

## **OECOLOGIA BRASILIENSIS**

Barreto, C.C. 1999. Heterogeneidade espacial do habitat e diversidade específica: implicações ecológicas e métodos de mensuração. pp. 121-153. In Silva, S.H.G. & Lavrado, H.P. (eds). *Ecologia dos Ambientes Costeiros do Estado do Rio de Janeiro*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VII. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

---

# **HETEROGENEIDADE ESPACIAL DO HABITAT E DIVERSIDADE ESPECÍFICA: IMPLICAÇÕES ECOLÓGICAS E MÉTODOS DE MENSURAÇÃO**

BARRETO, C.C.

## **Resumo**

A importância da heterogeneidade espacial do habitat na estruturação das comunidades associadas vem sendo cada vez mais amplamente reconhecida e discutida na literatura. A maioria dos estudos estabelece relações positivas entre heterogeneidade do habitat e diversidade específica, devido à maior disponibilidade de refúgios e outros recursos em sistemas heterogêneos que reduzem as perdas catastróficas para os competidores, predadores e estresse ambiental, e pela percepção e utilização diferenciada do microhabitat por organismos de diferentes classes de tamanho. Este estudo de revisão discute os mecanismos que estabelecem relações entre heterogeneidade de habitat e biodiversidade, bem como analisa sinteticamente algumas das medidas de complexidade mais recentemente utilizadas e que consideram aspectos realmente intrínsecos à heterogeneidade espacial do habitat.

Palavras-chave: heterogeneidade de habitat; diversidade específica; índice de complexidade.

## **Abstract**

### **“Habitat spatial heterogeneity and species diversity: ecological implications and measurement methods**

The role of habitat heterogeneity in structuring the associated communities is now largely recognized. A major number of studies positively relates habitat heterogeneity and species diversity. Such a result is usually attributed to a greater availability of resources in complex systems which reduces the catastrophic losses to competitors, predators and environmental stress. Also, a differential perception and utilization of microhabitat by organisms of different size classes, has been considered. This revision manuscript discusses the mechanisms linking habitat heterogeneity and biodiversity as well as briefly analyzes some of the complexity measures more recently adopted which takes into consideration intrinsic aspects of spatial heterogeneity.

Key-words: habitat heterogeneity; species diversity; complexity index.

## Aspectos Ecológicos da Heterogeneidade do Habitat

O habitat, fisicamente, é tão importante na estruturação das comunidades de organismos associados que um número cada vez maior de pesquisadores tem voltado sua atenção para o estudo de sua estrutura em si (Jacobi, 1992) e da sua relevância como mediador dos diversos processos ecológicos ocorrendo nos sistemas aquáticos e/ou terrestres. Frequentemente, o habitat influencia os padrões de distribuição espacial dos organismos e pode estar provido de estruturas físicas como fendas e buracos ou de estruturas biogênicas, como carapaças de cracas ou apressórios e talos de algas (Crowe, 1996). Diferentes estruturas muitas vezes determinam variações no recrutamento larvar e na mortalidade diferenciada, em cada substrato, a partir do estabelecimento das populações juvenis.

No caso de substratos naturais vivos, (algas, corais, esponjas, bancos de mexilhão, entre outros), comumente encontrados no ambiente marinho, a configuração espacial dos organismos tem uma função na comunidade bentônica que é independente das funções biológicas próprias da espécie (Jacobi, 1992). Um banco de mexilhões, por exemplo, é considerado um habitat, aumentando o estabelecimento de associações de outros organismos, embora constituam uma comunidade, eles mesmos (Alvarado & Castilla, 1996). Tanto o recrutamento quanto a abundância de indivíduos não resultam do substrato ser uma entidade viva, mas sim das condições ambientais que propicia (Myers & Southgate, 1980; Dean, 1981; Thistle *et al.*, 1984). Um grande número de estudos demonstra que a maioria das espécies de invertebrados marinhos habitando estruturas biológicas respondem, em geral, estritamente aos aspectos físicos do substrato (Dean & Connell, 1987).

Evidentemente, substratos constituídos por organismos vivos caracterizam-se por serem dinâmicos; temporal e espacialmente variáveis. As espécies diferem em longevidade e, portanto, a estabilidade do habitat e a disponibilidade de refúgios também flutuam ao longo do tempo (Iribarne, 1996). Os organismos crescem, são predados total ou parcialmente, podem modificar sua arquitetura em função de fatores abióticos ou de pressões competitivas, e podem desaparecer do local de fixação por deslocamento ou morte. A natureza transitória das suas características espaciais dificulta as pesquisas voltadas exclusivamente a acompanhar o seu papel estrutural (Jacobi, 1992).

Embora seus efeitos facilitadores há muito sejam mencionados na literatura, os organismos responsáveis pela geração de diferenciações físicas no ambiente apenas recentemente foram denominados de Engenheiros Físicos de Ecossistemas ou Espécies Engenheiras (Lawton & Jones, 1995; Jones *et al.*, 1997) e sua importância como estruturadores de comunidades, junto à fatores como a predação e a competição, vem sendo cada vez mais amplamente reconhecida e discutida. A mera presença de tais estruturas físicas, seu crescimento e substituição contínuos, e sua

persistência por longos períodos temporais (incluindo o tempo evolutivo) podem refletir o favorecimento da seleção natural pela evolução de fenótipos engenheiros em ambientes extremos sujeitos, por exemplo, à intensa ação das ondas, altas temperaturas e dessecação, como meio de aumentar a sobrevivência com consequências óbvias para os demais *taxa* co-habitantes, mas não necessariamente engenheiros (Jones *et al.*, 1997).

O conceito de heterogeneidade espacial refere-se, de um modo bastante amplo, à distribuição de um dado recurso em um ambiente determinado (Jacobi, 1992). É comum encontrar na literatura estudos que descrevem diferentes aspectos desta heterogeneidade e terminologias como heterogeneidade de habitat, heterogeneidade estrutural, complexidade estrutural, mosaico e fragmentação de habitats são amplamente empregadas (Jacobi, 1992). Independente da denominação utilizada, a maioria dos estudos leva em consideração dois aspectos da estrutura do habitat: o material de que é feito e a diversidade e/ou abundância de microhabitats (McGuinness & Underwood, 1986). Esta última característica é decorrente dos componentes espaciais (quantidade de espaço) e estruturais (forma) do substrato (Hacker & Steneck, 1990).

As pesquisas ligadas à complexidade morfológica discutem preferencialmente a relação positiva entre esta e a diversidade de espécies. Habitats complexos de ambientes marinhos sustentam maior número de espécies do que habitats mais simples, mesmo que ambos pertençam a áreas adjacentes com igual *potencial de diversidade*. Isso significa que, sendo o estoque de larvas e de adultos vágeis equivalentes em ambos os habitats, as probabilidades de fixação, de sobrevivência, ou ambas, são diferentes (Jacobi, 1992). No entanto, é difícil entender quais forças seletivas estão determinando a diversidade de organismos em um habitat, especialmente quando estas são extremamente variáveis e intimamente correlacionadas, ocasionando efeitos indiretos e de difícil detecção.

De um modo geral, a alta diversidade específica é atribuída à maior disponibilidade de refúgios e outros recursos que reduzem as perdas catastróficas para os competidores, predadores e eventos de perturbações físicas. Se um organismo não puder eliminar ou reduzir significativamente a mortalidade no tempo (refúgio temporal), então um refúgio espacial pode prover o indivíduo com sua única chance de sobrevivência (Walters & Wethey, 1996). Além desses aspectos, uma abordagem relacionando a percepção e utilização do habitat pelos organismos em diferentes escalas também deve ser considerada. Nas sessões subsequentes, buscamos analisar cada um desses componentes isoladamente, numa tentativa de se discutir os mecanismos que estabelecem relações entre heterogeneidade de habitat e diversidade. Uma discussão compartimentalizada é, no entanto, extremamente arriscada, no sentido de que tais componentes são enormemente permeáveis entre si e seus efeitos de difícil separação.

## Espaço Disponível

Estruturas mais complexas podem suportar populações maiores e mais diversas simplesmente porquê apresentam maior área para o assentamento e, conseqüentemente, maiores taxas de colonização (Jacobi & Langevin, 1996). Uma maior quantidade de espaço habitável aumenta a probabilidade de que mais indivíduos e espécies estejam presentes.

Além disso, censos repetidos de comunidades associadas à estruturas pequenas (menor espaço) apresentam uma considerável variação temporal enquanto os de estruturas grandes revelam uma considerável persistência. Tal fato leva à hipótese de que comunidades grandes são altamente ordenadas, podendo atingir um estágio climáxico de maior abundância/diversidade, enquanto comunidades pequenas sejam altamente aleatórias (Clarke, 1988). Existe, no entanto, pouco consenso quanto ao que seja muita e pouca variabilidade.

Embora substratos complexos possuam maior superfície relativa ao seu volume e, portanto, uma maior área disponível como habitat, este componente espacial do substrato não implica necessariamente em uma maior densidade de indivíduos ou uma maior diversidade específica. Algumas macroalgas laminares (e.g. **Ulva**) apresentam uma grande superfície relativa, mas o componente estrutural do habitat oferece menor diversidade do que outras algas, mesmo considerando-se uma menor relação superfície-volume. Em uma grande quantidade de estudos, no entanto, esta relação é amplamente utilizada como medida de heterogeneidade espacial.

## Competição

Fatores como a estrutura do habitat levam a diferenças potenciais nas pressões de seleção e podem alterar substancialmente as interações competitiva e de predação entre as espécies. A teoria diz que uma maior complexidade estrutural resulta em um maior número de recursos distintos, o que permite a coexistência de mais espécies em uma dada área (e.g. MacArthur, 1972; Whittaker, 1975), e a manutenção de um equilíbrio dinâmico na competição interespecífica, fazendo com que as espécies ocupem papéis únicos e bem definidos na comunidade (Clarke, 1988; Diehl, 1992). O maior problema é que tais recursos distintos são difíceis de serem detectados independentemente das espécies, sem que o argumento se torne circular (quanto mais espécies, mais recursos), reforçando o fato de que cada ambiente, isoladamente, apresenta características particulares no que se refere ao conjunto de demandas ecológicas dos diferentes organismos associados.

As relações hierárquicas existentes entre os competidores (i.e., espécies competitivamente superiores à outras) podem ser mediadas pela estrutura do habitat e as respostas esperadas em comunidades de presas multiespecíficas à intensidade

de fatores como a predação, por exemplo, podem ser extremamente variadas (Hixon, 1986). Nesse sentido, tanto uma suposta resposta positiva da diversidade de presas à intensidade de predação sobre um competidor superior quanto uma resposta presumivelmente negativa em relação à predação preferencial sobre presas subordinadas ou não competitivas, podem não ser consonantes com ambientes espacialmente heterogêneos. Refúgios de presas e/ou ambientes em manchas estabilizam as interações predador-presa e facilitam a coexistência de competidores que, de outra forma, seriam incompatíveis (Diehl, 1992) e modificando os modelos previstos na literatura.

Uma única mancha de alta complexidade em um ambiente não complexo parece ser mais vantajosa do que um ambiente todo caracterizado por baixa complexidade. O tamanho da mancha é crítico para a manutenção da diversidade, pelo menos em habitats de baixa complexidade, porquê uma mancha maior oferece mais refúgio que várias pequenas, abrigam um maior número de indivíduos, sem o problema da competição por espaço (Mattila, 1992). Além disso, manchas maiores são provavelmente mais facilmente encontradas pelos organismos (*vide Escalas geológicas*).

### Predação

Em sistemas aquáticos, a predação pode moldar características da presa tais como a morfologia, fisiologia, comportamento e ciclo de vida (Mattingly & Butler, 1994) e se constitui em uma das maiores forças seletivas atuando sobre as populações, pelo seu efeito direto na sobrevivência local e porquê favorece o desenvolvimento de defesas anti-predadores (Sih, 1985; 1987). Mecanismos de defesa podem ser adotados anterior ou posteriormente ao encontro com o predador. O escape, por exemplo, é um mecanismo exibido em seguida do encontro e diminui a probabilidade da presa ser consumida. Por outro lado, evitar o predador é uma estratégia anterior ao encontro e diminui a probabilidade da presa ser detectada. A utilização de refúgios disponíveis em habitats heterogêneos tornam as presas menos vulneráveis do ponto de vista visual e químico (os odores originados das presas tornam-se difusos em meio à turbulência de um ambiente complexo) (Weissburg & Zimmer-Faust, 1993). Portanto, a seleção do habitat é frequentemente o mecanismo proximal que produz diferenças na abundância e diversidade da epifauna associada aos diferentes substratos (Lewer, 1985; Hacker & Steneck, 1990), mas a predação parece ser a pressão de seleção definitiva para a escolha de um habitat mais seguro (Hay *et al.*, 1990; Iribarne, 1996).

Um alto nível de complexidade não afeta automaticamente a eficiência da predação. A presa deve ser capaz de, através de seu comportamento, tamanho, etc., utilizar os abrigos que um substrato complexo oferece (Pierce, 1988; Savino & Stein, 1989a). Presas sedentárias são mais frequentemente favorecidas pela maior comple-

xidade de habitat do que presas móveis, que se expõem mais facilmente (Stein & Magnuson, 1976; Savino & Stein, 1989b). Os efeitos da complexidade do habitat nas interações predador-presa são variáveis, dependendo da combinação de organismos (Mattila, 1992).

A maioria dos estudos discute a importância da heterogeneidade espacial no sentido de aumentar a sobrevivência das presas. A vegetação submersa, por exemplo, pode influenciar a eficiência do predador através da inibição do seu movimento ou reduzindo a detecção visual de suas presas (Stoner, 1980ab; Savino & Stein, 1982; Orth *et al.*, 1984). No entanto, altos níveis de complexidade estrutural podem facilitar a predação por predadores tocaieiros, oferecendo camuflagem e reduzindo a sua percepção visual pelas presas em potencial (Heck & Orth, 1980a; Cohen *et al.*, 1981; Howard & Koehn, 1985). A complexidade do habitat não parece afetar um predador tocaieiro da mesma maneira que afeta um perseguidor (Coen *et al.* 1981, James & Heck, 1994). Inclusive, estratégias de busca ou de perseguição podem ser apenas comportamentos de um mesmo tipo de peixe por exemplo, em resposta às condições ambientais. A plasticidade comportamental parece ser vantajosa tanto para o predador quanto para a presa e deve ser considerada quando da comparação entre estudos de predação (James & Heck, 1994).

Coul & Wells (1983) sugerem a existência do que foi denominado um limiar de complexidade de substrato, abaixo da qual as taxas de predação não são afetadas pelas variações na complexidade do habitat e acima do qual as taxas de predação são marcadamente modificadas. Em alguns casos, tal limiar pode ter sido sugerido em decorrência de resultados obtidos a partir de tratamentos experimentais que são muito amplamente separados em termos dos níveis de complexidade do habitat considerados ou onde o poder dos testes estatísticos fosse muito baixa para diferenciar tratamentos similares. (Nelson & Bondsdorff, 1990; Matilla, 1992). Nelson & Bondsdorff (1990), no entanto, encontraram uma relação linear entre a complexidade do habitat e a eficiência de predação em um estudo cujos tratamentos experimentais envolveram uma evolução gradativa nos níveis de complexidade considerados. Há casos em que um limiar pode realmente existir, como quando a estrutura do habitat influencia e gera uma mudança no comportamento do predador (e.g. predadores de busca em habitats simples que se tornam predadores de tocaia em habitats complexos). O mesmo deve-se considerar em relação à presas cujas mudanças de comportamento altera sua susceptibilidade à predação.

A utilização de habitats que minimizam o risco de predação frequentemente colocam as presas em condições favoráveis à sua sobrevivência mas limita as oportunidades de alimentação, por exemplo, deixando-os em condições onde a quantidade ou qualidade de alimento é reduzida (Werner, 1988; Lima & Dill, 1990). Portanto, na seleção do habitat, as presas se confrontam com uma relação custo-benefício entre as oportunidades de sobrevivência e crescimento (Werner *et al.*, 1993; Werner & Hall, 1988; Ambrose & Irlandi, 1992; Arsenault & Himmelman, 1996).

## Recurso alimentar

Muitos estudos sobre os efeitos da complexidade da vegetação aquática sobre a abundância e diversidade da macrofauna e de peixes associados (e.g. Lewis, 1987) têm mostrado que uma maior complexidade de habitat implica em um aumento da disponibilidade de alimento porquê aumenta a produção de presas (devido à menor predação e menor competição; vide *Competição/Predação*) e a retenção de matéria orgânica (Iribarne, 1996; vide *Estresse físico*).

Além disso, em alguns casos, substratos (e.g. algas) mais complexos suportam uma maior epibiota devido à maior superfície disponível (D'Antonio, 1985) e já que, para muitos organismos (e.g. anfípodos), a epibiota é uma fonte direta de alimento (Brenner *et al.* 1976), a abundância e distribuição desses organismos sobre o substrato pode ser afetada pela distribuição do alimento. Também as características dos diferentes substratos podem variar fisicamente e quimicamente e, apesar de muitas espécies não se alimentarem diretamente do substrato ao qual estão associadas, algumas o fazem. Tais variações podem causar manchas na quantidade e qualidade do recurso alimentar disponível (Russo, 1990).

Tal como mencionado na sessão anterior, a presença de predadores frequentemente restringe as presas aquáticas à refúgios que oferecem maior proteção mas que podem ser de pequeno valor para o forrageamento (e.g. Werner *et al.*, 1983; Mattingly & Butler, 1994). A existência de um efeito limiar na influência da estrutura do habitat, tal como sugerido por Coulls & Wells (1983) faria com que apenas pequenas mudanças na estrutura dos substratos (e.g. macrovegetação) sejam necessárias para diminuir drasticamente a eficiência de forrageamento (Isaksson *et al.* 1994). A longo prazo, tais mudanças podem conduzir a um efeito cascata envolvendo muitas espécies e alterar assim as interações tróficas, ocasionando mudanças dramáticas na estrutura das populações.

## Estresse físico

Presumivelmente, a capacidade inerente a um organismo de detectar algumas características (biológicas, químicas ou físicas) do substrato determina o local preciso de assentamento da maioria das espécies encontradas e eventualmente a estrutura da comunidade inicial (Bourget *et al.*, 1990). A complexidade topográfica de um substrato é uma característica física particularmente importante na região entre-marés onde os rigores da ação mecânica das ondas e a dessecação são intensos (Jacobi & Langevin, 1996). Um substrato mais complexo favorece a manutenção de um microambiente mais ameno, com maior umidade durante a maré baixa e menores temperaturas. Substratos mais simples apresentariam maior mortalidade (e menor abundância/diversidade) em função de variações mais marcantes em fatores ambientais como esses.

O impacto das ondas é um importante fator influenciando a distribuição espacial e temporal dos organismos, constituindo-se em um estresse físico extremamente significativo, em especial em substratos que oferecem poucos refúgios. Os indivíduos deslocados podem ser carregados para outros habitats ou serem mortos. De uma forma geral, os juvenis estão mais sujeitos aos efeitos mecânicos da ação das ondas. Sendo assim, quanto maior o impacto, provavelmente um menor tamanho crítico (além do qual a mortalidade aumenta) deve ser esperado, resultando em um tamanho médio de adultos menor em estruturas geometricamente mais simples, quando comparado a substratos mais complexos (Alvarado & Castilla, 1996). Além da ação direta das ondas, o transporte passivo pelo movimento da água também deve ser considerado. Habitats geometricamente mais complexos provavelmente apresentam velocidades de circulação de água mais baixas no interior de sua estrutura (os indivíduos têm menor probabilidade de serem deslocados e retirados de locais onde a velocidade de circulação da água é menor). Uma vez que as partículas transportadas são mais frequentemente depositadas em locais de menor velocidade da água, estruturas mais complexas reterão mais indivíduos (e matéria orgânica) também pelo transporte passivo pelas correntes.

### Evasão

Para muitas espécies uma associação com o microhabitat restringe severamente seus padrões de movimento, embora para outras não (Crowe, 1996). Alguns gastrópodes (*Siphonaria thersites* e *Arianta arbustorum*) raramente saem dos microhabitats aos quais estão associados (Branch, 1988; Baur & Baur, 1993; respectivamente). Por outro lado, anfípodos que vivem nos talos de gramíneas marinhas estão inegavelmente associados às plantas, mas migram para o plâncton à noite e movem-se livremente entre os bancos (Virstein & Curran, 1986; Edgar, 1992). Fazendo uso de uma terminologia empregada na ecologia de paisagens (Stamps *et al.*, 1987; Wiens, 1992), a fronteira entre a gramínea e o ambiente pelágico ao redor é *permeável* aos anfípodos. A permeabilidade de uma fronteira não pode ser descrita sem se fazer referência ao organismo que a encontra (Crowe, 1996).

O nível de restrição dos movimentos em relação ao microhabitat pode afetar diretamente aspectos da ecologia da própria espécie (Crowe, 1996). Mudanças nas distribuições etárias ou de abundância em populações locais de animais vágéis podem ser devidas à sobrevivência e recrutamento diferenciados e, muitas vezes, à movimentação (Crowe, 1996). A movimentação de gastrópodes da região entre-marés, por exemplo, pode ser afetada por aspectos não biológicos dos substratos (poças, fendas, depressões, tipo de costa - granito, basalto), tal como descrito para *Nodilittorina pyramidalis*, por Chapman & Underwood, (1994). *Nodilittorina* é restrita à áreas de topografia complexa e raramente se move através de manchas de rocha lisa existentes entre seus microhabitats. Sendo assim, populações em man-



chas de topografia complexa separadas apenas por alguns metros podem ser muito distintas umas das outras, no que se refere à composição específica, distribuição etária, dentre outros aspectos, em função da mobilidade de seus habitantes.

As menores taxas de migração observadas em habitats mais complexos podem ser devidas a uma maior disponibilidade de alimento nestes substratos do que naqueles estruturalmente mais simples (vide *Recurso Alimentar*), tornando-os mais adequados à permanência das espécies associadas. Frequentemente, os substratos estão espacialmente distribuídos sob a forma de manchas isoladas entre si por distâncias variadas. Muitas vezes, tais distâncias representam uma área significativamente grande de substrato inadequado até que encontrassem uma outra mancha equivalente àquela de origem. Finalmente, há uma maior probabilidade de mortalidade de organismos (e.g. gastrópodes) que deixam os substratos mais complexos devido ao maior estresse físico (maior temperatura, menor umidade; vide *Estresse físico*) e maior risco de predação (vide *Predação*) a que se submetem quando atingem ambientes mais simples.

### Escalas ecológicas

Claramente, a distinção entre habitat e microhabitat é puramente uma questão de escala: um microhabitat em uma escala pode ser percebido como habitat em outra (McGuinness & Underwood, 1986). O uso diferenciado do microhabitat por diferentes classes de tamanho de uma espécie é muito comum entre os invertebrados marinhos (e.g. Branch, 1975a; Carefoot, 1979; Shepherd, 1986; Worthington & Fairweather, 1989). As escalas ecológicas representam os níveis de organização percebidos pelos *observadores* de sistemas comportando organismos de diferentes classes de tamanho, cada qual com um papel ecológico e todos interagindo entre si (Bourget *et al.*, 1994). Nesse sentido, padrões de estrutura da comunidade podem surgir em uma escala de heterogeneidade (e.g., decímetros) e não estar presentes em algumas escalas de observação (e.g., metros) (Bourget *et al.*, 1994).

A taxa de assentamento de um organismo depende tanto da probabilidade de localização de um substrato adequado quanto da sua posterior sobrevivência, uma vez encontrado. Encontrar um substrato é função do seu tamanho relativo ao do organismo (Jacobi & Langevin, 1996) e a qualidade de um refúgio é dependente desta relação e da susceptibilidade do indivíduo à mortalidade em um dado momento no tempo. No momento do assentamento, por exemplo, as dimensões das formas larvares são frequentemente pequenas em relação às dimensões de muitos refúgios possíveis e a sobrevivência durante esta fase vulnerável presumivelmente aumenta nessas localidades. A sobrevivência posterior ao assentamento vai depender, no entanto, desses substratos continuarem a oferecer refúgios aos adultos de maior tamanho.

A distribuição espacial diferenciada entre adultos e juvenis pode refletir uma exclusão competitiva devida a um maior aproveitamento de um dado recurso por uma classe etária (e de tamanho) do que por outra (Crowe, 1996). No caso de alguns pequenos gastrópodes, a menor rádula é mais eficiente na remoção de microalgas de buracos no substrato (Keough, 1994 *apud* Crowe, 1996) e pulsos de recrutamento podem estar associados à mortalidade dos adultos (Fletcher, 1988). Por outro lado, algumas fronteiras naturais serão, muitas vezes, permeáveis aos adultos, mas não aos juvenis (e.g. Crowe, 1996). Conforme o animal cresce, as dimensões relativas mudam em função da forma de crescimento e dos hábitos dos indivíduos (Walters & Wethey, 1996). Indivíduos menores de muitas espécies de gastrópodes sofrem maior perda de água que os maiores em determinadas condições ambientais, por apresentarem uma maior superfície relativa ao volume, aumentando as taxas de troca com o meio (ver também Chow, 1975 e Chen & Richardson, 1987). Portanto, é provável que os menores estejam em habitats que proporcionam maior proteção contra o estresse térmico (Crowe, 1996). Quando as taxas de crescimento e mortalidade específicas do habitat variam com o tamanho das presas, estas geralmente mudam de habitat ao longo do seu desenvolvimento, para otimizar a relação sobrevivência x crescimento (vide *Recurso alimentar*) (Werner, 1988; Arsenault & Himmelman, 1996).

Em um modelo cascata, proposto por Cohen & Newman (1985) e Lawton (1989), as espécies são ordenadas em uma hierarquia (e.g. baseadas no tamanho do corpo; Warren & Lawton, 1987) na qual, uma dada espécie, é compelida a se alimentar de uma espécie abaixo dela. Uma hierarquia trófica baseada no tamanho do corpo parece uma suposição razoável em comunidades aquáticas, onde a maioria dos predadores tem o tamanho da mordida limitada (Zaret, 1980, Diehl, 1992). No entanto, há várias classes de tamanho abaixo do tamanho máximo disponível para um predador e muitos fatores podem determinar uma seleção diferenciada de presas, tais como susceptibilidade à predação, ganho energético, estratégias de predação e de fuga, dentre outros.

A relação entre o tamanho do indivíduo e a forma de um substrato (e.g. macroalga) pode determinar uma distribuição não aleatória dos animais, mediada pela predação seletiva (vide *Predação*) por tamanho. Predadores tenderiam a selecionar presas que não estão em conformidade, morfológicamente, com a arquitetura da planta à qual estão associados (Edgar, 1983b; Russo, 1990). Portanto, a utilização e a complexidade do habitat também podem mediar o impacto de um predador sobre sua presa (Mittelbach, 1986; Gilliam & Fraser, 1987; Schlosser, 1987; 1988) do ponto de vista da mortalidade dependente do tamanho (Mattingly & Butler, 1994), ocasionando mudanças significativas nas populações de presas e na composição específica das comunidades (Brooks & Dodson, 1965; Werner & Hall, 1974, Mattingly & Butler, 1994).

A seletividade de tamanho por peixes predadores visuais com preferência por itens maiores é atribuída à maior visibilidade de presas de maior tamanho (Crowder & Cooper, 1982; Mittelbach, 1988; Mattila, 1992, Isaksson *et al.*, 1994). Nem sempre este é o padrão observado. Há casos em que os predadores preferem presas menores provavelmente em função de características morfológicas (e.g. espinhos) que tornam o consumo de presas maiores mais difícil (em Nelson & Bondsdorff, 1990). Do ponto de vista do predador, a habilidade de manobra dentro de um habitat complexo (e.g. gramas marinhas) influencia a predação por diferentes classes de tamanho de peixes (Stoner, 1982; Ryer, 1987). Peixes menores se alimentam mais eficientemente que os maiores em altas densidades de gramas (não há barreiras para a sua locomoção) (Stoner, 1982; James & Heck, 1994).

### Descritores de Complexidade Física

Ao mesmo tempo em que é amplamente consensual o fato da heterogeneidade espacial exercer uma forte influência na estrutura das comunidades bentônicas associadas, os descritores dessa complexidade ainda geram muita controvérsia entre os pesquisadores. Isto porque substratos naturais, tais como as algas, bancos de mexilhão, corais e esponjas, são geometricamente muito irregulares, dificultando sua mensuração, além de existirem diferentes escalas e processos a serem investigados. Antes de tudo é importante definir que aspecto da heterogeneidade do habitat é importante para o processo estudado. É difícil imaginar uma medida que atenda a demandas tão diferentes. As técnicas para medir a complexidade de habitats marinhos são variadas e, até certo ponto, subjetivas.

A maioria dos estudos incorre em um equívoco ao considerar características estruturais que não resultam necessariamente em maior complexidade, como medidas de heterogeneidade do habitat (Dean & Connell, 1987a). Em alguns casos, aumentos na diversidade do microhabitat foram confundidos com aumentos na área superficial do substrato (Kohn & Leviten, 1976; Gilinsky, 1984) e um maior número de espécies pode ter sido resultado de uma maior quantidade de recurso espacial amostrando mais dos indivíduos disponíveis e conseqüentemente, das espécies (vide *Espaço disponível*) (McGuinness & Underwood, 1986). Para macroalgas, por exemplo, medidas comumente utilizadas são biomassa, volume, superfície relativa e, eventualmente, grau de ramificação. No entanto, todas estas medidas de complexidade (à exceção da última) são insatisfatórias no sentido de que não apresentam uma base matemática a partir da qual previsões possam ser feitas acerca do efeito da complexidade do habitat sobre as comunidades ou que permitam comparações com outros substratos. Tais medidas dependem da biomassa do substrato, que não apresenta relação direta com a noção de complexidade, e tão pouco incorporam a noção de variação conforme diferentes escalas de observação são consideradas (Gee & Warwick, 1994a).

Existe uma necessidade corrente de se quantificar a complexidade da topografia de forma que termos subjetivos como *homogêneo* e *heterogêneo* (Levings & Garrity, 1984) ou *simples* e *complexo* (Underwood & Chapman, 1985) sejam eliminados para uma maior precisão e um maior poder de comparação entre estudos voltados para a investigação dos efeitos do substrato na estrutura das comunidades associadas (Underwood & Chapman, 1989). Algumas das medidas mais recentemente utilizadas, e que representam aspectos realmente intrínsecos à complexidade topográfica do habitat, foram propostas por Underwood & Chapman (1989); Jacobi & Langevin (1996); Gee & Warwick (1994); e Sanson *et al.* (1995). Na sessão seguinte, passamos à uma descrição sintética e a uma breve discussão dos índices utilizados nestes estudos. Embora não tenham sido incluídos nesta discussão por não representarem uma medida de heterogeneidade, a utilização dos sistemas Lindenmayer (Garbary & Corbit, 1992) voltados para a modelagem da morfologia e ontogenia de substratos naturais (em particular macroalgas) constituem uma abordagem de grande potencial para aplicação em estudos futuros.

#### *O Índice de Complexidade Topográfica (Underwood & Chapman, 1989)*

Os autores fizeram uso de técnicas geomorfológicas para quantificar a complexidade do relevo vertical em um costão rochoso em escalas espaciais relativamente pequenas. Foi utilizado um índice topográfico, que varia de zero para uma superfície plana a um (1,0) para uma superfície altamente complexa, e que demonstrou de forma bem sucedida, que os padrões de dispersão de gastrópodes podem estar relacionados à complexidade topográfica das superfícies às quais estão associados.

A complexidade da topografia foi medida em quadrados de 50 x 50 cm. Em cada quadrado, muitas agulhas de igual comprimento foram colocadas verticalmente sobre o substrato, todas fixas a uma barra que se move (horizontalmente) ao longo do quadrado. O espaçamento entre as agulhas e entre as posições subsequentes da barra podem ser variados. As agulhas também movem-se, verticalmente, em relação à barra, assumindo então diferentes alturas segundo a variação do relevo e se constituindo em uma sequência de perfis que refletem a topografia local (Fig. 1). Em geral, cem leituras eram feitas em cada quadrado. O índice topográfico foi definido como a variância nos sentidos de vetores normais a todos os planos triangulares formados pela união de cada três agulhas adjacentes em uma superfície que representa a composição do total de perfis obtidos de um quadrado (Fig. 2). Tal instrumento é comumente utilizado na estimativa geomorfológica de relevos e mesmo, em menor escala, como instrumento de carpintaria. Para uma informação mais detalhada desta metodologia ver Hobson (1972).

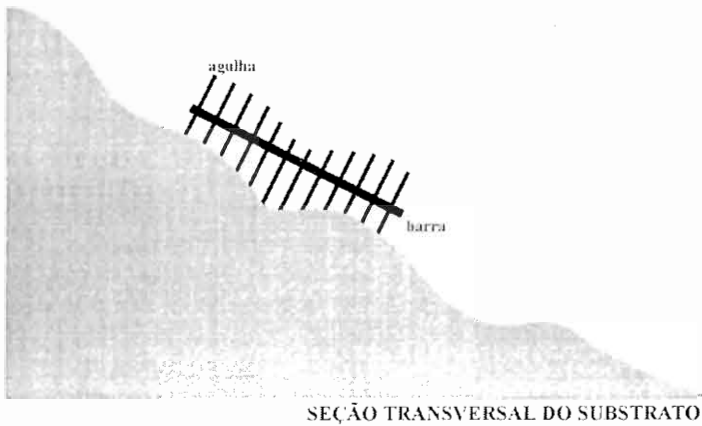


Figura 1 - Esquema representativo do instrumento geomorfológico utilizado para a obtenção de um perfil do relevo de um costão rochoso. A distância entre as agulhas e as posições subsequentes da barra pode ser ajustada. O esquema apresenta-se fora de escala, para melhor visualização.

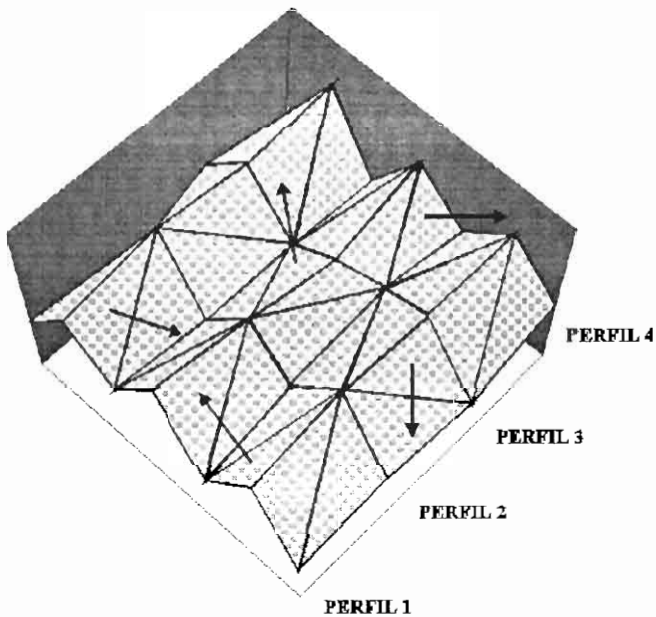


Figura 2 - Esquema representativo da superfície de um costão rochoso obtido a partir da seqüência de vários perfis. Originalmente, 100 perfis foram obtidos em cada área de 50,0 x 50,0 cm e a distância entre as agulhas era de 1,0 cm.

Os gastrópodes moveram-se mais em superfícies menos complexas, com menor índice topográfico, e a movimentação, em muitos casos, tendeu a ser em direção ao mar. Em superfícies mais complexas, os movimentos foram, de uma forma geral, erráticos ou, se direcionais, foram em qualquer direção. Houve uma relação negativa entre a distância percorrida pelos gastrópodes e o índice topográfico, reforçando a existência de uma menor dispersão (evasão) em substratos mais complexos. Não houve qualquer relação entre o índice topográfico e a densidade média de gastrópodes nos diferentes quadrados, o que, associado a uma maior movimentação em superfícies menos complexas, sugere que a renovação de indivíduos em populações locais deve ser negativamente correlacionado com o índice topográfico (i.e., maior renovação em superfícies mais simples).

Embora seja uma medida obtida de forma relativamente simples, uma vez de posse dos instrumentos adequados, a precisão da medida pode ser um fator limitante se os organismos de interesse apresentarem dimensões inferiores àquelas do espaçamento possível entre as agulhas e entre as posições subsequentes da barra. Tais intervalos podem ser grandes o suficiente para não incluírem variações topográficas de menor escala e relevantes para a estruturação de algumas comunidades de organismos associados àquele substrato. Apesar disso, o índice topográfico dos autores é adequado à mensuração de superfícies bidimensionais e deve ser considerado se este for o aspecto da complexidade relevante aos organismos associados ao substrato.

### *O Grau de Dobramento (Jacobi & Langevin, 1996)*

O efeito da complexidade do substrato nos estágios iniciais de colonização pela epifauna móvel foi avaliado pelos autores através de um estudo comparativo baseado na arquitetura de substratos artificiais. Os substratos artificiais, de formas relativamente regulares (rolos de cabelo lisos e reticulados; cones plásticos lisos e com dobras internas; Fig. 3), permitiram aos autores manipular independentemente, e de forma extremamente elegante, aspectos espaciais e estruturais do habitat, como área total, quantidade de dobras, área do intercepto (ver abaixo), volume total e volume intersticial. Dois índices se mostraram particularmente representativos das relações existentes entre complexidade e abundância da fauna associada aos diferentes substratos considerados: o Índice de Dobramento do Substrato e o Índice de Área do Substrato, ambos relativizados à uma medida denominada Área do Intercepto do Substrato.

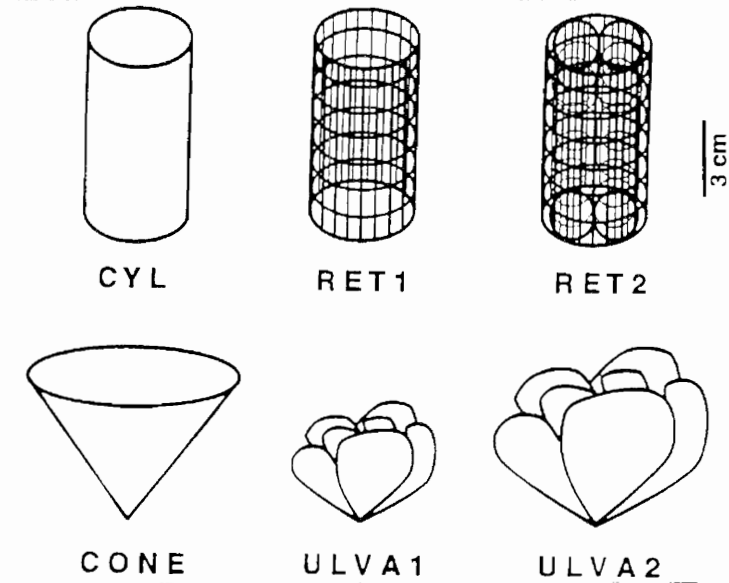


Figura 3 - Esquema representativo dos seis substratos artificiais utilizados nos experimentos de colonização. Modificado de Jacobi & Langevin (1996).

A área total de um substrato é uma medida amplamente utilizada quando da estimativa do recobrimento de organismos sésseis, mas pode não ser tão conveniente quando pretende descrever a utilização do espaço pela epifauna vágil (Jacobi & Langevin, 1996), que ocupa uma terceira dimensão. O grau de dobramento de uma superfície foi, nesse sentido, investigado e determinado através de projeções sobre um plano obtidas a partir de uma fonte de luz localizada acima dos substratos. A parte curva de cada dobra é projetada em uma linha cujo comprimento pôde ser medido a partir de diferentes projeções de objetos em diferentes posições (Fig. 4). O grande *insight* dos autores foi a percepção de que a existência de uma dobra é essencialmente representada por esta linha, que caracteriza a fronteira entre duas superfícies adjacentes, sendo assim unidimensional e de fácil mensuração. Obviamente substratos mais complexos vão apresentar maior comprimento total de linhas de dobra (grau de dobramento) obtidas a partir de um maior número possível de projeções diferentes sob a luz.

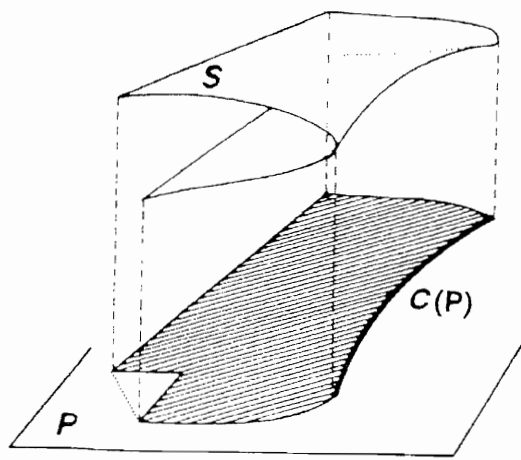


Figura 4 - Projeção de uma superfície S em um plano P. A curva C(P) representa a projeção da dobra de S. A área do triângulo definido pela linha pontilhada descrita em P soma-se à projeção hachurada de S para representar uma das possíveis superfícies de intercepto de S. Modificado de Jacobi & Langevin (1996).

A área do intercepto é uma característica espacial relacionada ao tamanho do substrato e à probabilidade dele ser encontrado; e definida como o menor corpo *convexo* que contém o substrato (Santaló, 1976). Esse envoltório pode ser interpretado como uma área imaginária de intercepto que define a região de atração de cada substrato, e considerado como uma justa membrana que envolve o objeto inteiro e cujos limites são determinados pelos pontos mais externos deste objeto. A área de intercepto de um substrato tridimensional pode ser calculada como a área média de diversas projeções deste substrato sobre um plano (Fig. 4), já que cada uma de suas faces representa uma das áreas possíveis através da qual um organismo pode interceptá-lo, dependendo da direção de onde este organismo venha. A área total dos diferentes substratos foi calculada com base na área do corpo geométrico cuja forma mais se assemelhasse àquela dos substratos artificiais utilizados (cilindros e cones). Os índices são portanto definidos como:

$$DS = \log(D) / \log(AI);$$

$$AS = \log(A) / \log(AI),$$

onde DS é o índice de dobramento do substrato; D é a quantidade de dobras de um substrato; AI é a sua área de intercepto; AS é o índice de área de um substrato e A



é a sua área total. Os efeitos da complexidade do substrato original pareceram restritos aos estágios iniciais da colonização, já que após 12 semanas de imersão, a geometria foi grandemente modificada pelo *fouling*, particularmente por ascídias e algas epífitas. A característica geométrica que mais influenciou a composição e densidade da epifauna foi o grau de dobramento do substrato. O dobramento (maior diversidade de refúgios) esteve correlacionado com uma alta densidade da fauna e uma alta taxa de colonização inicial e se mostrou um melhor preditor da densidade do que a área total do substrato (mais espaço disponível), especialmente para os crustáceos anfípodos. O índice de área do substrato funcionou melhor para prever a densidade de não anfípodos, refletindo o fato de que diferentes características da geometria de um substrato podem afetar de formas distintas os diversos componentes de uma comunidade sendo sempre importante ter em mente que aspecto da heterogeneidade do habitat deve ser medido.

Os autores levaram em consideração formas relativamente regulares, derivadas de cilindros e cones e, portanto, as projeções das dobras, a área total e a área de intercepto destes substratos artificiais eram mais facilmente definidas e medidas do que alguns substratos naturais, como algas extremamente irregulares e complexas. Além de sua abordagem inovadora, o método possibilita inferências acerca da importância de diferentes aspectos da geometria dos substratos sobre a colonização inicial pela epifauna vágil em substratos artificiais e naturais. Não foi o objetivo dos autores estabelecer relações entre as diferentes complexidades do substrato e a distribuição por classe de tamanho dos organismos associados. Embora estruturas de complexidades equivalentes e escalas diferentes tenham sido utilizadas, essas comparações se restringiram ao substrato em si e levaram em consideração sempre a densidade total de organismos presentes, independente de suas classes de tamanho.

#### *A Dimensão Fractal D (Gee & Warwick, 1994)*

O advento da geometria fractal, que se refere ao estudo de curvas e planos *enrugados* em oposição à geometria euclidiana que se refere a formas *lisas*, abriu a possibilidade de existência de uma definição formal de complexidade física (e, conseqüentemente, de habitats). Mandelbrot (1967, 1982) demonstrou que muitas superfícies ou objetos naturais são fractais no sentido de que seu comprimento ou área aumenta conforme o padrão de medida diminui (Fig. 5a,c), ou apresentam um padrão *autosimilar* de tal forma que cada uma de suas partes pode - num sentido estatístico - ser considerada uma imagem em escala reduzida do todo. Tal característica é denominada autosimilaridade estatística, revelando uma alta complexidade morfológica e a esses objetos é atribuída uma dimensão fracionária  $D$  (e.g. 1,8; 2,3), já que *tendem* a ocupar uma unidade dimensional além daquela atribuída pela geometria euclidiana. Este aspecto difere significativamente do que se esperaria em

relação às formas geométricas euclidianas mais clássicas onde, ao utilizarmos padrões de medida cada vez menores, o comprimento total tende a um ponto de estabilização (Fig. 5b). Conforme esperado, os comprimentos estimados de curvas complexas não se estabilizam. O comprimento total  $L(G)$  depende grandemente do padrão de medida ( $G$ ) e uma relação entre estes dois parâmetros pode ser expressa sob a forma de uma fórmula matemática, e de caráter totalmente empírico, proposta por Richardson, em 1961 (Fig. 6).

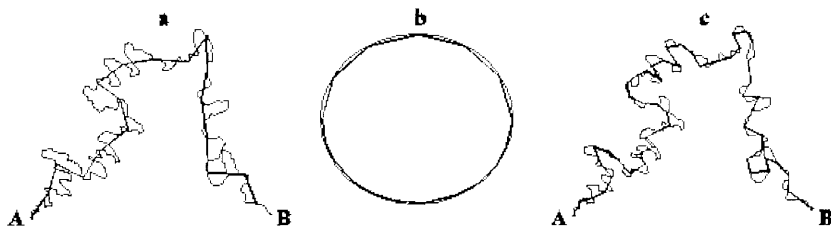


Figura 5 - Variação do comprimento original (a) de uma curva (e.g. costa marinha) quando tentamos medi-la a partir de uma sequência de segmentos de reta cada vez menores (b,c). Em (b), o padrão de medida (reta cinza claro) tem 1,0 cm e o comprimento total estimado é de aproximadamente 18 cm. Em (c), o padrão de medida (reta cinza escuro) tem 0,5 cm e o comprimento total estimado é de 28 cm. Esta ampla variação não é observada quando sobrepomos os mesmos padrões de medida ao perímetro de um círculo. Para melhor visualização, os segmentos maiores estão restritos à metade superior do círculo, e os menores, à metade inferior. Modificado de Sugihara & May (1990).

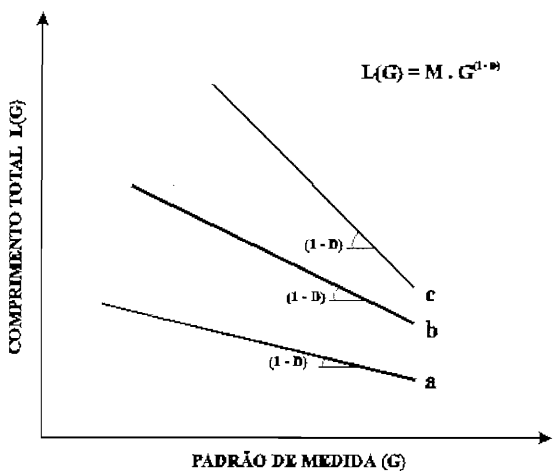


Figura 6 - Diagrama de Richardson. Representação gráfica da relação entre o comprimento total  $L(G)$  de uma curva qualquer e o padrão de medida ( $G$ ) utilizado.  $M =$  constante;  $(1 - D)$  = coeficiente angular;  $D =$  dimensão fractal. A curva original é representada em uma escala log-log.

Mandelbrot interpretou o diagrama de Richardson como representativo de que algumas curvas naturais são aproximadamente fractais e utilizou a inclinação da curva ( $1 - D$ ) como uma estimativa da complexidade do substrato, onde  $D$  equivale à dimensão fractal. Da equação, tem-se que, quanto mais rápido o comprimento aparente de uma figura muda conforme a escala utilizada diminui, maior  $D$  se observa. Ou seja, maior sua dimensão fractal. Para valores cada vez mais altos de  $D$ , o comprimento total *muda* rápido, porque a curva é mais complexa (Figs. 6a, b, e c, respectivamente).

Uma das aplicações mais diretas das noções de dimensão fractal em ecologia é a medida de espaço disponível como habitat. Quanto maior a complexidade espacial, maior a dimensão fractal. Gee & Warwick (1994) calcularam a dimensão fractal  $D$  de quatro espécies de macroalgas marinhas bentônicas, com diferentes padrões de crescimento e correlacionaram suas complexidades com alguns aspectos das comunidades bentônicas respectivamente associadas. Resumidamente, o cálculo de  $D$  foi possível uma vez que considerou-se o perímetro da representação bidimensional (uma projeção em câmara clara) das algas como uma curva cujo comprimento total cresceria mais ou menos rapidamente em função da unidade de medida, conforme uma alga fosse mais ou menos complexa. O coeficiente angular da reta representando a variação do perímetro das algas em função da unidade de medida é uma estimativa da dimensão fractal, tal como no diagrama de Richardson. As algas consideradas foram **Chondrus crispus**, **Laurencia pinnatifida**, **Lomentaria articulata** e **Cladophora rupestris**; e seus perímetros calculados a partir de padrões de medida progressivamente menores (Fig. 7).

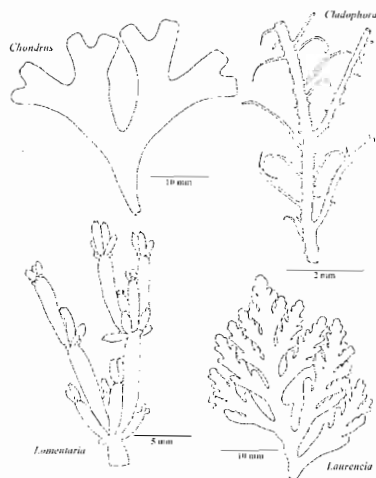


Figura 7 - Projeções bidimensionais das quatro espécies de macroalgas utilizadas. Os autores consideraram a variação do perímetro das projeções em função de padrões de medida decrescentes para a geração do diagrama de Richardson e o cálculo da dimensão fractal  $D$ . Modificado de Gee & Warwick (1994a).

Tomando como exemplo **Laurencia**, percebe-se claramente como a complexidade de um substrato varia conforme a escala de medida (Fig. 8). A partir de um exame visual da reta representativa da variação do perímetro em função do padrão de medida utilizado, fica claro que o melhor ajuste não é obtido por apenas uma reta de regressão. Múltiplas retas de regressão foram então ajustadas às séries de pontos que revelaram um maior coeficiente de correlação ( $r$ ). Para padrões de medida maiores que 2 mm, o coeficiente angular da reta revelou uma dimensão fractal de 1.45. Para padrões de 0.6 a 2.0 mm, o  $D$  obtido foi de 1.22. Finalmente, para padrões de medida inferiores a 0.6 mm, a dimensão fractal de **Laurencia** é de 1.02. Ou seja, esta alga é mais *lisa* nas menores escalas de observação, onde as microvariações em suas características estruturais são pequenas, quando comparadas às variações em maior escala. A partir de uma determinada escala de observação, a inclinação da reta não é tão alta, conforme utilizamos padrões de medidas menores.

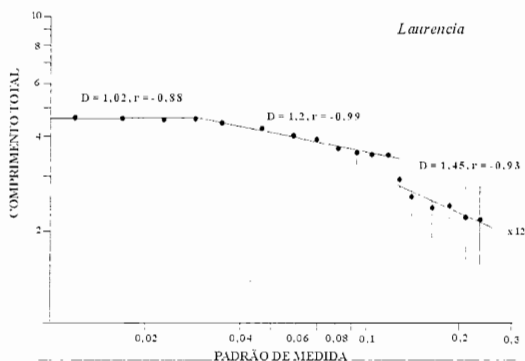


Figura 8 - Diagrama de Richardson para **Laurencia pinatifida**. Apenas uma reta de regressão não representou o melhor ajuste. Múltiplas retas foram ajustadas à série de pontos e que revelaram um maior coeficiente de correlação ( $r$ ).

Agora comparemos os padrões de medida utilizados com o comprimento do corpo dos animais associados às algas. Podemos supor que, animais menores *percebam* o substrato diferentemente do que animais um pouco maiores. Ora, é fácil concluir que a própria distribuição dos organismos por classe de tamanho nos oferece uma informação de natureza muito próxima daquela que os padrões de medida nos ofereceriam. Quanto mais complexo for um substrato, quanto mais convoluto, maior vai ser a abundância de organismos de pequeno porte. Tal fato deve-se não só à maior quantidade de espaço disponível para organismos menores, ocorrendo em qualquer substrato, mas também ao fato de que, em um substrato complexo, alguns refúgios estarão disponíveis *apenas* para organismos de pequeno porte, que terão sua frequência aumentando rapidamente quanto maior for a complexidade estrutural de um habitat. Sendo

assim, uma curva resultante da plotagem do número de indivíduos representados em cada classe de tamanho numa comunidade associada a um determinado substrato, vai apresentar um coeficiente angular que também pode ser considerado uma estimativa da dimensão fractal daquele substrato, calculando de maneira indireta a complexidade do habitat ao qual estão associados. Obviamente, a informação oriunda dos animais deverá ser algo diferente daquela gerada a partir da estrutura do substrato em si, já que outros fatores além da heterogeneidade espacial em si estão interagindo e estruturando a comunidade associada. Nesse caso, fatores bióticos como competição, predação e recrutamento devem ser considerados em conjunto com fatores de natureza física e química (vide sessões *Espaço disponível* a *Escalas geológicas*).

Todas as medidas de dimensão fractal calculadas até hoje para se estimar a complexidade de um substrato qualquer, foram baseadas em representações bidimensionais de objetos tridimensionais e, na maioria dos casos, apenas uma de suas dimensões foi considerada, tal como no caso do perímetro das projeções das 4 algas consideradas anteriormente. Evidentemente, tal análise está sujeita à erros de interpretação fundamentais, caso não se tenha claramente essa limitação em mente. Para que consigamos atingir uma estimativa consistente da complexidade estrutural de um substrato, torna-se necessário gerar representações que levem em consideração a superfície de um substrato (bidimensional) e/ou o seu volume (tridimensional).

Nem sempre o aspecto tridimensional de um substrato é o mais importante a ser considerado. Se considerarmos a importância de sua estrutura para a colonização de organismos sésseis também essencialmente bidimensionais, tal como algas incrustantes, a superfície do substrato é o aspecto mais interessante e o método de medida a ser adotado para a obtenção de  $D$  é logicamente idêntico ao do perímetro. Ao invés de considerarmos as variações nos perímetros obtidos por padrões de medida de comprimento cada vez menores, podemos considerar as variações nas áreas totais obtidas a partir do ajuste de quadrados de área cada vez menor.

Ainda assim, o cálculo da complexidade de uma superfície seria insatisfatório no sentido de se considerar animais sésseis que apresentem uma estrutura mais tridimensional, mais arborescentes, e principalmente animais vageis, que se deslocam dentro do ambiente fornecido pela estrutura espacial daquele substrato e fazem uso do recurso tridimensional por ele delimitado, tal como anfípodos associados às algas. A medida ideal nesse caso deveria levar em consideração o volume delimitado entre a superfície do substrato e a sua área de intercepto (Jacobi & Langevin, 1996) definindo um volume intersticial cuja complexidade deve ser avaliada. Uma medida correta da dimensão fractal deste espaço tridimensional pode ser gerada a partir da variação nos volumes obtidos com o ajuste de cubos de volume cada vez menor. Em qualquer das dimensões adotadas,

a geometria fractal oferece um índice de medida de complexidade de habitat baseada na percepção/utilização diferenciada dos substratos por organismos de diferentes tamanhos, levando em consideração, em sua essência, a questão das escalas ecológicas (vide *Escalas geológicas*).

### *O Índice de Enrugamento Topográfico (Sanson et al., 1995)*

O índices de complexidade estrutural apresentados nas três sessões anteriores não foram idealizados para quantificar as dimensões das fendas existentes em uma superfície ou para proporcionar estimativas do tipo de espaço disponível para organismos de diferentes classes de tamanho presentes em superfícies de diferentes complexidades topográficas. Com base nestas medidas, muitas superfícies, com aspectos topográficos variados, podem apresentar um mesmo índice topográfico geral, ainda que as características morfológicas de cada uma delas, levando àquela complexidade equivalente, sejam diferentes. O índice de enrugamento topográfico de Sanson *et al.* (1995) traz valiosas informações adicionais, neste sentido. Os autores descreveram um método para quantificar o enrugamento topográfico que produz estimativas e descrições do espaço potencialmente disponível para organismos de diferentes classes de tamanho, ao invés de fornecer descritores gerais, como nos casos acima. O método utiliza amostras de perfis ao longo das superfícies de interesse, obtidas em qualquer escala espacial e posteriormente analisadas por uma técnica de processamento de imagem de baixo custo.

Dois métodos para a obtenção dos perfis de interesse são descritos, dependendo da escala espacial observada. Para um perfil mais grosseiro, uma ferramenta semelhante àquela utilizada por Underwood & Chapman (1989) pode ser utilizada, onde agulhas de tamanhos variados refletirão as variações encontradas no perfil de uma superfície rochosa, por exemplo. Os perfis podem ser registrados no campo através de fotografias e posteriormente processados. Para uma resolução mais fina, uma película de látex preta pode ser aplicada sobre a superfície, em várias camadas consecutivas, até obter-se uma espessura suficientemente rígida para não se distorcer quando de sua retirada. Após a remoção, a superfície interna da película é pintada com uma espessa camada de tinta branca viscosa e, posteriormente, toda a matriz é cortada gerando perfis bidimensionais da superfície rochosa. Os limites entre a tinta branca e a escura (látex) produzem linhas marcadamente definidas, que são transectos bidimensionais bastante acurados da superfície da rocha (Fig. 9). As representações podem ser igualmente registradas por uma câmera fotográfica ou de vídeo.

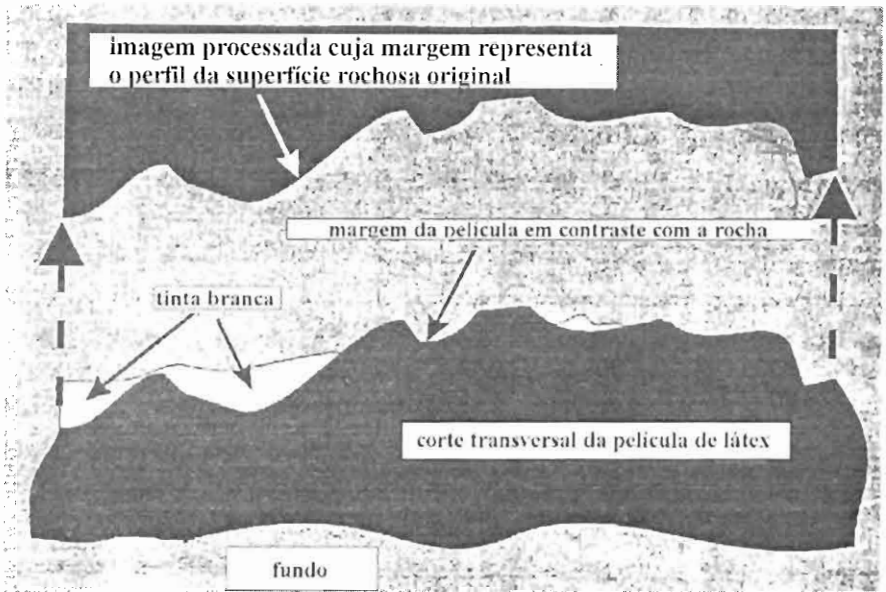


Figura 9 - Imagem gerada pelo processador Image-32 evidenciando a seção transversal do substrato analisado recoberto por látex e tinta branca e a reprodução do perfil original em cima da qual o índice de enrugamento topográfico será calculado. Modificado de Sanson *et al.* (1995).

Com os perfis capturados e exibidos em um computador, um círculo de diâmetro conhecido é definido pelo processador de imagem Image-32 e deslizado ao longo do perfil, de forma que caia em lacunas maiores que ele próprio, mas não naquelas menores. As regiões do perfil em que o círculo não se ajusta constituem lacunas definidas com limites conhecidos (Fig. 10). O número e o tamanho das lacunas registradas dependem do tamanho do círculo utilizado. Pode-se definir um círculo grande o bastante para que todas as depressões rasas e pequenas projeções produzam lacunas. O diâmetro dos círculos pode ser comparado ao tamanho do corpo de um organismo que, em função de seu tamanho, pode ou não ser um membro da comunidade associada àquela superfície. Um grande peixe predador ou as dimensões de sua mordida poderiam representar um organismo cujas dimensões delimitam aqueles locais onde o peixe pode ou não entrar ou forragear. Um segundo estágio da análise quantifica o número e o tamanho das lacunas, isolando-se as áreas onde o círculo não entrou, representando o número e a dimensão dos refúgios potencialmente disponíveis para organismos daquele tamanho ou menores (Fig. 11).

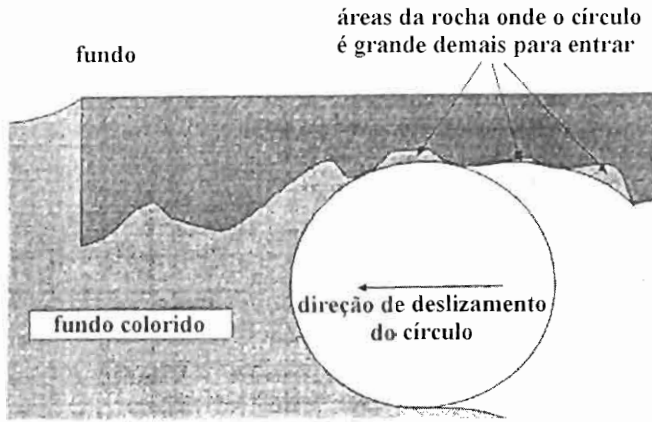


Figura 10 - Imagem gerada pelo processador Inlage-32. Um círculo de diâmetro conhecido desliza ao longo da superfície do *substrato rochoso* removendo o fundo da imagem por onde passa e delimitando as lacunas onde ele é grande demais para penetrar. Modificado de Sanson *et al* (1995).

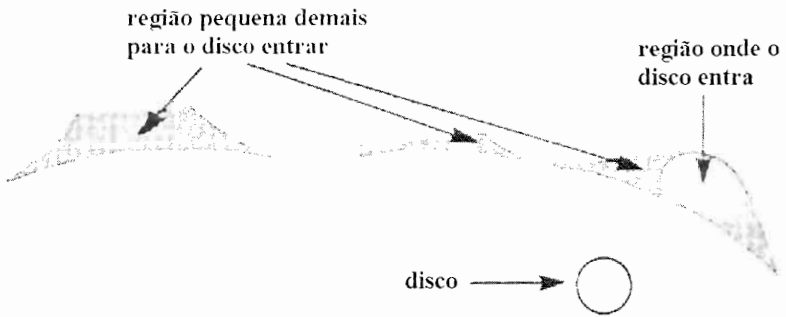


Figura 11 - Aumento das três lacunas indicadas pelas setas na figura 10 representando os limites de utilização do recurso espacial por organismos de uma dada classe de tamanho. Discos de tamanhos variados definem. Apenas organismos do tamanho da lacuna ou menores dispõem deste refúgio. Modificado de Sanson *et al.* (1995).

Pequenas variações no grau de enrugamento da superfície de alguns matacões foram responsáveis por variações na abundância de microalgas entre pedras com diferentes características de composição geológica e textura. Através do método do látex, observou-se que a concentração de clorofila-a esteve positivamente correlacionada com enrugamentos medidos nas menores escalas espaciais consideradas (0,2 mm), embora não apresentasse qualquer correlação com escalas superiores. Novamente, fica claro que um fenômeno ecológico pode estar ocorrendo em uma escala mas não em outra, mesmo quando se considera um mesmo substrato (vide *Escalas geológicas*).



A maior restrição do método é que o espaço é medido em duas dimensões e não três. Teoricamente, este processador de imagens poderia estimar o espaço em três dimensões através de uma esfera deslizando sobre toda a superfície e não um círculo deslizando sobre um perfil, embora a geração de imagens de uma superfície, com um grau de precisão mais refinado, necessite de técnicas um pouco mais complexas. No entanto, esta limitação (e a de qualquer índice bidimensional) deve ser considerada sob a ótica de que os pesquisadores necessitam de um método para quantificar o enrugamento das superfícies objetivamente e comparavelmente e talvez possam, em alguns casos, prescindir da forma tridimensional exata das fendas e refúgios (Sanson *et al.*, 1995)

De qualquer forma, independente do substrato, deve-se ter sempre em mente qual o aspecto de sua estrutura é relevante para o processo estudado e com que escala de organismos estamos lidando. A questão da escala surge cada vez mais como uma das mais essenciais para a ecologia e, dependendo do processo observado, as interpretações podem ser de natureza totalmente diferentes. A partir desta abordagem, é fácil perceber a inadequação da atribuição de limites numéricos definindo o que na verdade deveriam ser consideradas *classes ecológicas de tamanho* onde, a macro, meio e microfauna apenas podem ser vislumbradas segundo as dimensões relativas dos organismos e dos substratos e não à luz de um sistema de avaliação antropocêntrico. O estudo da heterogeneidade espacial, sobretudo se puder ser conduzido a partir da utilização de uma medida que ofereça possibilidades mais amplas de comparação com outros substratos, é extremamente importante para a compreensão da ecologia de comunidades de uma forma geral.

### Agradecimentos

Ao Dr. Sérgio Ditadi e ao Dr. Paulo César de Paiva pela revisão crítica da versão preliminar deste manuscrito; ao Bch. Ricardo Silva Varotto pela assistência gráfica e arte final das ilustrações; ao Dr. Sérgio Rosso, também pela revisão do manuscrito, mas principalmente por nossas férteis discussões, essenciais para que eu começasse finalmente a compreender melhor este mundo biológico tão heterogêneo, tão complexo.

### Referências Bibliográficas

- ALVARADO, J.L. & J.C. CASTILLA. 1996. Tridimensional matrices of mussels ***Perumytilus purpuratus*** on intertidal platforms with varying wave forces in central Chile. *Marine Ecology Progress Series* **133**: 135-141.
- AMBROSE, W.G.J. & E.A. IRLANDI. 1992. Height of attachment on seagrass leads to trade-off between growth and survival in the bay scallop ***Argopecten irradians***. *Marine Ecology Progress Series* **90**: 45-51.

- ARSENAULT, D.J. & J.H. HIMMELMAN. 1996. Size-related changes in vulnerability to predators and spatial refuge use by juvenile Iceland scallops **Chlamys islandica**. *Marine Ecology Progress Series* **140**: 115-122.
- BAUR A. & B. BAUR. 1993. Daily movement patterns and dispersal in the land snail **Arianta arbustiorum**. *Malacologia* **35**: 89-98.
- BOURGET, E., J. DEGUISE & G. DAIGLE. 1990. Scales of substratum heterogeneity, structural complexity, and the early establishment of a marine epibenthic community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **181**: 31-51.
- BRANCH, G.M. 1975. Mechanisms reducing intraespecific competition in **Patella** spp.: migration, differentiation and territorial behaviour. *Journal of Animal Ecology* **44**: 575-600.
- BRANCH, G.M. 1988. Activity rhythms in **Siphonaria thersites**. In: *Behavioural adaptations for life in intertidal habitats*. G. Chelazzi & M. Vannini eds., Plenum Press, New York. 27-43
- BRENNER, D.I., C. VALIELA, C.D. VAN RAALTE & E.J. CARPENTER. 1976. Grazing by **Talorchestia longicornis** on algal mat in a New England salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **22**: 161-169.
- BROOKS, J.L. & S.I. DODSON. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* **150**: 28-35.
- CAREFOOT, T.H. 1979. Microhabitat preferences of young **Lygia palasii** Brandt (Isopoda). *Crustaceana* **36**: 211-214.
- CHAPMAN, M. G. & A.J. UNDERWOOD. 1994. Dispersal of the intertidal snail **Nodilittorina pyramidalis** in response to the topographic complexity of the substratum. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **179**: 145-169.
- CHEN, Y.S. & A.M.M. RICHARDSON. 1987. Factors affecting the size structure of two populations of the intertidal periwinkle, **Nodilittorina unifasciata** (Gray, 1839), in the Derwent River, Tasmania. *Journal of Molluscan Studies* **53**: 69-78.
- CHOW, V. 1975. The importance of size in the intertidal distribution of **Littorina scutulata**. *Veliger* **18**: 69-78.
- CLARKE, R.D. 1988. Chance and order in determining fish-species composition on small coral patches. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **115**: 197-212.

- COHEN, J.E. & C.M. NEWMAN. 1985. A stochastic theory of community food webs. II. Individual webs. *Proceedings of the Royal Society, London B* **224**: 421-448.
- COEN, L.D., K.L. HECK, JR. & L.G. ABELE. 1981. Experiments on competition and predation among shrimps of seagrass meadows. *Ecology* **62**: 647-661.
- COULL, B.C. & J.B.J. WELLS. 1983. Refuges from fish predation: experiments with phytal meiofauna from the New Zealand rocky intertidal. *Ecology* **64**: 1599-1609.
- CROWDER, L.B. & W.E. COOPER. 1982. Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology* **63**: 1802-1813.
- CROWE, T. 1996. Different effects of microhabitat fragmentation on patterns of dispersal of an intertidal gastropod in two habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **206**: 83-107.
- D'ANTONIO, C. 1985. Epiphytes on the rocky intertidal red alga **Rhodomenia larix**: negative effects on the host and food for herbivores? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **86**: 197-218.
- DEAN, T.A. 1981. Structural aspects of sessile invertebrates as organizing forces in a estuarine fouling community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **115**: 197-212.
- DEAN, R.L. & J.H. CONNELL. 1987a. Marine invertebrates in an algal succession. II. Tests of hypothesis to explain changes in diversity with succession. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **109**: 217-247.
- DEAN, R.L. & J.H. CONNELL. 1987b. Marine invertebrates in an algal succession. III. Mechanisms linking habitat complexity with diversity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **109**: 249-273.
- DIEHL, S. 1992. Fish predation and benthic community structure: the role of omnivory and habitat complexity. *Ecology* **73**: 1646-1661.
- EDGAR, G.J. 1983. The ecology of southeast Tasmanian phytal animal communities. IV. Factors affecting the distribution of amphitoid amphipods among algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **70**: 205-225.
- EDGAR, G. J. 1992. Patterns of colonization of mobile epifauna in a Western Australian seagrass bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **157**: 225-246.
- FLETCHER, W.J. 1988. Intraspecific interactions between adults and juveniles of the subtidal limpet, **Patelloida mufria**. *Oecologia (Berl.)* **75**: 272-277.

- GARBARY, D.J. & J.D. CORBIT. 1992. Lindenmayer-systems as models of red algal morphology and development. *Progress in Phycology, Research* **8**: 143-177.
- GEE, J.M. & R.M. WARWICK. 1994a. Metazoan community structure in relation to the fractal dimensions of marine macroalgae. *Marine Ecology Progress Series* **103**: 141-150.
- GEE, J.M. & R.M. WARWICK. 1994b. Body-size distribution in a marine metazoan community and the fractal dimensions of macroalgae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **178**: 247-259.
- GILINSKY, E. 1984. The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. *Ecology* **65**: 455-468.
- GILLIAM, J.F. & D.F. FRASER. 1987. Habitat selection under predation hazard: test of a model with foraging minnows. *Ecology* **68**: 1856-1862.
- HACKER, S.D. & R.S. STENECK. 1990. Habitat architecture and the abundance and body-size-dependent habitat selection of a phytal amphipod. *Ecology* **71**: 2269-2285.
- HAY, M.E., J.E. DUFFY & W. FENICAL. 1990. Host-plant specialization decreases predation on a marine amphipod: an herbivore in plant clothing. *Ecology* **71**: 733-743.
- HECK, K.L., JR. & R.J. ORTH. 1980. Seagrass habitats: The roles of habitat complexity, competition and predation in structuring associated fish and motile macroinvertebrate assemblages. In: *Estuarine perspectives*. V.S. Kennedy ed., Academic Press, New York. 449-464.
- HIXON, M.A. 1986. Fish predation and local prey diversity. In: *Contemporary studies of fish feeding: Proceedings of GUTSHOP'84*. C.A. Simenstad & G.M. Cailliet eds., Dr. W. Junk., Dordrecht.
- HOBSON, R.D. 1972. Surface roughness in topography: quantitative approach. In: *Spatial analysis in geomorphology*. R.J. Chorley ed. Methuen. London. 221-245.
- HOWARD, R.K. & J. D. KOEHN, 1985. Population dynamics and feeding ecology of pipefish (Syngnathidae) associated with Eelgrass beds of Western Port, Victoria. *Australian Journal of Marine and freshwater Research* **36**: 361-370.
- IRIBARNE, O. 1996. Habitat structure, population abundance and the opportunity for selection on body weight in the amphipod *Eogammarus oclairi*. *Mar. Biol.* **127**: 143-150

- ISAKSSON, I., L. PIHL & J. MONTFRANS. 1994. Eutrophication-related changes in macrovegetation and foraging of young cod (**Gadus morhua** L.): a mesocosm experiment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **177**: 203-217.
- JACOBI, C.M. 1992. *Efeitos da heterogeneidade estrutural na colonização de substratos artificiais por anfípodos do entre-marés*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 102pp.
- JACOBI, C.M. & R. LANGEVIN. 1996. Habitat geometry of benthic substrata: effects on arrival and settlement of mobile epifauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **206**: 39-54.
- JAMES, P.L. & K.L. HECK, JR. 1994. The effects of habitat complexity and light intensity on ambush predation within a simulated seagrass habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **176**: 187-200.
- JONES, C.G.; J.H. LAWTON & M. SHACHAK. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* **78** (7): 1946-1957.
- KOHN, A.J. & P.J. LEVITEN. 1976. Effect of habitat complexity on population density and species richness in tropical intertidal predatory gastropod assemblages. *Oecologia (Berlin)* **25**: 199-210.
- LAWTON, J. H. 1989. Food webs. In: *Ecological Concepts*. J.M. Cherrett ed., Blackwell Scientific, Oxford. 43-78.
- LAWTON, J.H. & C.G. JONES. 1995. Linking species and ecosystems. In: *Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers*. C.G. Jones & J.H. Lawton eds. 141-150
- LEVINGS, S.C. & S.D. GARRITY. 1984. Grazing patterns in **Siphonaria gigas** (Mollusca, Pulmonata) on the rocky Pacific coast of Panama. *Oecologia (Berlin)* **64**: 152-159.
- LEWIS, F.G. 1987. Crustacean epifauna of seagrass and macroalgae in Apalachee Bay, Florida, USA. *Marine Biology* **94**: 219-229.
- LIMA, S.L. & L.M. DILL. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* **68**: 619-640.
- MACARTHUR, R.H. 1972. *Geographical ecology*. Harper & Row, New York. 269pp.
- MANDELBROT, B. B. 1967. How long is the coast of Britain? Statistical self similarity and fractal dimension. *Science* **156**: 636-638.

- MANDELBROT, B.B. 1982. *The fractal geometry of nature*. Freeman, San Francisco.
- MATTILA, J. 1992. The effect of habitat complexity on predation efficiency of perch (*Perca fluviatilis* L.) and ruffe (*Gymnocephalus cernutus* (L.)). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **157**: 55-67.
- MATTINGLY, H.T. & M.J. BUTLER. 1994. Laboratory predation on the Trinidadian guppy: implications for the size-selective predation hypothesis and guppy life history evolution. *Oikos* **69**: 54-64.
- MCGUINNESS, K.A. & A.J. UNDERWOOD. 1986. Habitat structure and the nature of communities on intertidal boulders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **104**: 97-123.
- MITTELBACH, G.G. 1986. Foraging efficiency and body-size: a study of optimal diet and habitat use: some consequences for species interactions. *Environmental Biology of Fishes* **16**: 159-169.
- MITTELBACH, G.G. 1988. Competition among refuging sunfishes and effects of fish density on littoral zone invertebrates. *Ecology* **69**: 614-623.
- MYERS, A.A. & T. SOUTHGATE. 1980. Artificial substrates as a means of monitoring rocky shore cryptofauna. *J. mar. biol. Ass. UK* **60**: 963-975.
- NELSON, W.G. & E. BONDSORFF. 1990. Fish predation and habitat complexity: are threshold levels real? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **141**: 183-194.
- ORTH, R.J., K.L. HECK, JR., & J. VAN MONTFRANS. 1984. Faunal communities in seagrass beds: A review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator—prey relationships. *Estuaries* **7**: 339-350.
- PIERCE, C.L. 1988. Predator avoidance, microhabitat shift, and risk-sensitive foraging in larval dragonflies. *Oecologia (Berlin)* **77**: 81-90.
- RICHARDSON, L.F. 1961. The problem of contiguity: an appendix of statistics of deadly quarrels. *General Systems Yearbook* **6**: 139-187.
- RUSSO, A.R. 1990. The role of seaweed complexity in structuring Hawaiian epiphytal amphipod communities. *Hydrobiologia* **194**: 1-12.
- RYER, C.H. 1987. *Studies on the foraging ecology of pipefish: prey selection and habitat complexity*. Dissertation Thesis, College of William and Mary, Williamsburg, Virginia, USA.

- SANSON, G.D., R. STOLK & B.J. DOWNES. 1995. A new method for characterizing surface roughness and available space in biological systems. *Functional Ecology* **9**: 127-135.
- SANTALÓ, L.A. 1976. Integral geometry and geometric probability. In: *Encyclopedia of mathematics and its application*. G.C. Rota ed., Addison-Wesley, Reading. Vol. 1, 404pp.
- SAVINO, J.F. & R.A. STEIN, 1982. Predator-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated submersed vegetation. *Trans. Am. Fish. Soc.* **111**: 255-266.
- SAVINO, J.F. & R.A. STEIN. 1989a. Behaviour of fish predators and their prey: habitat choice between open water and dense vegetation. *Environmental Biology of Fishes* **24**: 287-293.
- SAVINO, J.F. & R.A. STEIN. 1989b. Behavioural interactions between fish predators and their prey: effects of plant density. *Animal Behaviour* **37**: 311-321.
- SCHLOSSER, I. J. 1987. The role of predation in age- and size- related habitat use by stream fishes. *Ecology* **68**: 651-659.
- SCHLOSSER, I.J. 1988. Predation risk and habitat selection by two size classes of a stream cyprinid: experimental test of a hypothesis. *Oikos* **52**: 36-40.
- SHEPHERD, S.A. 1986. Movement of the Southern Australian abalone *Haliotis laevigata* in relation to crevice abundance. *Australian Journal of Ecology* **11**: 295-302.
- SIH, A. 1985. Evolution, predator avoidance, and unsuccessful predation. *American Naturalist* **125**: 153-157.
- SIH, A. 1987. Predators and prey lifestyles: an evolutionary overview. In: *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. W.C. Kerfoot & A. Sih eds., University Press of New England, Hanover. 203-224.
- STAMPS, J.A., M. BEUCHNER & V.V. KRISHNAN. 1987. The effects of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. *American Naturalist* **129**: 533-552.
- STEIN, R.A. & J.J. MAGNUSON. 1976. Behavioural response of crayfish to a fish predator. *Ecology* **57**: 751-761.
- STONER, A.W. 1980a. The role of seagrass biomass in the organization of benthic macrofaunal assemblages. *Bulletin of Marine Sciences* **30**: 537-551.
- STONER, A.W. 1980b. Perception and choice of substratum by epifaunal amphipods associated with seagrasses. *Marine Ecology Progress Series* **3**: 105-111.

- STONER, A.W. 1982. The influence of benthic macrophytes on the foraging behaviour of pinfish *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **58**: 271-284.
- SUGYHARA, G. & R.M. MAY. 1990. Applications of fractals in ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **5**(3): 79-86.
- THISTLE, D., J.A. REIDENAUER, R.H. FINDLAY & R. WALDO. 1984. An observational investigation of enhanced harpacticoid (Copepoda) abundance around isolated seagrass roots. *Oecologia* **63**: 295-299.
- UNDERWOOD, A.J. & M.G. CHAPMAN. 1985. Multifactorial analyses of directions of movements of animals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **91**: 17-43.
- UNDERWOOD, A.J. & M.G. CHAPMAN. 1989. Experimental analyses of the influences of topography of the substratum on movements and density of an intertidal snail, *Littorina unifasciata*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **134**: 175-196.
- VIRSTEIN, R.W. & M.C. CURRAN. 1986. Colonization of artificial seagrass versus time and distance from source. *Marine Ecology Progress Series* **29**: 279-288.
- WALTERS, L.J. & D.S. WETHEY. 1996. Settlement and early post-settlement survival of sessile marine invertebrates on topographically complex surfaces: the importance of refuge dimensions and adult morphology. *Marine Ecology Progress Series* **137**: 161-171.
- WARREN, P.H. & J.H. LAWTON. 1987. Invertebrate predator-prey body size relationships: an explanation for upper triangular food webs and patterns in food webs structure? *Oecologia (Berlin)* **74**: 231-235.
- WEISSBURG, M.J. & R.K. ZIMMER-FAUST. 1993. Life and death in moving fluids: hydrodynamic effects on chemosensory-mediated predation. *Ecology* **74**: 1428-1443.
- WERNER, E.E. 1988. Size, scaling, and the evolution of complex life-cycles. In: *Size-structured populations*. B. Ebenman & L. Persson eds., Springer-Verlag, Berlin. 60-81.
- WERNER, E.E. & D.J. HALL. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* **55**: 1042-1052.
- WERNER, E.E. & D.J. HALL. 1988. Ontogenetic habitat shifts in bluegill: the foraging rate-predation risk trade-off. *Ecology* **69**: 1352-1366.



- WERNER, E.E., J.F. GILLIAM, D.J. HALL & G.G. MITTELBAACH. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* **64**: 1540-1548.
- WERNER, E.E., G.G. MITTELBAACH, D.J. HALL & J.F. GILLIAM. 1993. Experimental tests of optimal habitat use in fish: the role of relative habitat profitability. *Ecology* **64**: 1525-1539.
- WHITTAKER, R.H. 1975. *Communities and ecosystems*. MacMillan Publishing Co., New York. 385pp.
- WIENS, J.A. 1992. Ecological flows across landscape boundaries: a conceptual overview. In: *Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows*. A.J. Hansen & F. di Castri eds., Springer-Verlag. New York. 218-235.
- WORTHINGTON, D.G. & P.G. FAIRWEATHER. 1989. Shelter and food: interactions between **Turbo undulatum** (Archaeogastropoda: Turbinidae) and coralline algae on rocky seashores in New South Wales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **129**: 61-79.
- ZARET, T.M. 1980. *Predation in freshwater communities*. Yale University Press, New Haven.

### Endereço:

BARRETO, C.C.

Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, CCS, Bloco A, 21941-590, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.