oceanica*, por exemplo, cuja área de superfície chega a ser 15 e 30 vezes maior, respectivamente (Duarte, 1991). Assim, a baixa diversidade de hidroides encontrada em *Halodule* spp. está provavelmente relacionada à morfologia e biologia das plantas. Adicionalmente, apenas espécies com rápido crescimento seriam capazes de colonizar as folhas e crescer a tempo (eg. Hughes et al., 1991a, b; Llobet et al., 1991a, b; Watson, 1992; Coma et al., 1992), conforme observado aqui, cujas espécies dominantes, dos gêneros *Orthopyxis*, *Tridentata*, *Clytia* e *Obelia* são tipicamente pioneiras (eg. Kaehler & Hughes, 1992; Migotto et al., 2001; Watson, 1992).

5.2 Padrões temporais da taxocenose

Os resultados encontrados no presente estudo mostraram que a abundância e composição dos hidroides nos bancos de *Halodule wrightii* da área estudada seguem um consistente padrão sazonal, embora também exibam flutuações interanuais. A alternância entre o período chuvoso e seco, de fato, parece explicar a maior parte da variabilidade temporal observada para os parâmetros analisados aqui, conforme sugerido pelos altos valores de F (Tabelas 1-4; Zar, 2010). Nos três anos investigados, maiores valores para a riqueza, densidade de pólipos e percentual de folhas epifitadas pelos hidroides foram observados durante o período chuvoso, sendo este período também caracterizado pelo aumento do investimento reprodutivo (ver Figuras 7-11). Esses resultados corroboram com os poucos dados existentes sobre padrões sazonais de hidroides em áreas tropicais (Boero, 1984; Di Camillo et al., 2008). Nestas áreas, o aumento da drenagem continental durante os meses chuvosos tende a estimular a produtividade biológica costeira (e.g. Osore et al., 1997; D'Croz et al., 2005; Chew & Chong, 2011; Barrera-Alba et al., 2019), aumentando a oferta de alimento, o que influencia no crescimento e ciclo reprodutivo dos hidroides (Boero, 1994; Coma et al. 1995; Di Camillo et al., 2008, 2017). Estudos têm mostrado que hidroides conseguem aumentar rapidamente sua biomassa durante períodos de condições favoráveis, como o aumento da disponibilidade de alimento (Llobet et al. 1991a, b; Coma et al. 1992, 1996; Rossi et al., 2012).

A disponibilidade de espaço e suas variações sazonais também afetam a dinâmica e estrutura temporal das comunidades epifaunais (Borowitzka et al., 1990; Llobet et al., 1991a,

b; Gili & Hughes, 1995; Little et al., 2018; Rovellini et al., 2021). Tais variações podem se dar tanto pela biologia da espécie-substrato quanto pela competição por espaço com outros epífitas (eg. Hughes et al., 1991a, b; Llobet et al., 1991a, b; Trautman & Borowitzka, 1999), particularmente para substratos de pequeno porte, como *H. wrightii*. De fato, os dados obtidos aqui sugerem que esses fatores foram importantes na estruturação e dinâmica da taxocenose estudada aqui. Apesar do tamanho das folhas ter sido similar ao longo de todo o estudo, as maiores densidades de folhas no início do período chuvoso coincidiram com o aumento da densidade de pólipos, percentual de folhas epifitadas e riqueza dos hidroides (ver figuras 3 e 6). Por sua vez, o declínio das populações de hidroides nos bancos de *H. wrightii* observado no período seco coincidiu com a menor densidade das folhas e o marcado aumento da frequência de algas, as quais competem diretamente pelo espaço nas folhas. De forma similar, o aumento da cobertura de algas epifíticas e da taxa degeneração dos talos foi sugerido como uma das causas do declínio sazonal de *Orthopyxis crenata* na alga *Halimeda tuna* no Mediterrâneo (Llobet et al., 1991b).

Enquanto flutuações sazonais em comunidades são relativamente bem conhecidas e previsíveis (eg. Coma et al., 2000; Di Camillo et al., 2008; Cunha & Jacobucci, 2010; Jaubet & Genzano, 2011), variações interanuais na ocorrência e abundância tendem a ser mais erráticas e difíceis de prever como tem sido enfatizado há décadas (Vannucci, 1963; Boero, 1994). O grande número de fatores que afetam as comunidades, a interação entre os mesmos e as repostas dos organismos geram uma grande complexidade (Puce et al., 2009; Fernandes et al., 2012; Little et al., 2018; Rovellini et al., 2021), enfatizando a importância de estudos com amostragens multianuais. Temperatura da água, correntes, disponibilidade de nutriente e respostas biológicas como ciclo de vida, taxa de recrutamento e mortalidade e competição interespecífica estão entre os principais (Vannucci, 1963). Esta premissa é particularmente verdadeira para ecossistemas tropicais, onde a biologia e ecologia da maioria das espécies são amplamente desconhecidas. No presente estudo, diferenças interanuais foram observadas para os parâmetros quantitativos avaliados, entretanto, as flutuações sazonais (entre períodos secos e chuvosos) foram marcadas ao longo dos três ciclos anuais investigados. Este resultado sugere que as diferenças sazonais sejam o padrão da taxocenose de hidroides na área estudada, ainda que algumas variações interanuais possam ocorrer. Estudos de longo prazo sugerem que variações interanuais de abundância e biomassa ocorrem frequentemente, enquanto o padrão sazonal tende a ser mais conservativo, não só em hidroides (eg. Little et al., 2018) quanto em outros grupos nas comunidades marinhas (eg. Fernandes et al., 2012; Kozak et al., 2014).

Mesmo os padrões sazonais podem ser alterados devido a múltiplos fatores, como por exemplo as mudanças climáticas (Puce et al., 2009).

Dentre as espécies encontradas, *Orthopyxis* sp. e *Tridentata marginata* foram as que mais contribuíram para os padrões observados. De forma similar, associações epifíticas são bastante comuns dentre as espécies desses gêneros, tanto no Brasil (Migotto, 1996; Cunha & Jacobucci, 2010; Oliveira & Marques, 2007, 2011), como ao redor do mundo (Boero, 1981; Hughes et al., 1991a, b; Llobet et al., 1991a; Watson, 1992; Castellanos-Iglesias, 2017), as quais em geral figuram entre as dominantes. Na costa do Brasil subtropical, foi sugerido que picos populacionais no verão de *Orthopyxis* sp. e *T. marginata* epifíticas, que acontecem no verão, estão possivelmente relacionados ao ciclo de reprodução e recrutamento dessas espécies, entretanto, faltam dados sobre o ciclo reprodutivo (Cunha & Jacobucci, 2010). Esta tendência talvez esteja relacionada à dinâmica oceanográfica local que favorece o aumento da produtividade biológica e consequentemente o aumento da disponibilidade de alimento durante o verão (Brandini et al., 2014; Nogueira Júnior & Brandini, 2018). Na região costeira tropical estudada aqui, o ciclo sazonal está mais associado ao regime de chuvas, e conforme observado neste estudo, as espécies dominantes tiveram picos de reprodução sexuada durante o período chuvoso nos três anos (Figura 10), possivelmente associado ao aumento da disponibilidade de alimento (Nogueira Júnior et al., 2018; Tilbert et al., 2019). De fato, alguns hidroides tendem a aumentar o investimento na reprodução sexual durante os períodos do ano com condições mais favoráveis e na reprodução assexuada nos demais períodos (Llobet et al., 1991a; Coma et al., 2000; Jaubet & Genzano, 2011).

6. CONCLUSÕES

O presente trabalho forneceu informações importantes e previamente inexistentes sobre a dinâmica sazonal de hidroides no Atlântico sudoeste tropical, além de chamar atenção pra a presença de uma possível nova espécie de hidroide. Ao longo dos três ciclos anuais investigados, a taxocenose de hidroides epifíticos em *Halodule wrightii* da área estudada se caracterizou por uma baixa riqueza (7 spp.), alta dominância (*Orthopyxis* sp. e *Tridentata marginata*) e marcada variação sazonal dos parâmetros quantitativos (densidade de pólipos e percentual de folhas epifitadas), com maiores valores durante o período chuvoso e menores no seco. Esta variação está provavelmente associada à variabilidade temporal de fatores chaves como a disponibilidade de alimento (i.e., associada à influência do regime de chuvas na produtividade costeira) e espaço (i.e., dinâmica sazonal da espécie-substrato e competição com algas).

REFERÊNCIAS

- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. D. M., & Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6): 711-728.
- Anderson, M. J. Gorley, R. N.; Clarke, K. R. 2008. PERMANOVA + for PRIMER: Guide to the software and statistical methods. Plymouth: PRIMER-E.
- Barrera-Albaa, J.J., Abreu, P.C., & Tenenbaum, D. R. 2019. Seasonal and inter-annual variability in phytoplankton over a 22-year period in a tropical coastal region in the southwestern Atlantic Ocean. *Continental Shelf Research*, 176: 51-63. doi:10.1016/j.csr.2019.02.011
- Barros, K. V. D. S., & Rocha-Barreira, C. D. A. 2009. Caracterização da dinâmica espaço-temporal da macrofauna bentônica em um banco de *Halodule wrightii* Ascherson (Cymodoceaceae) por meio de estratificação. *Revista Nordestina de Zoologia*, 4(1): 73-81.
- Barros, K. V., & Rocha-Barreira, C. A. 2013. Responses of the molluscan fauna to environmental variations in a *Halodule wrightii* Ascherson ecosystem from Northeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 85: 1397-1410.
- Bavestrello, G., Puce, S., Cerrano, C., Zocchi, E., & Boero, N. 2006. The problem of seasonality of benthic hydroids in temperate waters. *Chemistry and Ecology*, 22(sup1): 197-205. doi: 10.1080/02757540600670810
- Boero, F. 1981. Systematics and ecology of the hydroid population of two *Posidonia oceanica* meadows. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli I, Marine Ecology*, 2(3): 181-197. doi:10.1111/j.1439-0485.1981.tb00093.x
- Boero, F. 1984. The ecology of marine hydroids and effects of environmental factors: a review. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli I, Marine Ecology*, 5(2): 9-118. doi:10.1111/j.1439-0485.1984.tb00310.x
- Boero, F. 1987. Evolutionary implications of habitat selection in the hydroids of *Posidonia oceanica* meadows. pp. 251-256. In: Bouillon, J., Boero, F., Cicogna, F., & Cornelius, P. F. S. (eds.). *Modern Trends in the Systematics, Ecology, and Evolution of Hydroids and Hydromedusae*, Clarendon Press, Oxford, 251-256.
- Boero, F. 1994. Fluctuations and variations in coastal marine environments. *Marine Ecology*, 15(1): 3-25. doi: 10.1111/j.1439-0485.1994.tb00038.x

- Boero, F. & Fresi, E. 1986. Zonation and evolution of a rocky bottom hydroid community. *Marine Ecology*, 7(2): 123-150. doi:10.1111/j.1439-0485.1986.tb00152.x
- Boero, F., Chessa L., Chimenz, C., & Fresi, E. 1985. The zonation of epiphytic hydroids on the leaves of some *Posidonia oceanica* (L.) Delile beds in the central Mediterranean. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli I, Marine Ecology*, 6(1): 27-33. doi:10.1111/j.1439-0485.1985.tb00318.x
- Boero, F., Belmonte, G., Fanelli, G., Piraino, S., & Rubino, F. 1996. The continuity of living matter and the discontinuities of its constituents: do plankton and benthos really exist?. *Trends in ecology & evolution*, 11(4): 177-180.
- Borowitzka, M. A., Lavery, P. S., & Van Keulen, M. 2006. Epiphytes of seagrasses. In: Larkum, A. W. D., Orth, R. J. & Duarte, C. M. (eds.). *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. Springer, Dordrecht, 441-461. doi:10.1007/978-1-4020-2983-7
- Borowitzka, M. A., Lethbridge, R. C. & Charlton, L. 1990. Species richness, spatial distribution and colonization pattern of algal and invertebrate epiphytes on the seagrass *Amphibolis griffithii*. *Marine Ecology Progress Series*, 64: 281-291. doi:10.3354/meps064281
- Bos, A. R., Bouma, T. J., de Kort, G. L., & van Katwijk, M. M. 2007. Ecosystem engineering by annual intertidal seagrass beds: sediment accretion and modification. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74(1-2): 344-348.
- Bouillon, J., Gravili, C., Page`s, F., Gili, J. M., & Boero, F. 2006. An introduction to Hydrozoa. *Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle*, 194. Publications Scientifiques du Museum, Paris.
- Bradshaw, C., P. Collins, P. and Brand, A. R. 2003. To what extent does upright sessile epifauna affect benthic biodiversity and community composition?. *Marine Biology*, 143: 783-791. doi:10.1007/s00227-003-1115-7.
- Brandini, F. P., Nogueira Jr, M., Simião, M., Codina, J. C. U., & Noernberg, M. A. 2014. Deep chlorophyll maximum and plankton community response to oceanic bottom intrusions on the continental shelf in the South Brazilian Bight. *Continental Shelf Research*, 89: 61-75.
- Brusca, R. C.; Moore, W.; Shuster, S. M. 2018. *Invertebrados*. 3. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.

- Calder, D. R. 1998. Hydroid diversity and species composition along a gradient from shallow waters to deep sea around Bermuda. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 45(11): 1843-1860.
- Calder, D. R. 2013. Some shallow-water hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) from the central east coast of Florida, USA. *Zootaxa*, 3648(1): 1-72.
- Calder, D. R. 1990. Seasonal cycles of activity and inactivity in some hydroids from Virginia and South Carolina, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology*, 68(3): 442-450. doi:10.1139/z90-065.
- Calder, D. R. 1991a. Associations between hydroid species assemblages and substrate types in the mangal at Twin Cays, Belize. *Canadian Journal of Zoology*, 69: 2067-2074. doi:10.1139/z91-288.
- Calder, D.R. 1991b. Shallow-water hydroids of Bermuda: the Thecatae, exclusive of Plumularioidea. *Royal Ontario Museum, Life Science Contributions*, 154.
- Calder, D.R., & Mañal, E.M. 1998. Dry season distribution of hydroids in a small tropical estuary, Pernambuco, Brazil. *Zoologische Verhandelingen*, 323(6): 69-78.
- Casola, E., Scardi, M., Mazzella, L., & Fresi, E. 1987. Structure of the epiphytic community of *Posidonia oceanica* leaves in a shallow meadow. *Marine Ecology*, 8(4): 285-296.
- Castellanos-Iglesias, S., Siret-Martínez, S. L., Di Domenico, M., Martínez-Daranas, B., & Haddad, M. A. 2021. Epiphytic hydroid community as sentinels of seagrass condition and human impacts. *Marine Pollution Bulletin*, 173: 112939.
- Chew, L. L., & Chong, V. C. 2011. Copepod community structure and abundance in a tropical mangrove estuary, with comparisons to coastal waters. *Hydrobiologia*, 666(1): 127-143.
- Christianen, M. J.; van Katwijk, M. M.; van Tussenbroek, B. I.; Ballorain, K.; Kelkar, N.; Arthur, R.; Alcoverro, T. 2021. A dynamic view of seagrass meadows in the wake of successful green turtle conservation. *Nature Ecology & Evolution*, 5(5): 553-555.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, 192pp.
- Coma, R., Llobet, I., Zabala, M., Gili, J. M., & Hughes, R. G. 1992. The population dynamics of *Halecium petrosum* and *Halecium pusillum* (Hydrozoa, Cnidaria), epiphytes of *Halimeda tuna* in the northwestern Mediterranean. *Scientia Marina*, 56(2-3): 161-169.

- Coma, R., M., Gili, J. M., & Zabala, M. 1995. Trophic ecology of a benthic marine hydroid, *Campanularia everta*. Marine Ecology Progress Series, 119: 211-220. doi:10.3354/meps119211.
- Coma, R., Ribes, M., Gili, J. M., & Zabala, M. 2000. Seasonality in coastal benthic ecosystems. Trends in ecology & evolution, 15(11): 448-453. doi:10.1016/S0169-5347(00)01970-4.
- Copertino, M.S., Creed, J.C., Lanari, M.O., Magalhães, K., Barros, K., Lana, P.C., Sordo, L., & Horta, P.A. 2016. Seagrass and submerged aquatic vegetation (VAS) habitats of the coast of Brazil: state of knowledge, conservation and main threats. Brazilian Journal of Oceanography, 64 (SPE2): 53– 80. doi:10.1590/S1679-875920161036064sp2.
- Cornelius, P.F.S. 1982. Hydroids and medusae of the family Campanulariidae recorded from the eastern North Atlantic, with a world synopsis of genera. Bulletin of British Museum of Natural History and Zoology, 42: 37-148.
- Cunha, A. F., & Jacobucci, G. B. 2010. Seasonal variation of epiphytic hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) associated to a subtropical *Sargassum cymosum* (Phaeophyta: Fucales) bed. Zoologia, 27(6): 945-955.
- Cunha, A. F., Collins, A. G., & Marques, A. C. 2020. When morphometry meets taxonomy: morphological variation and species boundaries in Proboscoida (Cnidaria: Hydrozoa). Zoological Journal of the Linnean Society, 190(2): 417-447.
- Cunha, A. F., Genzano, G. N., & Marques, A. C. 2015. Reassessment of morphological diagnostic characters and species boundaries requires taxonomical changes for the genus *Orthopyxis* L. Agassiz, 1862 (Campanulariidae, Hydrozoa) and some related campanulariids. PLoS One, 10(2): e0117553.
- Cunha, A. F., Maronna, M. M., Marques, A. C. 2016. Variability on microevolutionary and macroevolutionary scales: a review on patterns of morphological variation in Cnidaria Medusozoa. Organisms Diversity & Evolution, 16: 431–442. doi:10.1007/s13127-016-0276-4
- Cunha, A.F., Maruyama, P.K., & Jacobucci, G.B. 2017. Epiphytic hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) contribute to a higher abundance of caprellid amphipods (Crustacea, Peracarida) on macroalgae. Hydrobiologia, 808(1): 251-264. doi:10.1007/s10750-017-3427-5

- D'Croz, L., Del Rosario, R.B., & Góndola, P. 2005. The effect of fresh water runoff on the distribution of dissolved inorganic nutrients and plankton in the Bocas del Toro Archipelago, Caribbean Panama. *Caribbean Journal of Science*, 41(3): 414-429.
- Di Camillo C.G., Bavestrello G., Cerrano C., Gravili C., Piraino S., Puce S., & Boero F. 2017. Hydroids (Cnidaria, Hydrozoa): a neglected component of animal forests. In: Rossi S., Bramanti L., Gori, A., and Orejas, C. *Marine Animal Forests: The ecology of benthic biodiversity hotspots*, pp. 397–428. Springer, Germany. doi:10.1007/978-3-319-21012-4_11.
- Di Camillo, C.G., Bavestrello, G., Valisano, L., & Pucel, S. 2008. Spatial and temporal distribution in a tropical hydroid assemblage. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88(8): 1589-1599. doi:10.1017/S0025315408002981
- DHN. Diretoria de Hidrografia e Navegação. 2017. Tábuas de Maré. Marinha do Brasil. Disponível em: <http://www.dhn.br>. Acesso em: 10 mar. 2022.
- Duarte, C. M. 1991. Allometric scaling of seagrass form and productivity. *Marine Ecology Progress Series*, 77: 289-300. doi:10.3354/meps077289.
- Faucci, A., & Boero, F. 2000. Structure of an epiphytic hydroid community on *Cystoseira* at two sites of different wave exposure. *Scientia Marina*, 64(Supl.1): 255-264. doi:10.3989/scimar.2000.64s1255
- Fernandes, L. D. D. A., Quintanilha, J., Monteiro-Ribas, W., Gonzalez-Rodriguez, E., & Coutinho, R. 2012. Seasonal and interannual coupling between sea surface temperature, phytoplankton and meroplankton in the subtropical south-western Atlantic Ocean. *Journal of Plankton Research*, 34(3): 236-244.
- Fraschetti, S., Giangrande, A., Terlizzi, A., Miglietta, M., Della Tommasa, L., & Boero, F. 2002. Spatio-temporal variation of hydroids and polychaetes associated with *Cystoseira amentacea* (Fucales: Phaeophyceae). *Marine Biology*, 140(5): 949-957.
- Fraschetti, S., Terlizzi, A., Bevilacqua, S., & Boero, F. 2006. The distribution of hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) from micro- to macro-scale: spatial patterns on habitat-forming algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 339(2): 148-158. doi:10.1016/j.jembe.2006.07.007
- Galea, H. R. 2013. New additions to the shallow-water hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) of the French Lesser Antilles: Martinique. *Zootaxa*, 3686(1): 1-50.

- García-Rubies, A. 1987. Distribution of epiphytic hydroids on *Posidonia* seagrass. pp.143-155. In: Bouillon, J., Boero, F., Cicogna, F., & Cornelius, P.F.S. (Eds). Modern trends in the systematics, ecology and evolution of hydroids and hydromedusae. Oxford: Clarendon Press.
- García-rubies, A. 1992. Habitat differentiation among epiphytic hydroids of the seagrass *Posidonia oceanica* from the Medes Islands (NE Catalonia, Spain). pp. 263-267. In: Bouillon, J., Boero, F., Cicogna, F.; Gili, J.M., & Hughes, R.G. (Eds). Aspects of Hydrozoan Biology. Scientia Marina, Instituto de Ciencias del Mar, IV+193.
- Genzano, G.N., & Rodriguez, G.M. 1998. Associations between hydroid species and their substrates from the intertidal zone of Mar del Plata (Argentina). *Miscellanea Zoologica*, 21(1): 21-29.
- Gili, J.M., Alvà, V., Coma, R., Orejas, C., Pagès, F., Ribes, M., Zabala, M., Arntz, W., Bouillon, J., Boero, F., & R.G. Hughes. 1998. The impact of small benthic passive suspension feeders in shallow marine ecosystems: the hydroids as an example. *Zoologische Verhandelingen*, 323(8): 99-105.
- Gili, J.M., & Hughes, R.G. 1995. The ecology of marine benthic hydroids. *Oceanography and Marine Biology: an annual review*, 33: 351-426.
- González-Duarte, M.M., Megina, C., and Subida, M.D. 2020. Anti-herbivory protection by mutualism in marine ecosystems: The case of kelps and hydroids. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 235: 106578. doi:10.1016/j.ecss.2019.106578.
- González-Ortiz, V., Egea, L. G., Jiménez-Ramos, R., Moreno-Marín, F., Pérez-Lloréns, J. L., Bouma, T. J., & Brun, F. G. 2014. Interactions between seagrass complexity, hydrodynamic flow and biomixing alter food availability for associated filter-feeding organisms. *PLoS One*, 9(8): e104949.
- Gravier, N. 1970. Étude des hydraires epiphytes des phanérogames marines de la région de Tulear (sud-ouest de Madagascar). *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 10(suppl): 111-161.
- Heck Jr, K.L., Wetstone, G.S. 1977. Habitat complexity and invertebrate species richness and abundance in tropical seagrass meadows. *Journal of Biogeography*, 4(2):135-142. doi:10.2307/3038158.

- Heck Jr, K. L.; Orth, R. J. 2007. Predation in seagrass beds. pp. 537-550. In: Seagrasses: biology, Ecology and conservation. Springer, Dordrecht.
- Hemminga, M.A., Marbà, N., and Stapel, J. 1999. Leaf nutrient resorption, leaf lifespan and the retention of nutrients in seagrass systems. *Aquatic Botany*, 65: 141-158. doi:10.1016/S0304-3770(99)00037-6.
- Hughes, R.G., Garcia-Rubies, A., & Gili, J.M. 1991a. The growth and degeneration of the hydroid *Sertularia perpusilla*, an obligate epiphyte of leaves of the seagrass *Posidonia oceanica*. *Hydrobiologia*, 216/217: 211-214. doi:10.1007/BF00026464.
- Hughes, R.G., Johnson, S., & Smith, I. D. 1991b. The growth patterns of some hydroids that are obligate epiphytes of seagrass leaves. *Hydrobiologia*, 216/217: 205-210. doi:10.1007/BF00026463.
- Jaubet, M.L., & Genzano, G.N. 2011. Seasonality and reproductive periods of the hydroid *Clytia gracilis* in temperate littoral ecosystems: Is asexual reproduction the prime mechanism in maintaining populations? *Marine Biology Research* 7(8): 804-811. doi:10.1080/17451000.2011.578650.
- Kaehler, S., & Hughes, R.G. 1992. The distribution and growth patterns of three epiphytic hydroids on the Caribbean seagrass *Thalassia testudinum*. *Bulletin of Marine Science*, 51: 329-336.
- Kozak, E. R., Franco-Gordo, C., Suárez-Morales, E., & Palomares-García, R. 2014. Seasonal and interannual variability of the calanoid copepod community structure in shelf waters of the Eastern Tropical Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 507, 95-110.
- Laborel-Denguen, F. 1963. Nota preliminar sobre a ecologia das pradarias das fanerógamas marinhas nas costas dos Estados de Pernambuco e da Paraíba. *Trabalhos do Instituto de Biologia Marítima e Oceanografia*, 3(1): 39-50. doi:10.5914/tropocean.v3i1.2481.
- Little, C., Trowbridge, C. D., Pilling, G. M., Cottrell, D. M., Plowman, C. Q., Stirling, P., & Williams, G. A. 2018. Long-term fluctuations in epibiotic bryozoan and hydroid abundances in an Irish sea lough. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 210: 142-152.
- Llobet, I., Gili, J.M., & Hughes, R.G. 1991a. Horizontal, vertical and seasonal distributions of epiphytic hydrozoa on the alga *Halimeda tuna* in the Northwestern Mediterranean Sea. *Marine Biology*, 110: 151-159. doi:10.1007/BF01313102.

- Llobet, I., Coma, R., Zabala, M., Gili, J.M., & Hughes, R.G. 1991b. The population dynamics of *Orthopyxis crenata* (Hartlaub, 1901) (Cnidaria, Hydrozoa), an epiphyte of *Halimeda tuna* in the northwestern Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 150: 283-292. doi:10.1016/0022-0981(91)90072-5.
- Marques, L. V., & Creed, J. C. 2008. Biologia e ecologia das fanerógamas marinhas do Brasil. *Oecologia Brasiliensis*, 12(2): 315-331.
- Mayal, E. M. 1983. Distribuição de hidroides (Hydrozoa, Thecata) na costa do estado de Pernambuco, Brasil. *Boletim de Zoologia*, 6(6): 1-14.
- Mayal, E.M. 1981. Recruitament of colonies of *Campanularia marginata* (Allman, 1888) (Hydrozoa, Hydroida). *Trabalhos Oceanográficos da UFPE*, 16(1): 23-64. doi:10.5914/tropocean.v16i1.2592.
- Mendoza-Becerril, M. A.; Simões, N.; Genzano, G. N. 2018. Benthic hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) from Alacranes Reef, Gulf of Mexico, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 94(1): 125-142. doi:10.5343/bms.2017.1072
- Mendoza-Becerril, M.A., Serviere-Zaragoza, E., Mazariegos-Villarreal, A., Rivera-Perez, C., Calder, D.R., Vázquez-Delfín, E.F., Freile-Pelegrín, Y., Agüero, J., and Robledo, D. 2020. Epibiont hydroids on beachcast *Sargassum* in the Mexican Caribbean. *PeerJ*, 8: e9795. doi:10.7717/peerj.9795.
- Menegotto, A., & Rangel, T. F. 2018. Mapping knowledge gaps in marine diversity reveals a latitudinal gradient of missing species richness. *Nature communications*, 9(1): 1-6.
- Migotto, A.E. 1996. Benthic shallow-water hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) of the coast of São Sebastião, Brazil, including a checklist of Brazilian hydroids. *Zoologische Verhandelingen*, 306: 1-125.
- Migotto, A.E., Marques, A.C., and Flynn, M.N. 2001. Seasonal recruitment of hydroids (Cnidaria) on experimental panels in the São Sebastião channel, Southeastern Brazil. *Bulletin of Marine Science*, 68(2): 287-298.
- Nishihira, M. 1973. Ecological distribution of epiphytic Hydrozoa with special reference to *Sertularella miurensis*. *Publications of Seto Marine Biological Laboratory*, 20: 401-418. doi:10.5134/175768.

- Nogueira Júnior, M., & Brandini, F. P. 2018. Community structure and spatiotemporal dynamics of the zooplankton in the South Brazilian Bight: a review. *Plankton Ecology of the Southwestern Atlantic*, 149-170.
- Nogueira Júnior, M., do Nascimento, L. S., Maciel, P. V., Tilbert, S., & Oliveira, L. D. 2018. Diversity, species composition and assemblage dynamics of estuarine gelatinous and semi-gelatinous zooplankton from Brazil. pp. 375-412. In: Hoffmeyer, M. S., Sabatini, M. E. Brandini, F. P., Calliari, D. L., & Santinelli, N. H. *Plankton Ecology of the Southwestern Atlantic*. Springer, Cham.
- Nordlund, L.M., Koch, E.W., Barbier, E. B., and Creed, J.C. 2016. Seagrass ecosystem services and their variability across genera and geographical regions. *PLoS One*, 11(10): e0163091. doi:10.1371/journal.pone.0163091.
- Oliveira, O.M.P. et al. 2016. Census of Cnidaria (Medusozoa) and Ctenophora from South American marine waters. *Zootaxa*, 4194(1): 1-256. doi:10.11646/zootaxa.4194.1.1.
- Oliveira, O.M.P., & Marques, A.C. 2007. Epiphytic hydroids (Hydrozoa: Anthoathecata and Leptothecata) of the world. *Check List*, 3: 21–38. doi:10.15560/3.1.21.
- Oliveira, O.M.P., & Marques, A.C. 2011. Global and local patterns in the use of macrophytes as substrata by hydroids (Hydrozoa: Anthoathecata and Leptothecata). *Marine Biology Research*, 7: 786-795. doi:10.1080/17451000.2011.578647.
- Omori, M., & Vervoort, W. 1986. Observations on a living specimen of the giant hydroid *Branchiocerianthus imperator*. *Zoologische Mededelingen*, 60(16), 257-261.
- Orejas, C., Rossi, S., Peralba, A., García, E., Gili, J.M., and Lippert, H. 2013. Feeding ecology and trophic impact of the hydroid *Obelia dichotoma* in the Kongsfjorden (Spitsbergen, Arctic). *Polar biology*, 36(1): 61-72.
- Paula, A. F., Figueiredo, M. D. O., & Creed, J. C. 2003. Structure of the macroalgal community associated with the seagrass *Halodule wrightii* Ascherson in the Abrolhos Marine National Park, Brazil.
- Piazzi, L., Balata, D., & Ceccherelli, G. 2016. Epiphyte assemblages of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*: an overview. *Marine Ecology*, 37(1): 3-41.
- Puce, S., Bavestrello, G., Di Camillo, C. G., & Boero, F. 2009. Long-term changes in hydroid (Cnidaria, Hydrozoa) assemblages: effect of Mediterranean warming?. *Marine Ecology*, 30(3), 313-326.

- Reyes, J., and Sánson, M. 1997. Temporal distribution and reproductive phenology of the epiphytes on *Cymodocea nodosa* leaves in the Canary Islands. *Botanica Marina*, 40: 193-201. doi:10.1515/botm.1997.40.1-6.193.
- Rivera-Guzmán, N. E., Moreno-Casasola, P., Espinosa, E. C., Ruiz, A. E. L., Vega, C. M., Peralta-Peláez, L. A., & Aguayo, K. V. S. 2017. The Biological Flora of Coastal Dunes and Wetlands: *Halodule wrightii* Ascherson. *Journal of Coastal Research*, 33(4): 938-948.
- Rodrigues, F. M.; Marin, A. K. V.; Rebelo, V. A.; Marmontel, M.; Borges, J. C. G.; Vergara-Parente, J. E.; Miyagi, E. S. 2021. Nutritional composition of food items consumed by antillean manatees (*Trichechus manatus manatus*) along the coast of Paraíba, Northeastern Brazil. *Aquatic Botany*, 168: 103324.
- Rossi, S., Bramanti, L., Broglio E., and Gili, J.M. 2012. Trophic impact of long-lived species indicated by population dynamics in the short-lived hydrozoan *Eudendrium racemosum*. *Marine Ecology Progress Series*, 467: 97-111. doi:10.3354/meps09848.
- Rovellini, A., Dunn, M. R., Fulton, E. A., Woods, L., Jompa, J., Haris, A., & Bell, J. J. (2021). Interannual variability and decadal stability of benthic organisms on an Indonesian coral reef. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1-11.
- StatSoft, Inc. 2014. STATISTICA (data analysis software system), version 12. www.statsoft.com.
- Tilbert, S., de Castro, F. J., Tavares, G., & Júnior, M. N. 2019. Spatial variation of meiofaunal tardigrades in a small tropical estuary (~6°S; Brazil). *Marine and Freshwater Research*, 70(8): 1094-1104.
- Trautman, D.A., and Borowitzka, M.A. 1999. Distribution of the epiphytic organisms on *Posidonia australis* and *P. sinuosa*, two seagrasses with differing leaf morphology. *Marine Ecology Progress Series*, 179: 215-229. doi:10.3354/meps179215.
- Vannucci, M., 1963. On the ecology of Brazilian Medusae at 25° lat. S — Bolm Inst, oceanogr. S. Paulo 13(1): 143-184.
- Watson, J. E. 1990. Studies on Australian hydroids: the genus *Eudendrium* and the fauna of the seagrass *Amphibolis*. Doctoral dissertation, Deakin University.
- Watson, J.E. 1992. The hydroid community of *Amphibolis* seagrasses in the south-eastern and south-western Australia. In: Bouillon, J., Boero, F., Cicogna, F., Gili, J.M., & Hughes, R.G. (eds.). *Aspects of hydrozoan biology*. *Scientia Marina*, 56(2-3): 217-227.

- Whitfield, A.K. 2017. The role of seagrass meadows, mangrove forests, salt marshes and reed beds as nursery areas and food sources for fishes in estuaries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 27: 75-110. doi:10.1007/s11160-016-9454-x.
- Yilmaz, I.N., Martell, L., and Topçu, N.E. 2020. Benthic hydrozoan assemblages as potential indicators of environmental health in a Mediterranean Marine protected area. *Mediterranean Marine Science*, [S.I.]. doi:10.12681/mms.20593
- Zhang, Z. Q. (Ed). 2011. *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. Magnolia Press, Auckland.
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5. ed. Upsaddler Road, Prentice Hall.