

UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ZOOLOGIA

Distribuição e uso de habitat por peixes recifais e sua relação com
a complexidade ambiental no arquipélago Fernando de Noronha,
Nordeste do Brasil

Autor: Paulo Roberto de Medeiros

Orientador: Ricardo de Souza Rosa

João Pessoa

Março de 2011

UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ZOOLOGIA

Distribuição e uso de habitat por peixes recifais e sua relação com
a complexidade ambiental no arquipélago Fernando de Noronha,
Nordeste do Brasil

Tese apresentada à Coordenação do curso
de Pós-Graduação em Ciências Biológicas,
Universidade Federal da Paraíba, como
parte dos requisitos necessários para a
obtenção do título de Doutor em Ciências
Biológicas, área de concentração em
Zoologia

Autor: Paulo Roberto de Medeiros

Orientador: Ricardo de Souza Rosa

João Pessoa

Março de 2011

Paulo Roberto de Medeiros

Distribuição e uso de habitat de peixes recifais e sua relação com
a complexidade ambiental no arquipélago Fernando de Noronha,
Nordeste do Brasil

Aprovado em ____ / ____ / ____

Banca Examinadora

Dr. Ricardo de Souza Rosa (orientador)

Dra. Liana de Figueiredo Mendes (examinadora)

Dra. Thelma Lúcia Pereira Dias (examinadora)

Dra. Ierecê de Lucena Rosa (examinadora)

Dr. Ronaldo Bastos Francini-Filho (examinador)

***A compaixão para com os animais é
das mais nobres virtudes da natureza
humana (Charles Darwin)***

*Dedico este trabalho a Ana, por sempre
me apoiar e aos meus pais Carlos e
Conceição, pela educação que tive.*

Agradecimentos

Agradeço intensamente a Ana que, como bióloga, esposa e amiga, sempre esteve ao meu lado para auxiliar nas decisões mais importantes das nossas vidas.

Aos meus pais, irmãs, tias, avós, primos e toda a família, pelos momentos de alegria.

A Ricardo Rosa, um dos maiores nomes da Ictiologia nacional, e com quem tive a honra de ser parceiro em alguns trabalhos já publicados. A liberdade que tive durante o curso representou para mim o mais sincero ato de confiança que tive de Ricardo como orientador.

Aos colegas que me auxiliaram no trabalho de campo (Ana Medeiros, Renato Grempel e Danilo Rada) e aos que conheci na ilha, pelos bons momentos que compartilhamos. Ao ICMBio de Fernando de Noronha pela licença de pesquisa concedida, e em particular a Miriam Barbosa, Fabiana Bicudo, Marco Aurélio, Viviane e Wilson. A operadora de mergulho Águas Claras, pelas cortesias de mergulho SCUBA.

Aos amigos Allan Souza, Martina Ilarri, Renato Grempel e Buia, pelas parcerias de pesquisa. Aos colegas Gentil, Washington, Danilo, Ana Karla, Kléber, Maria Helena, Luciana, Luisa, Janaina, Telton, Flavia Moura, Rômulo Pantoja, Tacyana, e demais alunos do PPGCB (Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas). Aos colegas do Brasil e do exterior que conheci durante o simpósio internacional de recifes de corais. Aos professores, a coordenação do PPGCB e a UFPB

Aos membros da banca examinadora, pelo tempo despendido na avaliação dos trabalhos.

Ao PPGCB, CCEN (Centro de Ciências Exatas e da Natureza), UFPB (Universidade Federal da Paraíba) pela oportunidade de obter esse importante título. Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), pela bolsa e pela taxa de bancada que permitiram que minhas atividades fossem desenvolvidas conforme inicialmente planejadas. A ISRS (International Society for Reef Studies) pelo auxílio financeiro que me permitiu participar do *11th International Coral Reef Symposium*.

Sumário

Apresentação.....	09
Introdução geral	10
Os ambientes recifais	10
Fatores que influenciam a distribuição dos peixes recifais	10
Relação entre diversidade, abundância e complexidade ambiental.....	12
Referências.....	15
Capítulo I. Dinâmica da taxocenose de peixes em um recife contínuo e em áreas não-consolidadas adjacentes no arquipélago Fernando de Noronha, Atlântico Oeste tropical	20
Resumo	21
Abstract.....	21
Introdução	22
Material e Métodos.....	23
Área de estudo	23
Pontos de amostragem	24
Caracterização ambiental	25
Avaliação da taxocenose de peixes.....	29
Análise dos dados	30
Resultados.....	36
Estrutura geral da taxocenose de peixes	36
Padrões de distribuição das características ambientais e da taxocenose de peixes	38
Dinâmica temporal da taxocenose de peixes.....	53
Uso de habitat, sobreposição e segregação espacial.....	53
Influência da complexidade ambiental na taxocenose de peixes	59
Discussão	60
Estrutura geral da taxocenose de peixes	60
Padrões de distribuição das características ambientais e da taxocenose de peixes	63
Dinâmica temporal da taxocenose de peixes.....	66
Uso de habitat, sobreposição e segregação espacial.....	66
Influência da complexidade ambiental na taxocenose de peixes	66
Referências.....	70
Capítulo II. Efeitos físicos, biológicos e antropogênicos nos peixes recifais de um arquipélago oceânico do Atlântico sudoeste	78

Resumo	79
Abstract.....	79
Introdução	80
Material e Métodos.....	82
Área de estudo	82
Amostragem dos peixes e avaliação do habitat	82
Análise dos dados	84
Resultados.....	85
Discussão	90
Rugosidade	90
Hidrodinamismo	92
Composição bêntica	93
Efeitos antropogênicos.....	95
Referências.....	97
Capítulo III. Associação ao substrato e padrões de uso de microhabitat por peixes em uma ilha oceânica do Brasil	104
Resumo	105
Abstract.....	105
Introdução	106
Material e Métodos.....	107
Áreas de estudo.....	107
Preferências dos peixes e composição do substrato	108
Análise dos dados	109
Resultados.....	110
Discussão	116
Referências.....	120
Capítulo IV. Abundância e ecologia comportamental de <i>Ophioblennius trinitatis</i> Miranda-Ribeiro, 1919 (Blenniidae) em um arquipélago oceânico do Atlântico Sul.....	124
Resumo	125
Abstract.....	125
Introdução	126
Material e Métodos.....	127
Área de estudo e procedimentos de amostragem.....	127
Análise dos dados	130

Resultados.....	131
Abundância e uso de microhabitat.....	131
Comportamento alimentar.....	132
Área territorial e comportamento agonístico.....	135
Discussão	137
Abundância e uso de microhabitat.....	137
Comportamento alimentar.....	139
Área territorial e comportamento agonístico.....	140
Referências.....	143
Anexos	149
Anexo 1. Dynamics of fish assemblages on a continuous rocky reef and adjacent unconsolidated habitats at Fernando de Noronha archipelago, tropical western Atlantic	150
Anexo 2. Physical, biological and human-induced effects on the reef fishes of an oceanic archipelago in the southwestern Atlantic.....	167
Anexo 3. Substrate association and patterns of microhabitat use by fishes on a tropical oceanic island of Brazil	182
Anexo 4. Abundance and behavioral ecology of <i>Ophioblennius trinitatis</i> Miranda-Ribeiro, 1919 (Blenniidae) at an oceanic archipelago of the southwestern Atlantic.....	195

A p r e s e n t a ç ã o



Introdução geral

Os ambientes recifais

Os ambientes recifais possuem um passado geológico que data do Ordoviciano, há cerca de 450 milhões de anos (Wood, 1999) e estão entre os ecossistemas mais ricos do planeta, sustentando uma diversidade extremamente alta de organismos (Choat & Bellwood, 1991; Bellwood & Wainwright, 2002). De fato, em termos de produtividade e diversidade, os ambientes recifais representam para os ambientes marinhos, o equivalente ao que as florestas tropicais representam para os ambientes terrestres (Connel, 1978). Dos organismos que habitam os recifes, os peixes estão entre os mais abundantes e conspícuos, apresentando uma grande diversidade morfológica, comportamental e ecológica (Robertson, 1984; Choat & Bellwood, 1991; Bellwood & Wainwright, 2002), e com diversas famílias ocorrendo com exclusividade nos recifes (Bellwood, 1996; Choat & Bellwood, 1991). Além dos peixes que habitam permanentemente os recifes, outros peixes utilizam seus recursos esporadicamente, representando, também, componentes biológicos de significativa importância para o ambiente (Choat & Bellwood, 1991). Assim, apesar de não existirem características exclusivas que distingam os peixes recifais dos não-recifais (ver discussões por Robertson, 1998 e Bellwood, 1998), o termo peixe recifal se refere aos táxons de peixes encontrados dentro dos recifes ou em seu entorno (Bellwood & Wainwright, 2002).

Além de sustentarem uma alta diversidade de peixes, os recifes são ambientes bastante complexos e estruturalmente heterogêneos, consistindo de um mosaico de microhabitats formados a partir da colonização de vários organismos bênticos sésseis em tipos variados de substratos (Jones & Syms, 1998). As características peculiares e o alto grau de complexidade desses ambientes fazem dos recifais lugares ideais para a realização de estudos sin ecológicos, devido ao alto grau de interdependência entre organismos.

Fatores que influenciam a distribuição dos peixes recifais

Um dos principais objetivos da ecologia de comunidades é determinar os fatores que influenciam as comunidades e como esses fatores são responsáveis pela sua estruturação (Odum, 1959; Luckhurst & Luckhurst, 1978; Ferreira et al., 2001). O entendimento desses processos também tem sido um dos objetivos centrais da ecologia de peixes recifais nas últimas décadas (ver Denny, 1994). No entanto, apesar do grande interesse sobre o tema (e.g. Russel et al., 1974; Sale, 1977, 1978, Talbot et al., 1978; Sale, 1980; Wellington & Victor, 1985; Hixon, 1991; Chabanet et al., 1997; Ferreira et al., 2001; Floeter et al., 2007), muita

controvérsia ainda existe com relação aos mecanismos que influenciam as taxocenoses de peixes recifais, e novas questões são frequentemente levantadas (Almany, 2004; Gratwicke & Speight, 2005). Não obstante, existe um consenso entre a maioria dos pesquisadores de que as taxocenoses são fortemente influenciadas pela estrutura física do ambiente (Luckhurst & Luckhurst, 1978), que, por sua vez, tem o potencial de controlar o assentamento e o recrutamento de larvas planctônicas dos peixes recifais (Robertson et al., 1988), assim como influenciar a competição (Robertson, 1984) e a predação (Hixon, 1991).

Duas teorias para explicar como a alta diversidade e abundância de peixes são mantidas nos recifes foram propostas nas últimas décadas. A teoria tradicional, ou determinística (Smith & Tyler, 1972), defende que os recifes sustentam uma grande diversidade e abundância de peixes devido à sua grande disponibilidade de recursos, e a consequente segregação de nichos, o que minimiza a competição intra e interespecífica. No entanto, a partir de uma série de trabalhos, Sale (1977, 1978, 1980, 1991) observou que espécies com nichos similares co-ocorrem e competem em ambientes recifais. Assim, essa hipótese da loteria (Sale, 1978) mostra que eventos estocásticos que podem afetar, por exemplo, o assentamento e o recrutamento de indivíduos, e não fatores pré-determinados, como a segregação de nicho, são os principais determinantes do sucesso das espécies na colonização de áreas. Apesar das discrepâncias, Ferreira et al. (2001) sugerem que as duas teorias têm mérito suficiente, podendo atuar em conjunto. Dessa forma, é plausível considerar que as taxocenoses de peixes recifais são influenciadas por mais de um mecanismo.

A escolha de microhabitats específicos, feita pelos peixes recifais, exerce forte influência sobre a composição e distribuição das taxocenoses (Chabanet et al., 1997; Almany, 2004). A seleção desses microhabitats está associada a fatores intrínsecos e particulares de cada espécie, como, por exemplo, a utilização de áreas onde seus recursos alimentares são mais abundantes. Peixes herbívoros, por exemplo, são geralmente encontrados associados a ambientes com grande abundância de algas (Letourneur, 1992), enquanto os planctívoros utilizam, com maior intensidade, ambientes com alto hidrodinamismo, onde o plâncton pode ser transportado para dentro de sua área (Hobson & Chess, 1978; Thresher, 1983). Além disso, características morfológicas associadas à capacidade de natação, como nadadeiras caudais furcadas, também são importantes para espécies que habitam ambientes de alto hidrodinamismo (McGehee, 1994; Bellwood et al., 2002; Wainwright et al., 2002; Floeter et al., 2007). Dessa forma, os fatores ambientais têm o potencial de afetar a distribuição das espécies. Adicionalmente, espécies generalistas tendem a utilizar tipos variados de microhabitats e serem mais abundantes, enquanto as especialistas são abundantes somente em

áreas específicas onde seus recursos são mais acessíveis (Brown, 1984; Munday et al., 1997; Munday, 2000; Medeiros et al., 2007).

Relação entre diversidade, abundância e complexidade ambiental

A maioria dos pescadores sabe que o melhor local para se pescar é próximo a algum tipo de estrutura (Gratwicke & Speight, 2005) e, de fato, os primeiros recifes artificiais foram elaborados no Japão, durante o século XVI, com o propósito de agregar peixes para fins pesqueiros (Meier et al., 1989). A complexidade ambiental tem sido frequentemente considerada o fator principal responsável pela manutenção da alta diversidade (Luckhurst & Luckhurst, 1978; Carpenter et al., 1981) e da grande abundância (Roberts & Ormond, 1997; Hixon & Beets, 1993; McCormick, 1994; Chabanet et al., 1997; Friedlander & Parrish, 1998) de peixes recifais em vários ambientes. Essas relações também têm sido esclarecidas a partir de estudos que demonstraram que recifes artificiais introduzidos em áreas biologicamente pobres atraíram vários peixes, pelo simples aumento da complexidade ambiental (Bohnsack et al., 1997; Grossman et al., 1997). Um dos mecanismos propostos para exemplificar esse padrão geral de influência positiva da complexidade ambiental no número de espécies e de indivíduos é o de que a complexidade ambiental reduz a competição e a predação nesses ambientes (Holt, 1987; Hixon, 1991; Hixon & Menge, 1991). Com base nessa suposição, os ambientes mais complexos tendem a reduzir a competição intraespecífica e interespecífica por fornecerem maior quantidade e disponibilidade de recursos alimentares e microhabitats, dessa forma, favorecendo a segregação de nicho entre espécies ecologicamente similares e a colonização de áreas diferentes por várias espécies (MacArthur & Levins, 1964; Smith & Tyler, 1972; Almany, 2004). De uma forma semelhante, os ambientes mais complexos tendem a reduzir a predação por fornecerem um maior número de áreas de refúgio (i.e. fendas) para as presas, o que reduz a taxa de encontro entre presa e predador (Almany, 2004).

Dentre os principais componentes que definem complexidade ambiental nos recifes, os mais frequentemente avaliados são complexidade topográfica ou rugosidade (Risk, 1972; Luckhurst & Luckhurst, 1978; Roberts & Ormond, 1987; Jennings et al., 1996; Chabanet et al., 1997; Ohman & Rajasuriya, 1998; Ferreira et al., 2001), cobertura bêntica (Carpenter et al., 1981; Bell & Galzin, 1984; Sano et al., 1984; Aliaume et al., 1990; Cohen et al., 1993; Edgar & Shaw, 1995; Hemminga & Duarte, 2000; Ferreira et al., 2001; Khalaf & Kochzius, 2002), variedade e tamanho de fendas usadas como refúgio (Roberts & Ormond, 1987; Ferreira et al., 2001) e altura do substrato (Luckhurst & Luckhurst, 1978; Molles, 1978; Gratwicke & Speight, 2005).

Apesar de vários dos estudos citados acima terem identificado uma relação positiva entre diversidade e abundância de peixes com a complexidade ambiental, alguns não observaram relações significativas (e.g. Sale & Dybdahl, 1975; Luckhurst & Luckhurst, 1978; MacManus et al., 1981; Roberts & Ormond, 1987), o que sugere que, em alguns casos, outros fatores são mais importantes como determinantes da estrutura da taxocenose do que a complexidade ambiental sozinha. Sale & Douglas (1984) consideraram a relação entre arquitetura do substrato e populações de peixes como sendo válida apenas para espécies sedentárias ou territoriais. Além disso, segundo Chabanet et al. (1997), a relação entre a abundância de peixes e algumas variáveis, como cobertura de corais, é maior em ambientes rasos, por que os peixes tendem a permanecer em uma proximidade maior com o substrato devido às limitações de profundidade nesses ambientes. Esses aspectos mostram que, apesar da relação entre diversidade e abundância com complexidade ambiental ter sido bastante averiguada, as particularidades de cada ambiente também exercem forte influência sobre essas relações. Isso sugere que os princípios que regem a organização das taxocenoses de peixes recifais não são universais, sendo necessário elucidar esses aspectos em cada ambiente de forma particular (Almany, 2004; Gratwicke & Speight, 2005).

O presente estudo foi motivado a partir das observações mencionadas acima e pretende contribuir para o estado do conhecimento da ecologia de peixes recifais tropicais através da avaliação dos fatores responsáveis pela distribuição desses peixes em ambientes do arquipélago Fernando de Noronha. Para isso, o trabalho foi dividido em quatro partes (capítulos) que refletem estudos independentes e auto-explicativos, mas com investigações dentro do tema comum a todos. Como forma de facilitar a submissão dos trabalhos posteriormente para revistas científicas, os capítulos foram escritos de forma objetiva, sucinta e com o mínimo possível de figuras e tabelas, adotando os requisitos e padrões das revistas científicas. Assim, cada capítulo propõe objetivos diferentes acerca do tema geral da tese, fatores que influenciam a distribuição dos peixes recifais, e estão descritos resumidamente abaixo.

Capítulo I. Dinâmica da taxocenose de peixes em um recife contínuo e em áreas não-consolidadas adjacentes no arquipélago Fernando de Noronha, Atlântico Oeste tropical

Apresenta os resultados de um estudo sobre a distribuição em pequena escala dos peixes recifais em dois tipos de substrato (consolidado e não-consolidado) em uma área contínua do arquipélago. Assim, esse estudo avaliou os padrões de distribuição em pequena escala desses peixes e os fatores responsáveis por esses padrões. Além disso, avaliou a

dinâmica populacional entre dois períodos distintos e a influência da complexidade ambiental como determinante da estrutura da taxocenose dos peixes. O manuscrito desse capítulo, intitulado **Dynamics of fish assemblages on a continuous rocky reef and adjacent unconsolidated habitats at Fernando de Noronha archipelago, tropical western Atlantic**, foi submetido a revista *Neotropical Ichthyology* e está apresentado como Anexo 1.

Capítulo II. Efeitos físicos, biológicos e antropogênicos nos peixes recifais de um arquipélago oceânico do Atlântico sudoeste

Apresenta os resultados de um estudo que investigou a influência de fatores físicos, biológicos e antropogênicos na composição da taxocenose de peixes recifais em quatro áreas do arquipélago. Ainda, o trabalho discute como cada um desses fatores tem o potencial de influenciar, de maneiras diferentes, as taxocenoses de peixes e as suas implicações para a área de estudo. O manuscrito desse capítulo, intitulado **Physical, biological and human-induced effects on the reef fishes of an oceanic archipelago in the southwestern Atlantic**, a ser submetido, está apresentado como Anexo 2.

Capítulo III. Associação ao substrato e padrões de uso de microhabitat por peixes em uma ilha oceânica do Brasil

Descreve os resultados de um estudo realizado em quatro áreas do arquipélago que comparou o nível de associação com o substrato recifal de cinco espécies importantes. Além disso, avaliou o nível de significância do uso não-randômico dos substratos particulares e se esses padrões foram determinados pelas preferências alimentares das espécies. O manuscrito desse capítulo, intitulado **Substrate association and patterns of microhabitat use by fishes on a tropical oceanic island of Brazil**, a ser submetido, está apresentado como Anexo 3.

Capítulo IV. Abundância e ecologia comportamental de *Ophioblennius trinitatis* Miranda-Ribeiro, 1919 (Blenniidae) em um arquipélago oceânico do Atlântico Sul

Apresenta os resultados de um estudo que avaliou os padrões de distribuição espacial, uso de habitat, comportamento alimentar, territorial e agonístico da espécie *Ophioblennius trinitatis*. O trabalho visa complementar os outros capítulos realizados em nível de taxocenose, utilizando conhecimentos em nível específico a respeito do grau de dependência e associação ao substrato, e do comportamento dessa espécie sedentária e territorialista. O manuscrito desse capítulo, intitulado **Abundance and behavioral ecology of *Ophioblennius***

***trinitatis* Miranda-Ribeiro, 1919 (Blenniidae) at an oceanic archipelago of the southwestern Atlantic**, a ser submetido, está apresentado como Anexo 4.

Referências

- Aliaume, C., Lasserre, G., Louis, M. (1990). Spatial community organization of fishes in the Turtlegrass Beds of Grand Cul-De-Sac Marin in Guadeloupe French West Indies. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* **23**, 231-250.
- Almany, G. R. (2004). Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juveniles and adult coral reef fishes. *Oecologia* **141**, 105-113.
- Bell, J. D., Galzin, R. (1984). Influence of live coral cover on coral reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series* **15**, 265-274.
- Bellwood, D. R. (1996). The Eocene fishes of Monte Bolca: the earliest coral reef fish assemblage. *Coral Reefs* **15**, 11-19.
- Bellwood, D. R. (1998). What are reef fishes? Comment on the report by Robertson: Do coral reef fish faunas have a distinctive taxonomic structure? *Coral Reefs* **17**, 187-189.
- Bellwood, D. R., Wainwright, P. C. (2002). The history and biogeography of fishes on coral reefs. In *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem* (Sale, P. F., ed.), pp. 5-32, Orlando, Academic Press.
- Bellwood, D. R., Wainwright, P. C., Fulton, C. J., Hoey, A. (2002). Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology* **6**, 557-562.
- Bohnsack, J. A., Ecklund, A. M., Szmant A. M. (1997). Artificial reef research: Is there more than the attraction-production issue? *Fisheries* **22**, 14-16.
- Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* **124**, 255-279.
- Caley, M. J. (1995). Reef fish community structure and dynamics: an interaction between local and larger-scale processes? *Marine Ecology Progress Series* **129**, 19-29.
- Carpenter, K. E., Miclat, R. I., Albaladejo, V. D., Corpuz, V. T. (1981). The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine Reef Fishes. *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium* **2**, 497-502.
- Chabanet, P., Ralambondrainy, H., Amanieu, M., Faure, G., Galzin, R. (1997). Relationship between coral reef substrata and fish. *Coral Reefs* **16**, 93-102.
- Choat, J. H., Bellwood, D. R. (1991). Reef fishes: their history and evolution. In *The Ecology of Fishes on Coral Reefs* (Sale, P. F., ed.), pp. 39-66, San Diego, Academic Press.

- Cohen, A. S., Bills, R., Cocquyt, C. Z., Caljon, A. G. (1993). The impact of sediment pollution on biodiversity in Lake Tanganyika. *Conservation Biology* **7**, 667-677.
- Connell J. H. (1978). Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* **199**, 1302-1310.
- Denny, M. W. (1994). Roles of hydrodynamics in the study of life on wave-swept shores. In *Ecological morphology. Integrative organismal biology* (Wainwright, P. C., Reilly, S. M., eds.), pp. 169-204, Chicago, University of Chicago Press.
- Edgar, G. J., Shaw, C. (1995). The production and trophic ecology and shallow-water fish assemblages in southern Australia I. Species richness, size-structure and production of fishes in Western Port, Victoria. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **194**, 53-81.
- Ferreira, C. E. L., Goncalves, J. E. A., Coutinho, R. (2001). Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environmental Biology of Fishes* **61**, 353-369.
- Floeter, S. R., Krohling, W., Gasparini, J. L., Ferreira, C. E. L., Zalmon, I. R. (2007). Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. *Environmental Biology of Fishes* **78**, 147-160.
- Friedlander, A. M., Parrish, J. D. (1998). Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **224**, 1-30.
- Gratwicke, B., Speight, M. R. (2005). The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology* **66**, 650-667.
- Grossman, G. D., Jones, G. P., Seaman-Jr., W. J. (1997). Do artificial reefs increase regional fish production? A review of existing data. *Fisheries* **22**, 17-23.
- Hemminga, M. A., Duarte, C. M. (2000). *Seagrass Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hixon, M. A. (1991). Predation as a process structuring coral reef fish communities. In *The ecology of fishes on coral reefs* (Sale, P. F., ed.), pp. 475-508, San Diego, Academic Press.
- Hixon, M. A., Beets, J. P. (1993). Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecological Monographs* **63**, 77-101.
- Hixon, M. A., Menge, B. A. (1991). Species diversity: prey refuges modify the interactive effects of predation and competition. *Theoretical Population Biology* **39**, 178-200.
- Hobson, E. S., Chess, J. R. (1978). Trophic relationships among fishes and plankton in the lagoon at Enewetak Atoll, Marshall Islands. *Fisheries Bulletin*, **76**, 133-153.
- Holt, R. D. 1987. Prey communities in patchy environments. *Oikos* **50**: 276-290.

- Jennings, S., Bouille, D. P., Polunin, N. V. C. (1996). Habitat correlates of the distribution and biomass of Seychelles reef fishes. *Environmental Biology of Fishes* **46**, 15-25.
- Jones, G. P., Syms, C. (1998). Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs. *Australian Journal of Ecology* **23**, 287-297.
- Khalaf, M. A., Kochzius, M. (2002). Community structure and biogeography of shore fishes in the Gulf of Aqaba, Red Sea. Helgoland. *Marine Research* **55**, 252-284.
- Letourneur, Y. (1992). Spatial and temporal variability in territoriality of a tropical benthic damselfish on a coral reef (Réunion Island). *Environmental Biology of Fishes* **57**, 377-391.
- Luckhurst, B. E., Luckhurst, K. (1978). Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology* **49**, 317-323.
- MacArthur, R. H., Levins, R. (1964). Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **51**, 1207-1210.
- McCormick, M. I. (1994). Comparison of field methods for measuring surface topography and their associations with a tropical reef fish assemblage. *Marine Ecology Progress Series* **112**, 87-96.
- McGehee, M. A. (1994). Correspondence between assemblages of coral reef fishes and gradients of water motion, depth and substrate size off Puerto Rico. *Marine Ecology Progress Series* **105**, 243-255.
- McManus, J., Miclat, R., Palaganas, V. (1981). Coral and fish community structure of Sombrero Island at Batangas, Philippines. *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium* **2**, 271-280.
- Medeiros, P. R., Grempe, R. G., Souza, A. T., Ilarri, M. I., Sampaio, C. L. S. 2007. Effects of recreational activities on the fish assemblage structure in a northeastern Brazilian reef. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* **2**, 288-300.
- Meier, M. H., Buckley, R., Polovina, J. J. (1989). A debate on responsible artificial reef development. *Bulletin of Marine Science* **44**, 1051-1057.
- Molles, M. C. (1978). Fish species diversity on model and natural reef patches: experimental insular biogeography. *Ecological Monographs* **48**, 289-305.
- Munday, P. L., Jones, G. P., Caley, M. J. (1997). Habitat specialization and the distribution and abundance of coral-dwelling gobies. *Marine Ecology Progress Series* **152**, 227-239.
- Munday, P. L. (2000). Interactions between habitat use and patterns of abundance in coral-dwelling fishes. *Environmental Biology of Fishes* **58**, 355-369.
- Odum, E. P. (1959). *Fundamentals of Ecology* (Sanders, W. B., ed.) Philadelphia, Company.

- Ohman, M. C., Rajasuriya, A. (1998). Relationships between habitat structure and fish communities on coral and sandstone reefs. *Environmental Biology of Fishes* **53**, 19-31.
- Risk, M. J. (1972). Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Research Bulletin* **153**, 1-6.
- Roberts, C. M., Ormond, R. F. G. (1987). Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology Progress Series* **41**, 1-8.
- Robertson, D. R. (1984). Cohabitation of competing territorial damselfishes on a Caribbean coral reef. *Ecology* **65**, 1121-1135.
- Robertson, D. R. (1998). Do coral reef fish faunas have a distinctive taxonomic structure? *Coral Reefs* **17**, 179-186.
- Robertson, D. R., Green, D. G., Victor, B. C. (1988). Temporal coupling of production and recruitment of larvae of a Caribbean reef fish. *Ecology* **69**, 370-381.
- Russel, B. C., Talbot, F. H., Domm, S. (1974). Patterns of colonization of artificial reefs by coral reef fishes. *Proceedings of the 2nd International Coral Reef Symposium* **1**, 207-215.
- Sale, P. F. (1977). Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *American Naturalist* **111**, 337-359.
- Sale, P. F. (1978). Coexistence of coral reef fishes - a lottery for living space. *Environmental Biology of Fishes* **3**, 85-102.
- Sale, P. F. (1980). Assemblages of fishes on patch reefs - predictable or unpredictable? *Environmental Biology of Fishes* **5**, 243-249.
- Sale, P. F. (1991). Reef fish communities: open non-equilibrial systems. In: Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem (Sale, P. F., ed.), pp. 564-598, San Diego, Academic Press.
- Sale, P. F., Douglas, W. A. (1984). Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relation of community structure to reef structure. *Ecology* **65**, 409-422.
- Sale, P. F., Dybdahl, R. (1975). Determinants of community structure for coral reef fishes in an experimental habitat. *Ecology* **56**, 1343-1355.
- Sano, M., Shimizu, M. & Nose, Y. (1984). Changes in structure of coral reef fish communities by destruction of hermatypic corals: observational and experimental views. *Pacific Science* **38**, 51-79.
- Smith, C. L., Tyler, J. C. (1972). Space resource sharing in a coral fish community. *Bulletin of the Natural History Museum* **14**, 125-170.

- Talbot, F. H., Russell, B. C., Anderson, G. R. V. (1978). Coral reef fish communities: unstable, high diversity systems? *Ecological Monographs*, **48**, 425-440.
- Thresher, R. E. (1983). Environmental correlates of the distribution of planktivorous fishes in the One Tree Reef Lagoon. *Marine Ecology Progress Series* **10**, 137-145.
- Wainwright, P. C., Bellwood, D. R., Westneat, M. W. (2002). Ecomorphology of locomotion in labrid fishes. *Environmental Biology of Fishes* **65**, 47-62.
- Wellington, G. M., Victor, B. C. (1985). El Nino mass coral mortality: a test of resource limitation in a coral reef damselfish population. *Oecologia* **68**, 15-19.
- Wood, R. (1999). Reef Evolution. Oxford, Oxford University Press.

Capítulo 1



*Dinâmica da taxocenose de peixes em um recife contínuo e
em áreas não-consolidadas adjacentes no arquipélago
Fernando de Noronha, Atlântico Oeste tropical*

Dinâmica da taxocenose de peixes em um recife contínuo e em áreas não-consolidadas adjacentes no arquipélago Fernando de Noronha, Atlântico Oeste tropical

Resumo

Os ambientes recifais estão entre os ecossistemas mais diversificados do mundo. Vários estudos visando explicar os mecanismos que influenciam a distribuição dos peixes recifais e os fatores responsáveis pela alta diversidade de espécies nesses ambientes foram realizados nas últimas décadas, mas muita controvérsia ainda existe e novas informações são necessárias. O presente trabalho avaliou os fatores relacionados aos padrões de distribuição em pequena escala, a dinâmica temporal e a influência da complexidade ambiental em uma taxocenose de peixes recifais no arquipélago Fernando de Noronha. As variações espaciais das características ambientais foram bastante significativas entre dois tipos de substrato (consolidado e não-consolidado), mas mostraram pouca flutuação temporal. As variações das espécies refletiram esse mesmo padrão espacial, mas flutuações temporais significativas foram observadas, principalmente devido às diferenças na abundância de jovens. A complexidade ambiental teve uma influência positiva na riqueza e diversidade e em menor grau na abundância. O presente trabalho fornece evidências de como a complexidade ambiental é um importante determinante da riqueza de espécies em uma área contínua, sem presença de barreiras geográficas.

Palavras-chave: Atlântico Oeste, complexidade, distribuição, Fernando de Noronha, peixes.

Abstract

Reef environments are amongst the most diverse ecosystems in the world. Many studies attempting to explain the mechanisms which influence reef fish distribution and the factors responsible for high species diversity in these environments were accomplished in the last decades, but much controversy still exists and more information is, therefore, necessary. The present study evaluated the processes related to small-scale patterns of distribution, temporal dynamics and the influence of habitat complexity on an assemblage of reef fish in Fernando de Noronha Archipelago. Spatial variations of

microhabitat characteristics were highly significant between two substrate types (consolidated and unconsolidated), but showed small temporal fluctuation. Species fluctuated accordingly to this spatial pattern, but significant temporal fluctuations were observed, particularly due to differences in the abundances of juveniles. Habitat complexity had a major positive influence on species richness and diversity, and to a less extent, in the abundance. The present study provides evidence on how habitat complexity acts as an important determinant of species richness in a continuous area, where geographical barriers are lacking.

Key Words: complexity, distribution, Fernando de Noronha, fishes, West Atlantic.

Introdução

Os peixes recifais estão entre os maiores exemplos de coexistência de vários organismos em um espaço relativamente confinado (Choat & Bellwood, 1991; Bellwood & Wainwright, 2002). Vários autores se preocuparam em averiguar os processos que têm o potencial de influenciar a distribuição dos peixes recifais em vários ambientes do mundo (Russel et al., 1974; Sale, 1977; Luckhurst & Luckhurst, 1978; Sale, 1978; Talbot et al., 1978; Sale, 1980; Wellington & Victor, 1985; Hixon, 1991; Denny, 1994; Chabanet et al., 1997; Ferreira et al., 2001; Floeter et al., 2007).

Apesar dos processos responsáveis terem divergido bastante entre os estudos, demonstrando, assim, uma grande inconstância entre diferentes áreas, os resultados desses trabalhos podem ser categorizados em duas linhas gerais. A primeira defende que a distribuição e estrutura das taxocenoses de peixes são mantidas em equilíbrio devido à competição interespecífica constante que segrega os nichos. Dessa forma, essas taxocenoses são influenciadas positivamente por fatores como a complexidade estrutural do ambiente (Risk, 1972; Luckhurst & Luckhurst, 1978; Roberts & Ormond, 1987; Jennings et al., 1996; Chabanet et al., 1997; Ohman & Rajasuriya, 1998; Ferreira et al., 2001) e a diversidade da composição bêntica (Carpenter et al., 1981; Bell & Galzin, 1984; Sano et al., 1984; Aliaume et al., 1990; Cohen et al., 1993; Edgar & Shaw, 1995; Hemminga & Duarte, 2000; Ferreira et al., 2001; Khalaf & Kochzius, 2002). Outra linha de pensamento defende que fatores aleatórios são os mais importantes determinantes das assembléias, e que a composição das taxocenoses varia espacialmente e temporalmente devido, principalmente, aos fatores estocásticos que

atuam sobre as populações dos peixes nas fases pré-recrutamento (Russel et al., 1974; Sale, 1974, 1977; Talbot et al., 1978; Sale, 1980).

A maioria dos estudos que avaliou a distribuição dos peixes comparou a composição das taxocenoses entre ambientes isolados. Poucos trabalhos investigaram a distribuição em pequena escala dos peixes em um ambiente contínuo, sem barreiras limitando a distribuição das espécies. Como evidenciado por Nanami & Nishihira (2003), os fatores responsáveis pela composição e distribuição dos peixes em ambientes contínuos podem ser diferentes daqueles de ambientes isolados e precisam ser avaliados separadamente.

Esse trabalho tem por objetivo: 1) avaliar os padrões de distribuição em pequena escala de uma taxocenose de peixes recifais em um ambiente contínuo e determinar os fatores responsáveis por esses padrões; 2) avaliar a dinâmica temporal da taxocenose de peixes; 3) avaliar a influência da complexidade ambiental na distribuição e composição da taxocenose de peixes.

Material e métodos

Area de estudo

O presente trabalho foi desenvolvido no arquipélago Fernando de Noronha (32°25'W 03°51'S), localizado a aproximadamente 545 km de distância do estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil, Atlântico Oeste (Figura 1). O arquipélago consiste de um conjunto de ilhas, rochedos e ilhotas que, juntos, abrangem uma área de 26 km², sendo que a ilha principal sozinha ocupa uma área de 18,4 km² e representa cerca de 90% da área total do arquipélago (Ferreira et al., 1990). Esse conjunto representa a parte emersa de um vasto cone vulcânico, cuja base está localizada a cerca de 4.000 m de profundidade e que possui diâmetro de 60 km. O cone vulcânico faz parte da Dorsal Mediana do Atlântico, uma cadeia de montanhas submersas que divide ao meio o oceano Atlântico, desde a Antártida até o Ártico, em uma extensão superior a 15.000 km (Ferreira et al., 1990).

As marés são semi-diurnas com amplitude de 3,2 m durante as marés de sizígia (luas cheia e nova) e 2 m durante as marés de quadratura (luas crescente e minguante). (Eston et al., 1986).

O clima no arquipélago é tropical oceânico com duas estações bem definidas e baixa flutuação anual de temperatura (Figura 2). A estação chuvosa ocorre de Janeiro a

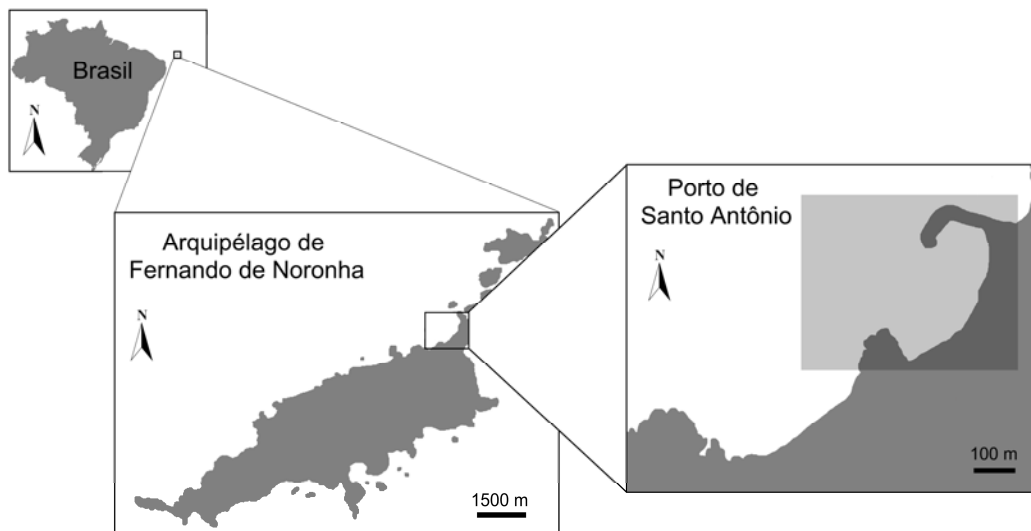


Figura 1 Localização do arquipélago Fernando de Noronha na costa Nordeste do Brasil, Atlântico Oeste, evidenciando a praia do Porto de Santo Antônio onde foram feitas as amostragens.

Junho, enquanto no restante do ano predomina uma estação seca, com baixa ocorrência de chuvas. A pluviosidade média anual é de 1300 mm, com os maiores índices ocorrendo entre Março e Junho e estiagem, principalmente, entre Agosto e Janeiro. A umidade relativa do ar é constante, com média anual de 81% (Ferreira et al., 1990).

As amostragens foram realizadas na praia do Porto de Santo Antônio, uma baía semi-fechada protegida em sua porção nordeste por uma barreira artificial de pedras que atuam como quebra-mar (Figura 1). A área é caracterizada pela presença de um platô recifal bem definido com regiões recifais em mosaico intercaladas por regiões arenosas. A praia é uma Área de Proteção Ambiental com acesso livre aos moradores e visitantes do arquipélago, porém de uso limitado.

Pontos de amostragem

As amostragens das características ambientais e da taxocenose dos peixes foram realizadas em dois tipos de substrato: consolidado e não-consolidado. O substrato consolidado foi considerado aquele na qual a área superficial de amostragem era dominada por rochas, enquanto no substrato não-consolidado predominavam elementos como areia e cascalho. Um total de 30 pontos (15 para cada tipo de substrato) foi amostrado, sempre durante o dia (entre 08:00 e 16:00) durante o mês de Maio 08, e esse

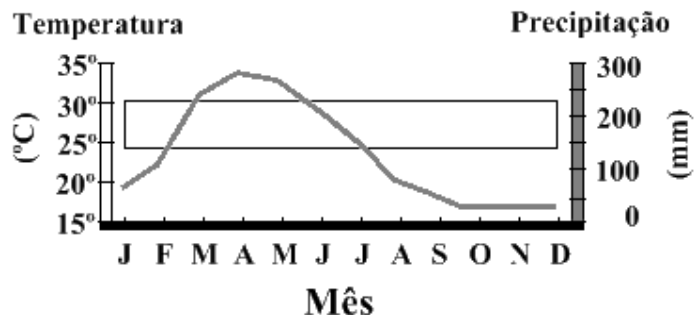


Figura 2 Temperatura e precipitação média anual típica no arquipélago Fernando de Noronha. Modificado de: Fernando de Noronha online (disponível em: <http://www.noronha.com.br>).

padrão foi repetido em Outubro 08. Os pontos de amostragem foram escolhidos de forma que atendessem a dois critérios gerais: apresentar pelo menos 70% de predominância de rochas (consolidado) ou areia e cascalho (não-consolidado) (estimado visualmente), e estar separado pelo ponto vizinho por pelo menos 5 m de distância.

Os pontos selecionados foram marcados utilizando um aparelho GPS (Garmin etrex Legend) durante o mês de Maio, o que permitiu que as amostragens em Outubro fossem realizadas nos mesmos pontos. Os pontos amostrados e as coordenadas geográficas de cada ponto estão descritos na Figura 3 e na Tabela 1, respectivamente. A utilização de pontos amostrais fixos foi escolhida devido ao fato das amostragens realizadas em pontos aleatórios durante diferentes períodos serem menos eficientes para medir mudanças do ambiente, devido à condição de mosaico dos ambientes recifais. Além disso, pontos aleatórios necessitam de uma amostragem maior para se obter o mesmo nível de confiança estatística das amostragens repetidas em pontos permanentes. Assim, a utilização de pontos permanentes oferece uma maior quantidade de informações e maior consistência (Rogers et al., 1994).

Caracterização ambiental

Cinco variáveis, que estão entre os mais importantes fatores ambientais com o potencial de influenciar a distribuição dos peixes (Almany, 2004; Floeter et al., 2007), foram avaliadas. As variáveis amostradas representaram duas medidas de complexidade estrutural (complexidade topográfica e número de fendas), duas medidas da tridimensionalidade do ambiente (altura do substrato e profundidade) e a composição bêntica do substrato. Essas variáveis foram amostradas em uma área de 1 m² no centro

da área de abrangência onde foram realizados os censos dos peixes (aqui denominada área pequena; Figura 4a). Os métodos de amostragem de cada variável estão detalhados abaixo.

Tabela 1 Georreferenciamento dos pontos amostrais de dois tipos de substrato onde foram realizados os censos visuais e a caracterização ambiental na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. Ver Figura 3 para referência adicional.

Pontos	Substrato			
	Não-consolidado		Consolidado	
	Lat. (S)	Long. (O)	Lat. (S)	Long. (O)
1	3°50'3.76"	32°24'5.79"	3°50'6.56"	32°24'6.53"
2	3°50'4.51"	32°24'6.89"	3°50'6.04"	32°24'7.90"
3	3°50'5.07"	32°24'7.04"	3°50'6.77"	32°24'7.61"
4	3°50'5.54"	32°24'7.18"	3°50'7.19"	32°24'7.18"
5	3°50'4.49"	32°24'7.64"	3°50'7.81"	32°24'8.45"
6	3°50'5.17"	32°24'7.91"	3°50'8.61"	32°24'8.13"
7	3°50'6.11"	32°24'8.57"	3°50'7.89"	32°24'10.37"
8	3°50'5.72"	32°24'8.94"	3°50'7.92"	32°24'10.89"
9	3°50'6.67"	32°24'9.05"	3°50'8.81"	32°24'10.63"
10	3°50'5.36"	32°24'9.38"	3°50'10.38"	32°24'9.57"
11	3°50'6.00"	32°24'9.58"	3°50'10.22"	32°24'10.38"
12	3°50'7.07"	32°24'9.79"	3°50'11.22"	32°24'11.14"
13	3°50'7.07"	32°24'10.54"	3°50'10.14"	32°24'11.39"
14	3°50'7.80"	32°24'9.84"	3°50'9.15"	32°24'11.88"
15	3°50'7.95"	32°24'11.75"	3°50'9.95"	32°24'12.35"

A complexidade topográfica (rugosidade) é uma medida da área superficial do substrato e representa, portanto, uma medida da arquitetura do ambiente físico. Essa variável foi avaliada usando uma corrente de um metro de comprimento (*chain link method*; Luckhurst & Luckhurst, 1978). Na área menor, a corrente portando argolas de 5 cm foi posicionada de forma a se ajustar aos contornos e fendas do substrato e o índice de rugosidade foi calculado a partir da razão entre uma medida da corrente estendida horizontalmente (i.e. 100 cm) e a sua medida contornando o substrato. Assim, quanto maior o índice obtido, maior a complexidade topográfica do substrato.

As fendas nos recifes são locais utilizáveis por várias espécies de peixes como abrigo permanente ou como refúgio temporário (Ferreira et al., 2001). Em cada ponto amostral foram contadas as fendas localizadas na área de abrangência de cada área pequena. O tamanho de cada fenda, medida tomada como sendo o maior comprimento da abertura da fenda, foi registrado. Posteriormente, as fendas foram categorizadas em

quatro classes de tamanho (fendas 1-5 cm; fendas 6-10 cm; fendas 11-20 cm; fendas >20 cm). As fendas maiores que 50 cm não foram quantificadas.



Figura 3 Pontos de amostragem em dois tipos de substrato na Praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. Ver Figura 1 para localização da área e Tabela 1 para coordenadas dos pontos.

A altura do substrato é uma variável importante por caracterizar áreas com o potencial de abrigar vários organismos, incluindo os peixes (Gratwicke & Speight, 2005). Para avaliar a altura do substrato, foram realizadas medidas lineares verticais dos organismos sésseis do substrato, escolhidos aleatoriamente em três pontos dentro da área pequena. A média obtida entre as três amostragens foi utilizada como representante de cada ponto amostral.

A profundidade de cada ponto amostral foi amostrada medindo a distância vertical do centro da área pequena até a superfície da coluna d'água com uma trena.

A composição do substrato é uma das mais importantes variáveis ambientais, podendo exercer influência direta sobre a diversidade e a abundância de peixes (Carpenter et al., 1981). Essa variável foi amostrada utilizando uma corrente de um metro de comprimento (*chain link transect*; Porter, 1972). Em cada área pequena, a corrente portando argolas de 5 cm foi posicionada de forma a se ajustar aos contornos e fendas do substrato (mesmo procedimento utilizado para averiguar a rugosidade; *ver acima*). Em seguida, foi contado o número de argolas localizado diretamente sobre cada item (*ver abaixo*) e sua proporção posteriormente determinada (Rogers et al., 1994). A composição bêntica foi classificada de acordo com características morfo-funcionais e estabelecidas com base em outros estudos (e.g. Rogers et al., 1994, Ferreira et al., 2001;

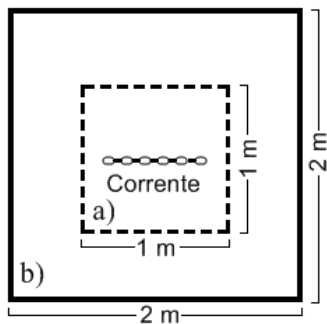


Figura 4 Esquema representativo da área de abrangência onde foram realizados a) a caracterização ambiental (área pequena de 1 x 1 m) e b) os censos visuais dos peixes (área grande de 2 x 2 m) em cada ponto amostral.

Gratwicke & Speight, 2005), e a partir das avaliações-piloto (Tabela 2). A cobertura de cada categoria foi avaliada a partir da proporção de argolas localizadas acima de cada item, com relação ao número total de argolas (i.e. 20), expressa como porcentagem de cobertura em cada censo, calculada a partir de:

$$\%C_i = \frac{n_i}{N} \times 100$$

onde:

$\%C_i$ = porcentagem de cobertura da categoria i

n_i = número de argolas sobre a categoria i

N = número total de argolas no metro

Tabela 2 Categorias utilizadas para o agrupamento dos componentes bênticos amostrados durante a caracterização ambiental de cada ponto amostral na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha.

Categoria	Descrição	Exemplo
Algacalcáreaíncrustante	Alga que secreta uma espessa camada coralinácea.	<i>Lithothamnium</i> sp.
Algamacroscópica	Alga túrgida, não rígida, que se projeta mais de 1 cm sobre o substrato.	<i>Dictiopteris delicatula</i>
Algaturf	Alga túrgida ou filamentosas que não se projetam mais de 1 cm acima do substrato.	<i>Gellidium</i> sp.
Corais	Corais, zoantídeos e hidrocorais	<i>Millepora alcicornis</i>
Outros organismos	Outros invertebrados bênticos (ouriços, esponjas e ascídias)	<i>Tedania agnisi</i>
Rocha	Rocha não coberta por macroorganismos.	-
Areia e cascalho	Areia e cascalho desprovidos de organismos.	-

Para fins práticos, o termo ‘complexidade ambiental’ foi adotado para se referir à complexidade física e tridimensional, conjuntamente com a composição bêntica do ambiente. Por outro lado, o termo ‘complexidade estrutural’ foi usado para se referir estritamente à complexidade física estrutural (arquitetura do substrato), independentemente da tridimensionalidade ou da composição bêntica.

Avaliação da taxocenose de peixes

Para avaliar a taxocenose de peixes, foram realizados censos visuais subaquáticos dentro de uma área de 2,0 x 2,0 m (Gratwicke & Speight, 2005), abrangendo 4 m², e aqui denominada área grande (Figura 4b). A área grande foi escolhida com a finalidade de amostrar uma área cabível a observação de todas as espécies, das menores e crípticas até as grandes e com alta mobilidade (Rogers et al., 1994).

Durante dez minutos, em cada ponto amostral, os indivíduos de cada espécie localizados sobre a área de abrangência da área grande foram quantificados e os seus respectivos tamanhos (ver abaixo) foram registrados em planilhas de PVC. Ao término dessa etapa, dois minutos foram despendidos para uma busca ativa dos peixes crípticos previamente não descritos dentro da área grande (Gratwicke & Speight, 2005). Antes da realização dos censos visuais, um intervalo de dois minutos foi adotado para que os peixes se restabelecessem de eventuais distúrbios causados pela presença inicial do observador. Para minimizar erros de amostragens referentes à identificação, os censos foram sempre realizados pelo mesmo pesquisador. Ainda, para evitar erros referentes à presença humana, os censos foram realizados a uma distância mínima de um metro do perímetro do censo com o observador permanecendo fora da área de abrangência dos censos sempre. Durante todo o estudo, 720 minutos de observação foram despendidos durante os censos visuais.

A identificação das espécies foi feita com base em Humann & DeLoach (2002) e Lieske & Myers (2001). A familiarização das espécies ocorrentes nos pontos de amostragem, a partir de dados pretéritos e durante o reconhecimento da área, sempre realizado antes das amostragens, diminuiu a possibilidade de ocorrência de erros durante a identificação das espécies, visto que, identificações precisas necessitam do conhecimento prévio dos traços morfológicos que distinguem cada espécie. Todavia, descrições anatômicas e padrões de coloração de eventuais espécies que não foram reconhecidas em campo foram registrados para identificação posterior.

O tamanho dos indivíduos (comprimento total: CT) foi estimado visualmente (em cm) como sendo a distância linear entre os extremos anterior e posterior do animal em todos os casos. Durante o reconhecimento da área, uma calibração foi realizada com modelos de peixes (Gust et al., 2001). O tamanho desses modelos foi estimado visualmente a uma distância de um metro e, posteriormente, os valores obtidos foram comparados com os valores reais dos modelos. As amostragens foram então iniciadas quando o nível de acerto se encontrou dentro do limite de $\pm 1,5$ cm de precisão (Gust et al., 2001). Os indivíduos com traços morfológicos específicos de jovem, principalmente coloração (Humann & DeLoach, 2002; Lieske & Myers, 2001), foram categorizados como tal. Além disso, com exceção das espécies crípticas e pequenas, todos os indivíduos menores que 5 cm também foram todos distinguidos como jovens (Ornellas & Coutinho, 1998).

Análise dos dados

Estrutura geral da taxocenose de peixes

A riqueza da taxocenose foi expressa como o número de espécies, a abundância como sendo o número de indivíduos e a densidade populacional como sendo o número de indivíduos de cada espécie. O índice de Shannon, calculado utilizando o software Primer 5, foi utilizado como medida da diversidade da taxocenose. A frequência de ocorrência das espécies, que reflete o número de pontos contendo uma espécie com relação ao número total de pontos amostrados foi calculada a partir de:

$$F\%_y = \frac{p_y \times 100}{P}$$

onde:

$F\%_y$ = frequência de ocorrência da espécie y

p_y = número de pontos contendo a espécie y

P = número total de pontos realizados

sendo:

$F\% > 70\%$ = espécies muito freqüentes

$F\% < 70\% > 30\%$ = espécies comuns

$F\% < 30\% > 10\%$ = espécies esporádicas

$F\% < 10\%$ = espécies raras

Além disso, a abundância relativa, que se refere à contribuição do número de indivíduos de uma espécie com relação ao número total de indivíduos observados foi calculada a partir de:

$$A\%_y = \frac{n_y \times 100}{N}$$

onde:

$A\%_y$ = abundância relativa da espécie y

n_y = número de indivíduos da espécie y

N = número total de organismos nas amostras

Os peixes foram agrupados em categorias tróficas com base na dieta dos adultos de cada espécie (Randall, 1967, Hobson, 1975, Moura, 1998, Ferreira et al., 2004, Floeter et al., 2007). As categorias tróficas adotadas seguiram Ferreira et al. (2004) e estão descritas na Tabela 3. Adicionalmente, as espécies foram agrupadas em três categorias quanto ao uso de habitat e com base em observações comportamentais feitas em campo durante as amostragens (Tabela 4).

Tabela 3 Categorias utilizadas para agrupar, de acordo com os hábitos alimentares das espécies, os peixes amostrados na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha.

Categoria trófica	Descrição	Exemplo
Carnívoros	Alimentam-se de invertebrados e peixes	<i>Cephalopholis fulva</i>
Herbívoros errantes	Alimentam-se de algas e detritos	<i>Acanthurus coeruleus</i>
Herbívoros territoriais	Alimentam-se de algas e detritos cultivados dentro de uma área específica (território) defendida contra outros organismos	<i>Stegastes roacensis</i>
Invertívoros de presas móveis	Alimentam-se primariamente de pequenos invertebrados bênticos (e.g. caranguejos, gastrópodos, etc) associados a substratos consolidados ou não-consolidados	<i>Halichoeres radiatus</i>
Invertívoros de presas sésseis	Alimentam-se primariamente de pequenos invertebrados bênticos sésseis (e.g. corais, esponjas, ascídias, etc) associados a substratos consolidados	<i>Chaetodon ocellatus</i>
Onívoros	Alimentam-se de organismos de origem tanto vegetal quanto animal	<i>Abudefduf saxatilis</i>
Piscívoros	Alimentam-se exclusivamente de peixes	<i>Caranx latus</i>
Plancívoros	Alimentam-se de organismos microplancívoros ou macroplancívoros	<i>Thalassoma noronhanum</i>

Padrões de distribuição das características ambientais e da taxocenose de peixes

As características ambientais foram comparadas entre os dois tipos de substrato e entre os meses de amostragem através de uma análise multivariada de variância (MANOVA) fatorial (tipo III: desenho ortogonal da soma dos quadrados) com dados transformados em $\log(x+1)$ no software Statistica 7. Assim, o efeito dos fatores fixos substrato e mês, e a sua interação, sobre as variáveis rugosidade, número de fendas, altura do substrato, profundidade e cobertura bêntica foi testada. O teste traço de Pillai foi escolhido por ser o mais robusto com relação às violações de homogeneidade de variâncias (Wilkinson et al., 1996). O teste HSD de Tukey foi utilizado para averiguar diferenças *a posteriori* em caso de significância da MANOVA.

Ao menos que descrito diferentemente, todas as análises descritas abaixo incluíram apenas as espécies cuja abundância relativa foi maior que 1% durante todo o período de estudo. No entanto, os valores das espécies com menos de 1% de abundância contribuíram para os valores de riqueza e abundância total.

Tabela 4 Categorias utilizadas para agrupar, de acordo com os hábitos comportamentais das espécies, os peixes amostrados na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha.

Categoria	Descrição
Restritos ao substrato	Espécies que passam a maior parte do tempo (> 95%) diretamente em contato com o substrato; apresentam hábitos sedentários ou demersais
Predominantes no substrato	Espécies que passam grande parte do tempo (> 60%) próximas do substrato; podem apresentar hábitos sedentários ou ativos
Pelágicos	Espécies da coluna d'água que passam pouco tempo (< 10%) próximo do substrato; sempre apresentam hábitos ativos

Uma análise de escalonamento multidimensional não-métrica (nMDS) tendo como base o índice de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957) foi realizada no software Primer 5 para identificar padrões de dissimilaridade entre os substratos e os meses de amostragem. As ordenações que apresentaram valores de *stress* maiores que 0.2 foram interpretadas com cautela. Essa análise foi seguida por uma análise de similaridade (ANOSIM), para averiguar estatisticamente a significância das dissimilaridades entre os grupos. Em caso de significância do ANOSIM, o teste SIMPER foi utilizado para determinar a contribuição de cada variável para a dissimilaridade observada entre os pares de comparação (Clarke, 1993). Para os procedimentos descritos acima, três grupos de variáveis com os dados transformados em $\log(x+1)$ ou raiz quadrada (características

ambientais, densidades populacionais das espécies e densidades dos grupos tróficos) foram analisados separadamente.

Os efeitos dos substratos, dos meses de amostragem, e o termo de interação entre esses dois fatores fixos nas densidades populacionais das espécies, nas classes de tamanho, nos índices e nas categorias tróficas, foram avaliados através de uma série de análises de variância (ANOVA) fatorial (tipo III: desenho ortogonal da soma dos quadrados) com dados transformados em raiz quadrada no software Statistica 7. Em caso de significância, o teste HSD de Tukey foi utilizado para averiguar diferenças *a posteriori*.

Dinâmica temporal da taxocenose de peixes

Para avaliar a magnitude da dinâmica temporal da taxocenose, ou seja, o quanto a estrutura foi modificada temporalmente (entre Maio e Outubro) em cada tipo de substrato, foram avaliados dois índices de constância temporal com base no trabalho de Nanami & Nishihira (2003). Primeiro, a flutuação temporal foi calculada com base no coeficiente de variação (CV) dos dados das espécies em cada tipo de substrato. Um CV maior sugere que as espécies da taxocenose apresentaram maior flutuação nos valores de densidade populacional. Segundo, a estabilidade temporal foi estimada comparando pares de censos utilizando como base uma modificação do índice de Pianka (Pianka, 1973), calculado a partir de:

$$\alpha = \frac{\sum U_{1j} \times \sum U_{2j}}{\sum (U_{1j})^2 \times \sum (U_{2j})^2}$$

onde:

α = estabilidade temporal

U_{1j} = número de indivíduos no censo 1 da espécie j

U_{2j} = número de indivíduos no censo 2 da espécie j

Os pares de censos adotados representaram os mesmos pontos amostrais, porém entre os meses de amostragem diferentes (e.g. Consolidado 1 Maio vs Consolidado 1 Outubro; ver Tabela 1 e Figura 3 para referência adicional). Os dados de todas as espécies foram utilizados em combinação. Os valores resultantes do índice variam entre 0 e 1, onde valores próximos a 1 indicam que o grau de estabilidade temporal é alto, sugerindo uma dinâmica temporal pequena. Para determinar em qual tipo de substrato a

dinâmica temporal é maior, os valores de CV e do índice de Pianka foram comparados a partir do test-T de student (não pareado), calculado no software Statistica 7.

Uso de habitat, sobreposição e segregação espacial

Para avaliar a influência das variáveis ambientais sobre as densidades populacionais das espécies isoladamente, foram feitas análises de regressão múltipla com os dados transformados em raiz quadrada das espécies (variáveis dependentes) e das variáveis ambientais (preditores) no software Statistica 7. Antes da realização das análises a multicolinearidade entre as variáveis independentes foi testada.

Para determinar o grau de sobreposição ou segregação espacial, os valores das espécies (transformado em raiz quadrada) foram correlacionados (correlação de Pearson) no software Statistica 7. Valores positivos igual a 1 sugerem que as espécies apresentam perfeita sobreposição espacial, enquanto valores negativos igual a 1 sugerem que as espécies apresentam perfeita segregação espacial.

Modelos nulos foram utilizados para avaliar o grau de co-ocorrência das espécies no software Ecosim 7.72 (Gotelli, 2000). Matrizes de presença (1) ou ausência (0) das espécies foram construídas para cada tipo de substrato (consolidado e não-consolidado) em cada um dos meses amostrados (Maio e Outubro) totalizando quatro matrizes. Em todas as matrizes cada coluna representou um ponto amostral e cada linha representou uma espécie. Os *C-scores* resultantes de cada matriz foram comparados com histogramas de índices simulados de 5000 comunidades construídas aleatoriamente para cada matriz (Stone & Roberts, 1990). Um *C-score* diferente do esperado ao acaso ($p < 0,05$) mostra que pares de espécies apresentam uma distribuição em tabuleiro, sugerindo que a taxocenose é estruturada competitivamente. Por outro lado, um *C-score* não significativo sugere que as espécies de cada taxocenose não estão competindo por recursos e que sua distribuição não ocorre em forma de mosaico.

Influência da complexidade ambiental na taxocenose de peixes

Um índice agregando as variáveis ambientais amostradas foi criado com a finalidade de facilitar a interpretação das análises. Para isso, pesos diferentes foram dados para cada uma das variáveis a partir dos resultados obtidos em cada um dos pontos de amostragem. A soma dos pesos obtidos resultou no índice de complexidade ambiental (ICA) para cada ponto amostral (Tabela 5). Para calcular o ICA foi utilizada a fórmula:

$$III = I \quad III + III + III + III + III$$

onde:

ICA = índice de complexidade ambiental

sRu = peso obtido para a rugosidade

sCv = peso obtido para a porcentagem de cobertura de organismos vivos

sCr = peso obtido para a porcentagem de cobertura de componentes consolidados (e.g. rocha e rodólitos)

sFe = peso obtido para o número total de fendas

sAs = peso obtido para a altura do substrato

sendo:

ICA < 12 = complexidade baixa

ICA >12 < 20 = complexidade intermediária

ICA > 20 = complexidade alta

Tabela 5 Variáveis utilizadas na avaliação do índice de complexidade ambiental (ICA) com base nos resultados obtidos durante as amostragens na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha.

Variável	Valores resultantes/pesos (scores)				
Rugosidade (cm)	0-10/1	11-20/2	21-30/3	31-40/4	>40/5
Cobertura viva (%)	0-19/1	20-39/2	40-59/3	60-79/4	80-100/5
Componentes consolidados (%)	0-19/1	20-39/2	40-59/3	60-79/4	80-100/5
Fendas (n total)	0-7/1	8-15/2	16-23/3	24-31/4	>32/5
Altura do substrato (cm)	0-10/1	11-20/2	21-30/3	31-40/4	>40/5

Comparações da riqueza, abundância e diversidade da taxocenose de peixes nos dois tipos de substrato utilizando estimativas do ICA foram feitas a partir de análises de co-variância (ANCOVA) (tipo III: desenho ortogonal da soma dos quadrados) com dados transformados em log (x+1) no software Statistica 7. Tipo de substrato foi considerado um fator fixo e os valores do ICA utilizados como a co-variável.

Mapas interpolados foram feitos com os valores de ICA, riqueza, abundância e número de jovens para comparação dos pontos geográficos de cada substrato. Interpolação significa construir novas matrizes de valores em pontos específicos a partir

de uma matriz de dados previamente descrita dos pontos amostrados. Assim, é possível estabelecer valores em proximidade aos pontos já estabelecidos e conferir uma continuidade amostral. No presente estudo, os valores obtidos (Z) foram plotados nas coordenadas geográficas (latitudes: X e longitudes: Y; ver Tabela 1) dos pontos amostrais da área de estudo. Em seguida, os dados foram interpolados seguindo o método de Krigagem linear simples (Kriging), que assume que as médias locais são constantes e de valor muito semelhante à média dos valores conhecidos. A interpolação dos dados foi calculada com o uso do software Surfer 8.

Para avaliar a influência de cada variável ambiental amostrada, uma análise de correspondência canônica foi feita utilizando a matriz de dados das variáveis ambientais (matriz independente) e os valores de densidade de todas as espécies (matriz dependente) (em cada caso $n = 60$) no software Canoco 4.5. Pesos menores foram dados as espécies raras (opção: *downweighting of rare species*). Essa análise é considerada uma técnica multivariada bastante útil para a extração de relações a partir de dados ecológicos, indicando a preferência das espécies pelas variáveis ambientais (ter Braak, 1986; ter Braak & Verdonschat, 1995). O teste de randomização de Monte Carlo (499 permutações sob o modelo reduzido) foi utilizado para identificar a significância das relações observadas.

Para averiguar a relação entre o tamanho das fendas e o comprimento dos peixes (ver acima) foram feitas correlações entre as classes de tamanho das duas variáveis utilizando o coeficiente de Pearson, calculado no software Statistica 7.

Resultados

Estrutura geral da taxocenose de peixes

Um total de 3190 indivíduos distribuídos em 26 espécies e 19 famílias foi registrado durante os dois meses de amostragem (Tabela 6). As famílias com maior número de espécies foram Haemulidae e Scaridae, com três espécies cada, e Pomacentridae, Labridae e Acanthuridae, com duas espécies cada. Uma média ($\pm$ erro padrão: EP) de $8,23 \pm 0,41$ espécies por censo (4 m^2) e $43,9 \pm 3,4$ indivíduos por censo foi observado durante o estudo. O índice de diversidade (Shannon) observado durante o período de estudo foi de $1,51 \pm 0,06$. Considerando os dois estágios de vida, foi encontrado uma média de $7,88 \pm 1,26$ indivíduos jovens e $45,28 \pm 4,77$ indivíduos adultos por censo.

Tabela 6 Abundância e frequência das espécies de peixes, e classificação quanto aos hábitos alimentares e ao uso de habitat a partir de amostragens realizadas na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. A ordem das famílias segue Nelson (2006).

Família/espécie	Categoria trófica	Uso de habitat	n	F%	A%
Ophichthidae					
<i>Myrichthys ocellatus</i> (Lesueur)	IPM	R	1	1,7	0,1
Holocentridae					
<i>Holocentrus adscensionis</i> (Osbeck)	IPM	P	13	13,3	0,4
Aulostomidae					
<i>Aulostomus maculatus</i> Valenciennes	Pi	P	6	10,0	0,2
Serranidae					
<i>Cephalopholis fulva</i> (Linnaeus)	C	P	40	31,7	1,3
Carangidae					
<i>Caranx latus</i> Agassiz	Pi	Pe	5	6,7	0,2
Haemulidae					
<i>Haemulon chrysargyreum</i> Günther	IPM	P	294	18,3	9,2
<i>Haemulon parra</i> (Desmarest)	IPM	P	168	61,7	5,3
<i>Anisotremus surinamensis</i> (Bloch)	IPM	P	3	1,7	0,1
Mullidae					
<i>Pseudupeneus maculatus</i> (Bloch)	IPM	P	33	36,7	1,0
Chaetodontidae					
<i>Chaetodon ocellatus</i> Bloch	IPS	P	23	20,0	0,7
Pomacanthidae					
<i>Pomacanthus paru</i> (Bloch)	O	P	1	1,7	0,1
Pomacentridae					
<i>Abudefduf saxatilis</i> (Linnaeus)	O	Pe	226	50,0	7,1
<i>Stegastes rocasensis</i> (Emery)	HT	P	126	50,0	3,9
Labridae					
<i>Halichoeres radiatus</i> (Linnaeus)	IPM	P	158	81,7	5,0
<i>Thalassoma noronhanum</i> (Boulenger)	IPM	P	1099	98,3	34,2
Scaridae					
<i>Sparisoma amplum</i> (Ranzani)	HE	P	44	33,3	1,4
<i>Sparisoma axillare</i> (Steindachner)	HE	P	89	58,3	2,8
<i>Sparisoma frondosum</i> (Agassiz)	HE	P	48	43,3	1,5
Labrisomidae					
<i>Malacoctenus</i> sp.	IPM	R	273	83,3	8,6
Blenniidae					
<i>Ophioblennius trinitatis</i> Miranda Ribeiro	O	R	76	28,3	2,4
Gobiidae					
<i>Coryphopterus glaucofraenum</i> Gill	Pl	R	17	3,3	0,5
Acanthuridae					
<i>Acanthurus chirurgus</i> (Bloch)	HE	P	339	58,3	10,6
<i>Acanthurus coeruleus</i> Bloch e Schneider	HE	P	80	18,3	2,5
Sphyraenidae					
<i>Sphyraena guachancho</i> (Cuvier)	C	Pe	21	3,3	0,6
Bothidae					
<i>Bothus ocellatus</i> (Agassiz)	C	R	5	6,7	0,2
Ostraciidae					
<i>Lactophrys trigonus</i> (Linnaeus)	O	P	2	3,3	0,1

C: carnívoros; HE: herbívoros errantes; HT: herbívoros territoriais; IPM: invertívoros de presas móveis; IPS: invertívoros de presas sésseis; O: onívoros; Pi: piscívoros; Pl: planctívoros; R: restritos ao substrato; P: predominantes no substrato; Pe: pelágicos.

De acordo com os valores de frequência relativa, três espécies foram categorizadas como muito frequentes (*Thalassoma noronhanum*, *Malacoctenus* sp. e *Halichoeres radiatus*), nove como comuns (*Haemulon parra*, *Acanthurus chirurgus*, *Sparisoma axillare*, *Abudefduf saxatilis*, *Stegastes rocasensis*, *Sparisoma frondosum*, *Pseudupeneus maculatus*, *Sparisoma amplum* e *Cephalopholis fulva*), seis como esporádicas (*Ophioblennius trinitatis*, *Chaetodon ocellatus*, *Acanthurus coeruleus*, *Haemulon chrysargyreum*, *Holocentrus adscensionis* e *Aulostomus maculatus*) e oito como raras (*Bothus ocellatus*, *Caranx latus*, *Coryphopterus glaucofraenum*, *Lactophrys trigonus*, *Sphyræna guachancho*, *Anisotremus surinamensis*, *Myrichthys ocellatus* e *Pomacanthus paru*) (Tabela 6).

As cinco espécies mais abundantes, que representaram 69,7% da abundância total, foram *T. noronhanum*, *A. chirurgus*, *H. chrysargyreum*, *Malacoctenus* sp. e *A. saxatilis*. As outras 21 espécies representaram 30,3% da abundância total (Tabela 6). Além disso, as famílias mais abundantes foram Labridae (1257 indivíduos; 39% da abundância total), Haemulidae (465; 15%), Acanthuridae (419; 13%), Pomacentridae (352; 11%), Labrisomidae (273; 9%) e Scaridae (181; 6%). As outras 13 famílias representaram juntas 7% da abundância total, com 243 indivíduos registrados.

As categorias tróficas com o maior número de indivíduos foram, em ordem decrescente (média $\pm$ EP por censo): invertívoros de presas móveis ($34,03 \pm 3,11$), herbívoros errantes ($10,0 \pm 2,81$), onívoros ($5,08 \pm 0,99$), herbívoros territoriais ($2,1 \pm 0,37$), carnívoros ($1,10 \pm 0,36$), invertívoros de presas sésseis ($0,38 \pm 0,10$), planctívoros ($0,28 \pm 0,24$) e piscívoros ($0,18 \pm 0,06$).

Quanto ao uso de habitat, $5,92 \pm 0,96$ indivíduos por censo foram categorizados como restritos ao substrato, $43,05 \pm 4,35$ como predominantes no substrato e $4,2 \pm 0,87$ como pelágicos.

Padrões de distribuição das características ambientais e da taxocenose de peixes

Diferenças significativas foram observadas nos valores das características ambientais (Tabela 7). Os valores variaram com o tipo de substrato e os meses de amostragem, mas o termo de interação não foi significativo, o que indica que a variação espacial ocorreu independentemente da variação temporal. As diferenças espaciais e sazonais das características ambientais estão ilustradas na Figura 5. Apesar da variação entre os meses ter sido altamente significativa, os valores das características ambientais

flutuaram pouco temporalmente nos testes *a posteriori*, tanto no substrato consolidado quanto no substrato não-consolidado (teste HSD de Tukey).

Tabela 7 Resultados da análise multivariada de variância fatorial (MANOVA) avaliando a influência do substrato e dos meses nos valores de cinco variáveis ambientais (rugosidade, número de fendas, altura do substrato, profundidade e composição bêntica) a partir de amostragens realizadas na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha.

Fonte de variação	Teste	F	Efeito do GL	Erro do GL	P
Substrato	Traço de Pillai = 0,79	15,81	11	46	< 0,001
Mês	Traço de Pillai = 0,72	10,51	11	46	< 0,001
Substrato x mês	Traço de Pillai = 0,26	1,46	11	46	NS

A ordenação dos dados de acordo com a nMDS mostrou um padrão semelhante ao observado acima, onde dissimilaridade foi observada entre os substratos e entre os meses de amostragem, mas com uma magnitude de dissimilaridade maior entre os substratos (Figura 6a). De acordo com o teste ANOSIM, diferenças foram observadas entre o substrato consolidado e não-consolidado em Maio ($R = 0,49$; $p < 0,01$), entre o substrato consolidado e o não-consolidado em Outubro ($R = 0,83$; $p < 0,01$), entre Maio e Outubro no substrato consolidado ($R = 0,18$; $p < 0,05$) e entre Maio e Outubro no substrato não-consolidado ($R = 0,26$; $p < 0,01$). Nos quatro pares de comparação, mais de 70% da dissimilaridade foi atribuída a variações nos valores de profundidade, areia e cascalho, macroalga e turf entre os substratos, e profundidade, turf, areia e cascalho, macroalga e altura do substrato entre os meses (Tabela 8).

A densidade populacional de cada espécie nos dois substratos e nos dois meses avaliados está ilustrada na Figura 7. A maioria das espécies apresentou relativamente pouca variação temporal, sendo as variações espaciais mais acentuadas. Das espécies analisadas, a densidade populacional de sete variou de acordo com o tipo de substrato (Tabela 9). Além disso, a densidade populacional de cinco espécies variou de acordo com os meses de amostragem. O termo de interação só foi significativo para três espécies, sugerindo uma fraca relação entre o tipo de substrato e o mês de amostragem. As variações espaciais foram resultantes dos valores de densidades populacionais sempre maiores no substrato consolidado, enquanto as variações sazonais foram resultantes dos valores de densidades populacionais sempre maiores durante o mês de Maio (Tabela 10).

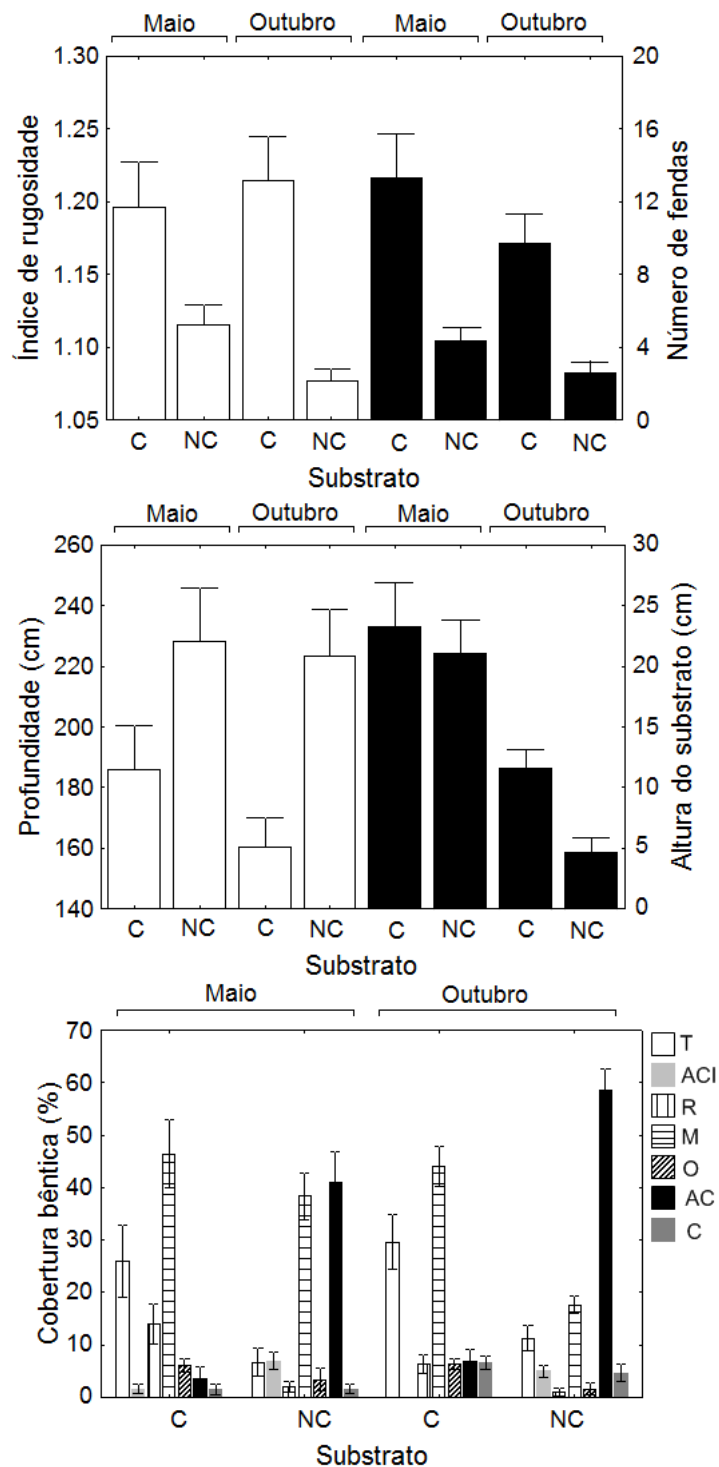


Figura 5 Variação espacial e temporal das características ambientais avaliadas na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. T: alga turf; ACI: alga calcárea incrustante; R: rocha; M: macroalga; O: outros organismos; AC: areia e cascalho; C: corais.

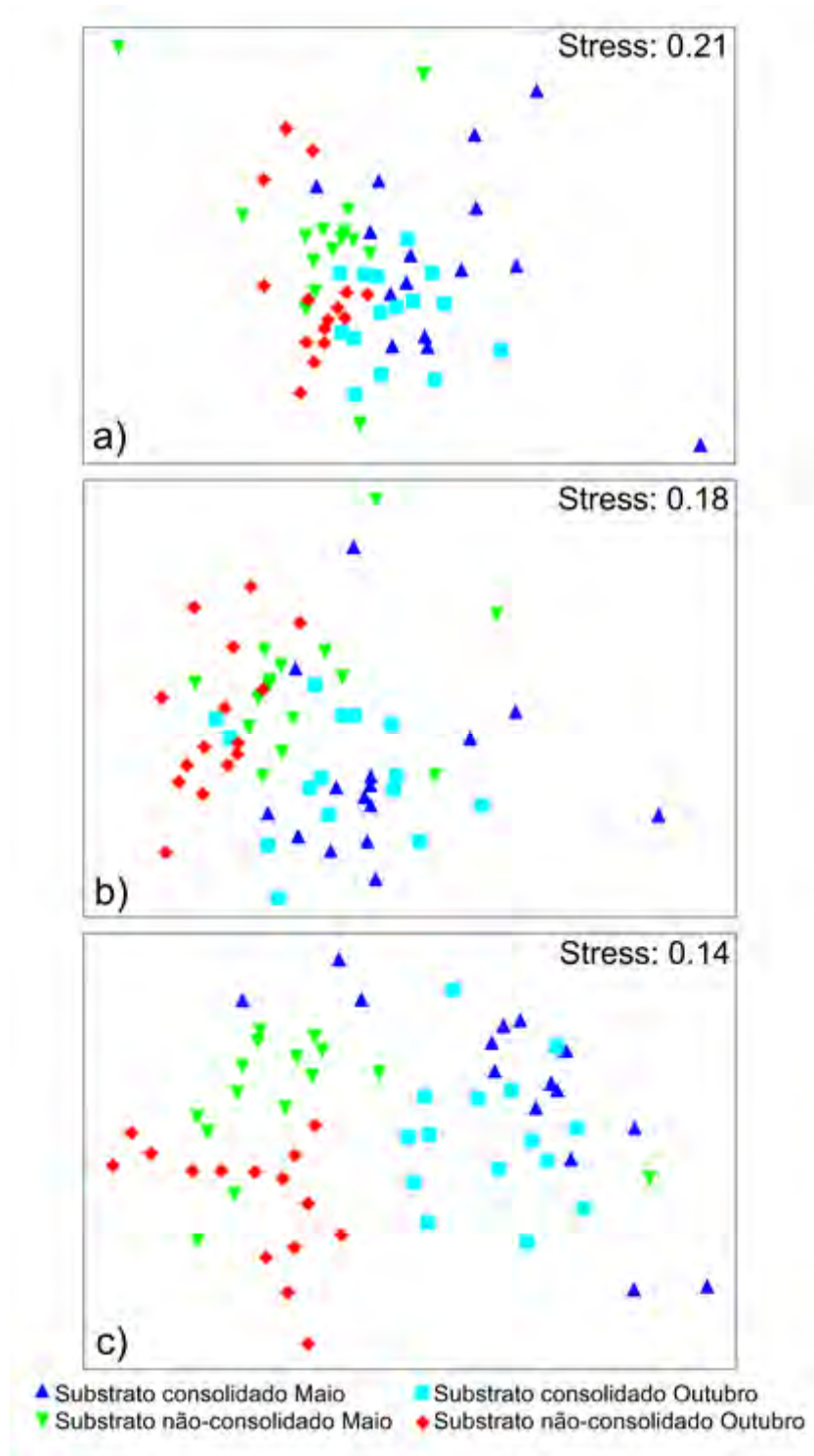


Figura 6 Ordenação multidimensional não métrica (bidimensional) a partir do índice de Bray-Curtis com os valores das a) características ambientais das b) espécies cuja abundância foi >1% e c) dos peixes agrupados em categorias tróficas a partir de amostragens na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha.

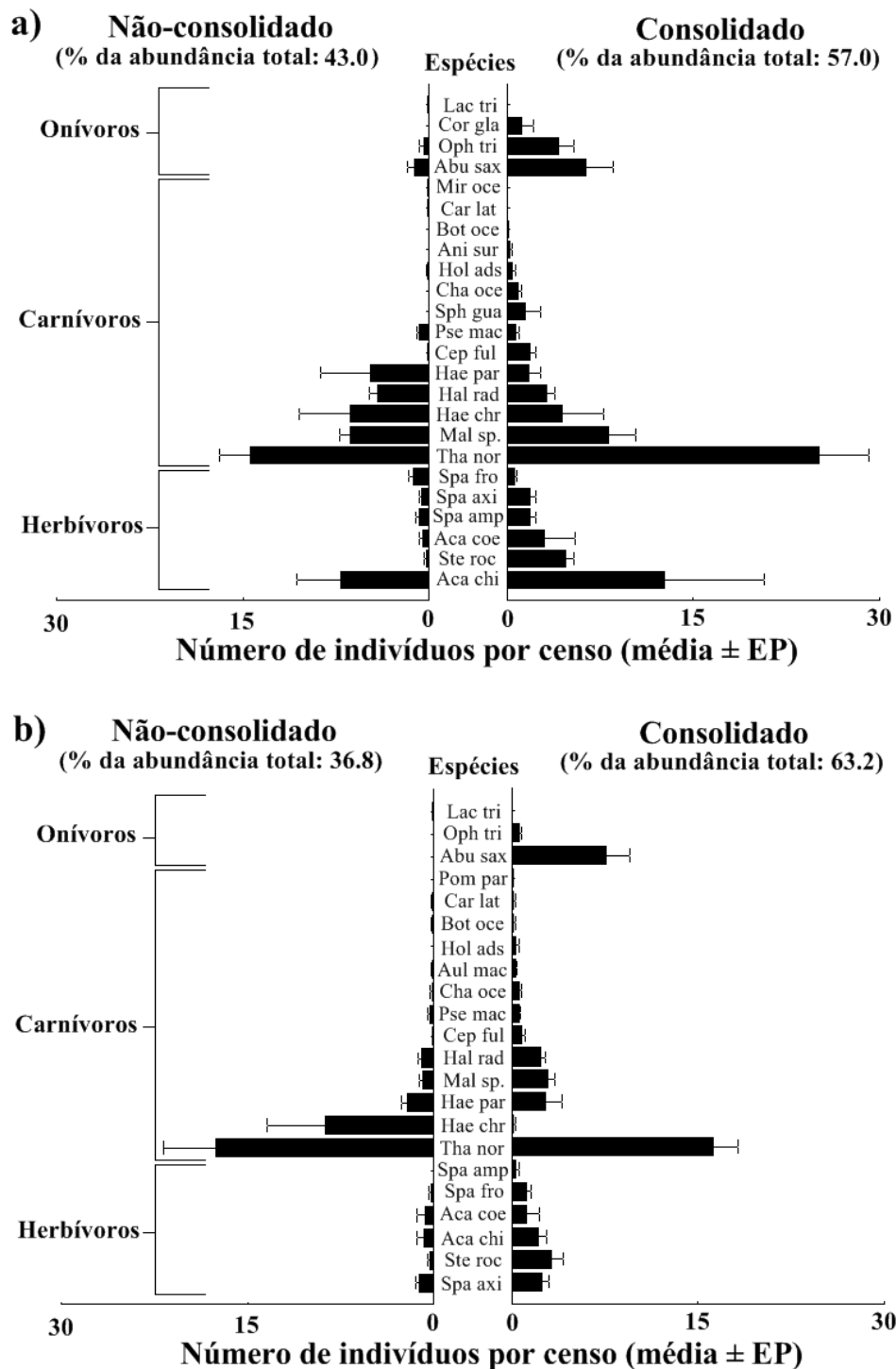


Figura 7 Densidade populacional (média ± EP) das espécies de peixes recifais amostradas em dois tipos de substrato (consolidado e não-consolidado) em a) Maio 2008 e b) Outubro 2008 na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. Os nomes das espécies estão identificados pelas três primeiras letras do gênero e três primeiras letras do epíteto (ver Tabela 6 para referência adicional).

Tabela 8 Contribuição das variáveis ambientais para as dissimilaridades observadas entre os pares de comparação a partir dos resultados do SIMPER com base nos dados amostrados na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. As variáveis que contribuíram menos que 8% não foram incluídas.

Características ambientais	D/DP	Contribuição %	Contribuição acumulada %
M (C x NC) D média: 33,04			
Profundidade	1,32	34,39	34,39
Areia e cascalho	1,69	16,40	50,79
Macroalga	1,45	11,28	62,07
Turf	0,91	10,94	73,02
O (C x NC) D média: 36,10			
Profundidade	1,65	34,15	34,15
Areia e cascalho	2,71	22,86	57,01
Macroalga	1,67	11,76	68,77
Turf	1,23	9,59	78,36
C (M x O) D média: 27,17			
Profundidade	1,33	32,02	32,02
Turf	1,21	15,25	47,28
Macroalga	1,34	13,91	61,18
Altura do substrato	1,67	9,23	70,41
NC (M x O) D média: 25,61			
Profundidade	1,25	41,60	41,60
Areia e cascalho	1,24	15,11	56,70
Macroalga	1,41	12,30	69,00
Altura do substrato	1,59	9,63	78,63

M: Maio; O: Outubro; C: substrato consolidado; NC: substrato não-consolidado; D: dissimilaridade.

Apesar do stress relativamente alto (Stress = 0,21), a ordenação dos dados de acordo com a nMDS mostrou certa dissimilaridade entre os substratos e entre os meses de amostragem com relação às densidades populacionais das espécies (Figura 6b). De acordo com o teste ANOSIM diferenças foram observadas entre o substrato consolidado e não-consolidado em Maio (R = 0,20; $p < 0,01$), entre o substrato consolidado e o não-consolidado em Outubro (R = 0,26; $p < 0,01$), entre Maio e Outubro no substrato consolidado (R = 0,12; $p < 0,05$) e entre Maio e Outubro no substrato não-consolidado (R = 0,28; $p < 0,01$). As espécies *A. saxatilis*, *T. noronhanum*, *A. chirurgus*, *H. chrysargyreum* e *S. rocasensis* foram as principais responsáveis pela dissimilaridade observada entre os substratos nos meses de Maio e Outubro (Tabela 11). As espécies *T. noronhanum*, *H. chrysargyreum*, *Malacoctenus* sp., *A. chirurgus*, *A. saxatilis*, *H. radiatus* e *H. parra* foram as principais responsáveis pela dissimilaridade entre os meses nos substratos consolidado e não-consolidado.

A abundância das categorias tróficas está ilustrada na Figura 8. A abundância de quatro categorias tróficas variou de acordo com o tipo de substrato, mas não com o mês de amostragem, enquanto a abundância de outras três categorias variou apenas de

acordo com o mês de amostragem (Tabela 12). O termo de interação só foi significativo para uma categoria trófica, sugerindo, novamente, que as variações espaciais ocorreram independentemente das variações sazonais. As quatro categorias que mostraram variação espacial significativa foram todas mais abundantes no substrato consolidado (Tabela 13). Além disso, os carnívoros foram mais abundantes em Maio enquanto os piscívoros foram mais abundantes em Outubro.

Tabela 9 Resultados da análise de variância fatorial (ANOVA) avaliando a influência do substrato e dos meses nos valores das espécies cuja abundância foi > 1% a partir de amostragens realizadas na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha.

Espécies	Fonte de variação	SQ	gl	QM	F	P
<i>Abudefduf saxatilis</i>	Substrato	27,36	1	27,36	28,87	< 0,001
	Mês	0,00	1	0,00	0,00	NS
	Substrato x mês	1,70	1	1,70	1,80	NS
	Erro	53,07	56	0,95		
<i>Acanthurus chirurgus</i>	Substrato	1,76	1	1,76	0,65	NS
	Mês	16,17	1	16,17	5,93	<0,05
	Substrato x mês	0,03	1	0,03	0,01	NS
	Erro	152,6	56	2,73		
<i>Acanthurus coeruleus</i>	Substrato	0,90	1	0,90	1,21	NS
	Mês	0,18	1	0,18	0,25	NS
	Substrato x mês	0,20	1	0,20	0,27	NS
	Erro	41,35	56	0,74		
<i>Cephalopholis fulva</i>	Substrato	2,43	1	2,43	21,81	< 0,001
	Mês	0,39	1	0,39	3,47	NS
	Substrato x mês	0,39	1	0,39	3,47	NS
	Erro	6,23	56	0,11		
<i>Chaetodon ocellatus</i>	Substrato	0,81	1	0,81	11,17	< 0,01
	Mês	0,02	1	0,02	0,33	NS
	Substrato x mês	0,12	1	0,12	1,63	NS
	Erro	4,04	56	0,07		
<i>Haemulon chrysargyreum</i>	Substrato	7,12	1	7,12	2,37	NS
	Mês	0,34	1	0,34	0,11	NS
	Substrato x mês	3,41	1	3,41	1,13	NS
	Erro	168,36	56	3,01		
<i>Haemulon parra</i>	Substrato	0,22	1	0,22	0,19	NS
	Mês	0,07	1	0,07	0,06	NS
	Substrato x mês	0,22	1	0,22	0,18	NS
	Erro	67,79	56	1,21		
<i>Halichoeres radiatus</i>	Substrato	0,15	1	0,15	0,59	NS
	Mês	4,53	1	4,53	18,25	< 0,001
	Substrato x mês	1,58	1	1,58	6,36	< 0,05
	Erro	13,90	56	0,25		
<i>Malacoctenus sp.</i>	Substrato	1,97	1	1,97	3,51	NS
	Mês	18,98	1	18,98	33,86	< 0,001
	Substrato x mês	0,64	1	0,64	1,13	NS
	Erro	31,39	56	0,56		
<i>Ophioblennius trinitatis</i>	Substrato	4,76	1	4,76	15,30	< 0,001

Tabela 9 continuação

	Mês	3,54	1	3,54	11,38	< 0,01
	Substrato x mês	1,96	1	1,96	6,30	< 0,05
	Erro	17,41	56	0,31		
<i>Pseudupeneus maculatus</i>	Substrato	0,03	1	0,03	0,31	NS
	Mês	0,15	1	0,15	1,53	NS
	Substrato x mês	0,10	1	0,10	1,06	NS
	Erro	5,34	56	0,10		
<i>Sparisoma amplum</i>	Substrato	0,63	1	0,63	4,88	< 0,05
	Mês	2,16	1	2,16	16,66	< 0,001
	Substrato x mês	0,10	1	0,10	0,81	NS
	Erro	7,26	56	0,13		
<i>Sparisoma axillare</i>	Substrato	2,24	1	2,24	9,79	< 0,01
	Mês	0,41	1	0,41	1,78	NS
	Substrato x mês	0,01	1	0,01	0,06	NS
	Erro	12,79	56	0,23		
<i>Sparisoma frondosum</i>	Substrato	0,05	1	0,05	0,37	NS
	Mês	0,18	1	0,18	1,36	NS
	Substrato x mês	0,99	1	0,99	7,54	< 0,01
	Erro	7,33	56	0,13		
<i>Stegastes rocasensis</i>	Substrato	14,91	1	14,91	53,54	< 0,001
	Mês	0,54	1	0,54	1,93	NS
	Substrato x mês	0,90	1	0,90	3,22	NS
	Erro	15,59	56	0,28		
<i>Thalassoma noronhanum</i>	Substrato	5,95	1	5,95	2,92	NS
	Mês	1,14	1	1,14	0,56	NS
	Substrato x mês	4,24	1	4,24	2,08	NS
	Erro	114,09	56	2,04		

Tabela 10 Resultados dos testes *a posteriori* com base no teste HSD de Tukey avaliando a influência do substrato e dos meses nos valores das espécies cuja abundância foi > 1% a partir de amostragens realizadas na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. Ver Tabela 10 para resultados da ANOVA fatorial. C: substrato consolidado; NC: substrato não-consolidado.

Espécies	Mês		Substrato	
	M	O	C	NC
<i>Abudefduf saxatilis</i>	C > NC	C > NC	NS	NS
<i>Acanthurus chirurgus</i>	NS	NS	NS	NS
<i>Acanthurus coeruleus</i>	NS	NS	NS	NS
<i>Cephalopholis fulva</i>	C > NC	NS	NS	NS
<i>Chaetodon ocellatus</i>	C > NC	NS	NS	NS
<i>Haemulon chrysargyreum</i>	NS	NS	NS	NS
<i>Haemulon parra</i>	NS	NS	NS	NS
<i>Halichoeres radiatus</i>	NS	NS	NS	M > O
<i>Malacoctenus</i> sp.	NS	NS	M > O	M > O
<i>Ophioblennius trinitatis</i>	C > NC	NS	M > O	NS
<i>Pseudupeneus maculatus</i>	NS	NS	NS	NS
<i>Sparisoma amplum</i>	NS	NS	M > O	NS
<i>Sparisoma axillare</i>	NS	NS	NS	NS
<i>Sparisoma frondosum</i>	NS	NS	NS	M > O
<i>Stegastes rocasensis</i>	C > NC	C > NC	NS	NS
<i>Thalassoma noronhanum</i>	NS	NS	NS	NS

Tabela 11 Contribuição das espécies cuja abundância foi maior que 1% para as dissimilaridades observadas entre os pares de comparação a partir dos resultados do SIMPER com base nos dados amostrados na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. As variáveis que contribuíram menos que 8% não foram incluídas.

Espécies	D/DP	Contribuição %	Contribuição acumulada %
M (C x NC) D média: 24,11			
<i>Thalassoma noronhanum</i>	1,49	13,74	13,74
<i>Acanthurus chirurgus</i>	0,91	12,68	26,41
<i>Haemulon chrysargyreum</i>	0,66	8,87	35,28
<i>Stegastes rocasensis</i>	2,60	8,68	43,96
<i>Abudefduf saxatilis</i>	1,15	8,57	52,53
O (C x NC) D média: 20,65			
<i>Abudefduf saxatilis</i>	1,47	16,20	16,20
<i>Thalassoma noronhanum</i>	1,18	14,03	30,22
<i>Haemulon chrysargyreum</i>	0,57	10,96	41,19
<i>Stegastes rocasensis</i>	1,12	8,09	49,28
C (M x O) D média: 21,73			
<i>Thalassoma noronhanum</i>	1,58	12,63	12,63
<i>Abudefduf saxatilis</i>	1,36	11,16	23,79
<i>Acanthurus chirurgus</i>	0,74	10,88	34,67
<i>Malacoctenus</i> sp.	1,06	8,59	43,25
NC (M x O) D média: 20,85			
<i>Thalassoma noronhanum</i>	1,37	16,70	16,70
<i>Haemulon chrysargyreum</i>	0,73	15,65	32,35
<i>Malacoctenus</i> sp.	2,10	13,21	45,56
<i>Acanthurus chirurgus</i>	0,87	12,10	57,66
<i>Halichoeres radiatus</i>	1,54	9,34	67,00
<i>Haemulon parra</i>	0,73	8,71	75,71

M: Maio; O: Outubro; C: substrato consolidado; NC: substrato não-consolidado; D: dissimilaridade

De acordo com a ordenação da nMDS, dissimilaridade foi observada entre os dois tipos de substrato com relação às categorias tróficas, mas pouca ou nenhuma dissimilaridade foi observada entre os meses de amostragem (Figura 6c). De acordo com o teste ANOSIM, diferenças foram observadas entre o substrato consolidado e não-consolidado em Maio ($R = 0,41$; $p < 0,01$) e entre o substrato consolidado e o não-consolidado em Outubro ($R = 0,41$; $p < 0,01$), mas não entre Maio e Outubro no substrato consolidado ($R = 0,08$; $p > 0,05$) e no substrato não-consolidado ($R = 0,16$; $p > 0,05$). Mais de 88% da dissimilaridade entre os dois tipos de substrato ocorreu devido a variações na abundância dos invertívoros de presas móveis, onívoros, herbívoros errantes, herbívoros territoriais e carnívoros durante os dois meses de amostragem (Tabela 14).

Os valores de riqueza e abundância estão ilustrados na Figura 9. A riqueza de espécies, a abundância total de indivíduos e a diversidade variaram de acordo com o

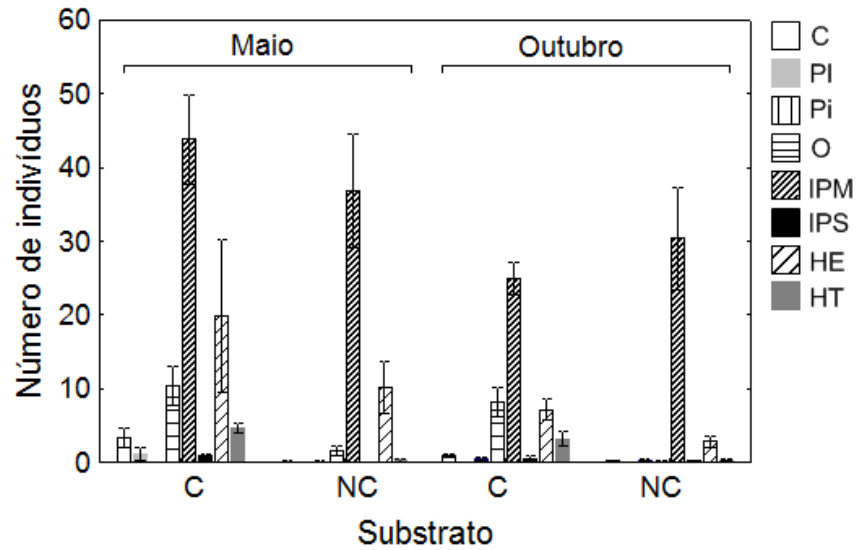


Figura 8 Valores (média $\pm$ EP) dos peixes classificados em 8 categorias tróficas a partir de amostragens feitas em dois tipos de substrato (consolidado: C e não-consolidado: NC) durante dois meses na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. Categorias tróficas = C: carnívoros; PI: planctívoros; Pi: piscívoros; O: onívoros; IPM: invertívoros de presas móveis; IPS: invertívoros de presas sésseis; HE: herbívoros errantes; HT: herbívoros territoriais.

tipo de substrato e quanto ao mês de amostragem (Tabela 15). No entanto o termo de interação só foi significativo para a diversidade. Em ambos os meses (Maio e Outubro), a riqueza foi maior no substrato consolidado (Tabela 16). A abundância foi visivelmente maior no substrato consolidado em Maio, apesar do teste ter indicado que a variação foi apenas quase significativa. A diversidade foi maior também no substrato consolidado, mas somente durante o mês de Outubro. Com relação às variações sazonais, a riqueza e a diversidade foram maiores durante o mês de Maio no substrato não-consolidado e a abundância foi maior durante o mês de Maio no substrato consolidado.

Com relação ao estágio de vida, tanto o número de jovens quanto de adultos variou de acordo com o tipo de substrato, mas somente os jovens com o mês de amostragem (Tabela 15). O termo de interação não foi significativo para os dois estágios. Apesar do valor do teste não ter detectado variações significativas, o número de jovens foi visualmente maior no substrato consolidado durante o mês de Maio (Tabela 16). O número de jovens foi significativamente maior durante o mês de Maio nos dois tipos de substrato. Ainda, apesar da maior abundância de adultos no substrato

consolidado e durante o mês de Maio, diferenças sazonais observadas não foram significativas.

Tabela 12 Resultados da análise de variância fatorial (ANOVA) avaliando a influência do substrato e dos meses nos valores dos peixes classificados em categorias tróficas a partir de amostragens realizadas na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha.

Categorias tróficas	Fonte de variação	SQ	gl	QM	F	P
HE	Substrato	10,22	1	10,22	3,54	NS
	Mês	18,07	1	18,07	6,25	< 0,05
	Substrato x mês	0,07	1	0,07	0,02	NS
	Erro	161,83	56	2,89		
HT	Substrato	14,91	1	14,91	53,54	< 0,001
	Mês	0,54	1	0,54	1,93	NS
	Substrato x mês	0,90	1	0,90	3,22	NS
	Erro	15,59	56	0,28		
IPM	Substrato	1,06	1	1,06	0,35	NS
	Mês	17,84	1	17,84	5,96	< 0,05
	Substrato x mês	2,34	1	2,34	0,78	NS
	Erro	167,68	56	2,99		
IPS	Substrato	0,81	1	0,81	11,17	< 0,01
	Mês	0,02	1	0,02	0,33	NS
	Substrato x mês	0,12	1	0,12	1,64	NS
	Erro	4,04	56	0,07		
O	Substrato	42,91	1	42,91	44,15	< 0,001
	Mês	2,07	1	2,07	2,13	NS
	Substrato x mês	0,12	1	0,12	0,12	NS
	Erro	54,43	56	0,97		
Pl	Substrato	0,25	1	0,25	1,69	NS
	Mês	0,25	1	0,25	1,69	NS
	Substrato x mês	0,25	1	0,25	1,69	NS
	Erro	8,25	56	0,15		
C	Substrato	4,42	1	4,42	18,16	< 0,001
	Mês	0,95	1	0,95	3,92	NS
	Substrato x mês	1,42	1	1,42	5,83	< 0,05
	Erro	13,62	56	0,24		
Pi	Substrato	0,01	1	0,01	0,06	NS
	Mês	0,22	1	0,22	8,18	< 0,01
	Substrato x mês	0,02	1	0,02	0,82	NS
	Erro	1,51	56	0,03		

HE: herbívoros errantes; HT: herbívoros territoriais; IPM: invertívoros de presas móveis; IPS: invertívoros de presas sésseis; O: onívoros; Pl: planctívoros; C: carnívoros; Pi: Piscívoros.

A abundância dos indivíduos categorizados quanto aos hábitos está ilustrada na Figura 10. A abundância das espécies restritas variou de acordo com o tipo de substrato e o mês de amostragem, enquanto a abundância das espécies predominantes variou de acordo com o mês de amostragem e a abundância das espécies pelágicas variou de acordo com o tipo de substrato (Tabela 15). Apenas as espécies pelágicas apresentaram

abundância maior no substrato consolidado e durante os dois meses de amostragem. As espécies restritas foram mais abundantes durante o mês de Maio tanto no substrato consolidado quanto no não-consolidado. As espécies predominantes foram mais abundantes durante o mês de Maio no substrato consolidado, mas essa variação foi apenas quase significativa.

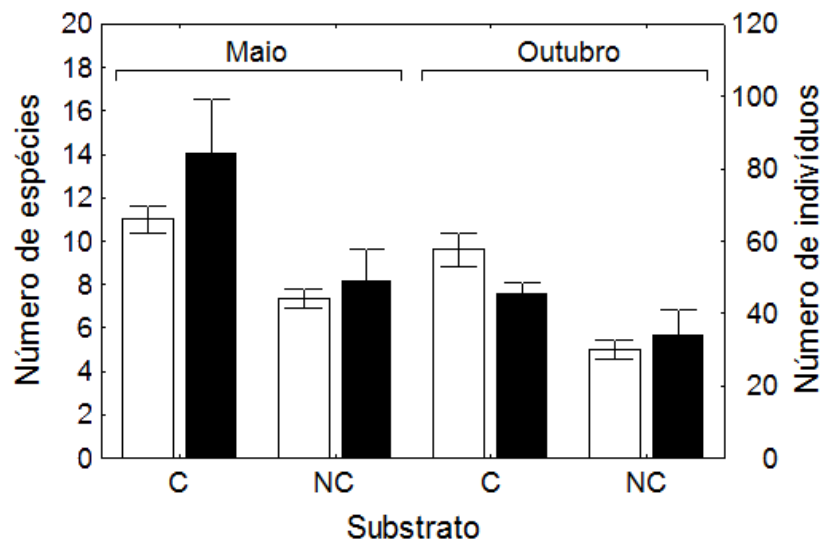


Figura 9 Valores (média $\pm$ EP) de riqueza (□) e abundância (■) da taxocenose de peixes a partir de amostragens feitas em dois tipos de substrato (consolidado: C e não-consolidado: NC) durante dois meses na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha.

Tabela 13 Resultados dos testes *a posteriori* com base no teste HSD de Tukey avaliando a influência do substrato e dos meses nos valores dos peixes classificados em categorias tróficas a partir de amostragens realizadas na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. Ver Tabela 12 para resultados da ANOVA fatorial.

Categoriastróficas	Mês		Substrato	
	M	O	C	NC
HE	NS	NS	NS	NS
HT	C > NC	C > NC	NS	NS
IPM	NS	NS	NS	NS
IPS	C > NC	NS	NS	NS
O	C > NC	C > NC	NS	NS
PI	NS	NS	NS	NS
C	C > NC	NS	M > O	NS
Pi	NS	NS	O > M	NS

Tabela 14 Contribuição dos peixes classificados em categorias tróficas para as dissimilaridades observadas entre os pares de comparação a partir dos resultados do SIMPER com base nos dados amostrados na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. As variáveis que contribuíram menos que 8% não foram incluídas.

Categoriastróficas	D/DP	Contribuição%	Contribuiçãoacumulada%
M (C x NC) D média: 21,75			
IPM	1,21	22,59	22,59
HE	0,89	22,05	44,64
O	1,61	21,29	65,93
HT	2,60	15,51	81,44
C	0,95	11,25	92,69
O (C x NC) D média: 20,82			
IPM	1,45	29,14	29,14
O	1,60	27,60	56,74
HE	1,46	19,12	75,86
HT	1,13	12,95	88,81

M: Maio; O: Outubro; C: substrato consolidado; NC: substrato não-consolidado; D: dissimilaridade; DP: desvio padrão

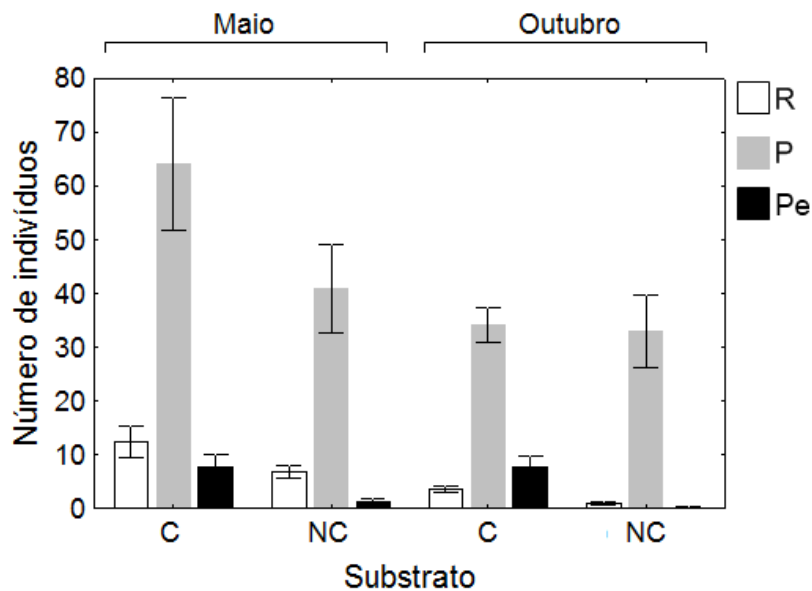


Figura 10 Valores (média ± EP) dos peixes classificados em três categorias quanto ao uso de habitat a partir de amostragens feitas em dois tipos de substrato (consolidado: C e não-consolidado: NC) durante dois meses na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. R: espécies restritas ao substrato; P: espécies predominantes no substrato; Pe: espécies pelágicas.

A estrutura do tamanho das espécies em cada tipo de substrato e nos dois meses amostrados está ilustrada na Figura 11. As espécies *O. trinitatis*, *S. rocasensis* e *T. noronhanum* apresentaram predominância de indivíduos pequenos. Apesar dos números relativamente elevados de jovens dessas duas últimas espécies, esse padrão reflete uma estrutura de tamanho restrita, o que é natural para as populações de espécies de pequeno porte. No entanto, espécies como *A. chirurgus*, *H. radiatus*, *S. amplum*, *S. axillare*, *S. frondosum* apresentaram, proporcionalmente ao número de indivíduos maiores, um número elevado de indivíduos pequenos, devido ao número relativamente alto de jovens.

Tabela 15 Resultados da análise de variância fatorial (ANOVA) avaliando a influência do substrato e dos meses nos valores de índices da taxocenose de peixes a partir de amostragens realizadas na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha.

Índices e categorias	Fonte de variação	SQ	gl	QM	F	P
Riqueza	Substrato	256,27	1	256,27	50,37	< 0,001
	Mês	52,27	1	52,27	10,27	< 0,01
	Substrato x mês	3,27	1	3,27	0,64	NS
	Erro	284,93	56	5,09		
Abundância	Substrato	8073,60	1	8073,60	5,96	< 0,05
	Mês	10773,60	1	10773,60	7,95	< 0,01
	Substrato x mês	2184,10	1	2184,10	1,61	NS
	Erro	75891,10	56	1355,20		
Diversidade	Substrato	4,01	1	4,01	33,21	< 0,001
	Mês	1,47	1	1,47	12,14	< 0,001
	Substrato x mês	0,69	1	0,69	5,75	< 0,05
	Erro	6,76	56	0,12		
Jovens	Substrato	6,68	1	6,68	6,59	< 0,05
	Mês	59,57	1	59,57	58,75	< 0,001
	Substrato x mês	1,04	1	1,04	1,02	NS
	Erro	56,78	56	1,01		
Adultos	Substrato	30,69	1	30,69	6,79	< 0,05
	Mês	11,44	1	11,44	2,53	NS
	Substrato x mês	1,56	1	1,56	0,34	NS
	Erro	253,23	56	4,52		
Restritos	Substrato	6,99	1	6,99	9,25	< 0,01
	Mês	27,01	1	27,01	35,76	< 0,001
	Substrato x mês	0,01	1	0,01	0,01	NS
	Erro	42,29	56	0,76		
Predominantes	Substrato	13,82	1	13,82	3,51	NS
	Mês	24,93	1	24,93	6,32	< 0,05
	Substrato x mês	5,11	1	5,11	1,30	NS
	Erro	220,84	56	3,94		
Pelágicas	Substrato	31,92	1	31,92	33,26	< 0,001
	Mês	0,14	1	0,14	0,14	NS
	Substrato x mês	0,68	1	0,68	0,71	NS
	Erro	53,73	56	0,96		

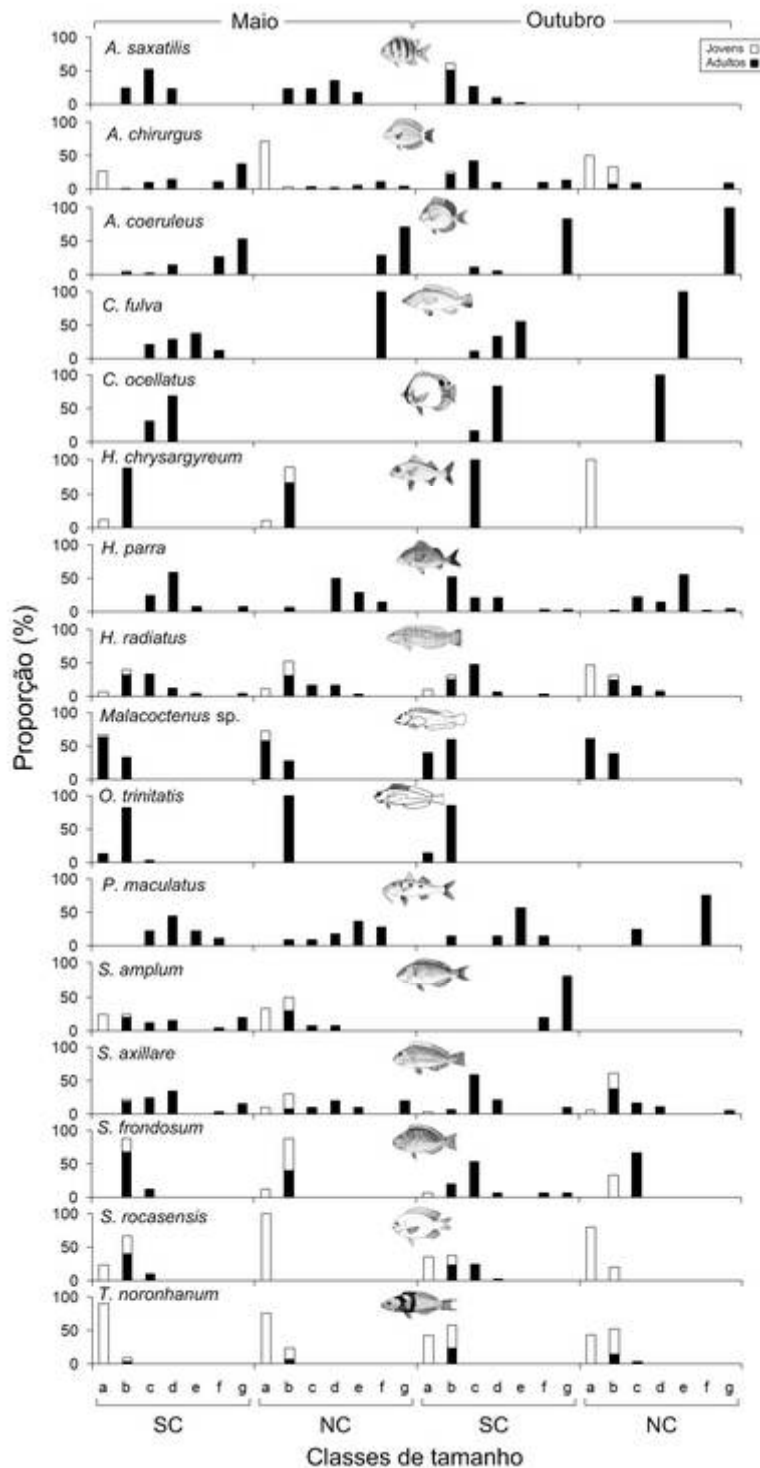


Figura 11 Proporção da estrutura do tamanho das espécies cuja abundância foi maior que 1% em dois tipos de substrato (consolidado: SC e não-consolidado: NC) a partir de amostragens feitas em Maio e Outubro na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. a: 1-5 cm; b: 6-10 cm; c: 11-15 cm; d: 16-20 cm; e: 21-25 cm; f: 26-30 cm; g: > 30cm.

Tabela 16 Resultados dos testes *a posteriori* com base no teste HSD de Tukey avaliando a influência do substrato e dos meses nos valores de índices da taxocenose a partir de amostragens realizadas na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. Ver Tabela 15 para resultados da ANOVA fatorial.

Índices e categorias	Mês		Substrato	
	M	O	C	NC
Riqueza	C > NC	C > NC	NS	M > O
Abundância	C > NC*	NS	M > O	NS
Diversidade	NS	C > NC	NS	M > O
Jovens	C > NC**	NS	M > O	M > O
Adultos	NS	NS	NS	NS
Restritos	NS	NS	M > O	M > O
Predominantes	NS	NS	M > O**	NS
Pelágicas	C > NC	C > NC	NS	NS

NS = não significativo; * $P = 0,05$; ** $P = 0,06$

Quando observadas em conjunto, a estrutura do tamanho foi altamente influenciada pelos elevados valores de jovens (Figura 12). A abundância dos indivíduos 1-5 cm variou de acordo com o mês de amostragem, enquanto a abundância dos indivíduos 6-10 cm e 11-15 cm variou de acordo com o tipo de substrato (Tabela 17). Os indivíduos 1-5 cm foram mais abundantes durante o mês de Maio no substrato consolidado (Tabela 18), enquanto os indivíduos 6-10 cm e 11-15 cm foram mais abundantes no substrato consolidado durante os dois meses.

Dinâmica temporal da taxocenose de peixes

Apesar da baixa variação temporal observada entre os valores da maioria das espécies (ver acima), quando consideradas em conjunto, a magnitude da flutuação temporal (CV) foi significativamente maior no substrato não-consolidado (teste T; $t = -2,06$; GL = 30; $p < 0,05$) (Figura 13). Além disso, a estabilidade temporal (índice de Pianka) foi significativamente maior no substrato consolidado (teste T; $t = 2,22$; GL = 28; $p < 0,05$) (Figura 13).

Uso de habitat, sobreposição e segregação espacial

Os resultados da análise de regressão múltipla mostraram que, isoladamente, as características ambientais explicaram fracamente as variâncias das espécies, sendo fracos preditores das densidades populacionais (Tabela 19). A influência negativa de variáveis como macroalga, areia e cascalho, coral e profundidade está claramente

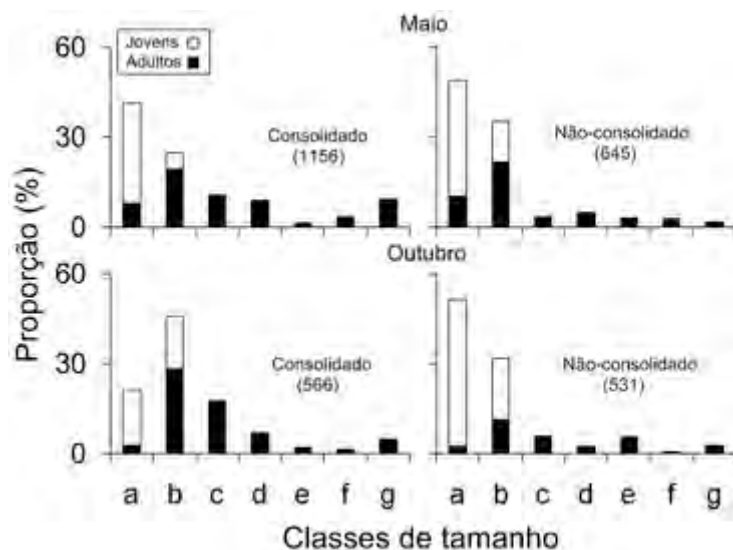


Figura 12 Proporção da estrutura do tamanho das espécies cuja abundância foi maior que 1% em dois tipos de substrato (consolidado: SC e não-consolidado: NC) a partir de amostragens feitas em Maio e Outubro na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. a: 1-5 cm; b: 6-10 cm; c: 11-15 cm; d: 16-20 cm; e: 21-25 cm; f: 26-30 cm; g: > 30cm.

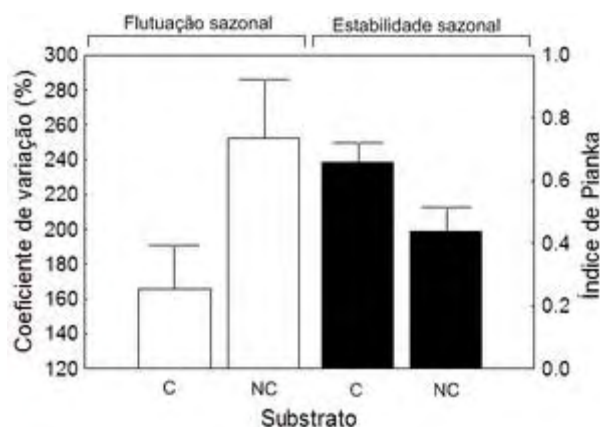


Figura 13 Valores de flutuação (CV) e estabilidade temporal (índice de Pianka) (média $\pm$ EP) que refletem a dinâmica temporal da taxocenose de peixes amostrada na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha.

relacionada ao fato dessas variáveis terem apresentado valores altos nos pontos com substrato não-consolidado, onde o número de espécies e indivíduos foi menor.

A análise de co-ocorrência das espécies mostrou que os C-scores observados não foram maiores do que esperado ao acaso no substrato consolidado em Maio (índice

observado = 6,08; média dos índices simulados = 6,06; $p > 0,05$) e em Outubro (índice observado = 5,48; média dos índices simulados = 5,45; $p > 0,05$), e no substrato não-consolidado em Maio (índice observado = 4,69; média dos índices simulados = 4,69; $p > 0,05$) e em Outubro (índice observado = 4,21; média dos índices simulados = 4,25; $p > 0,05$) (Figura 14).

Pouca segregação espacial foi observada entre as espécies (Tabela 20). As espécies que apresentaram maior sobreposição espacial, entre si e com outras espécies, foram *A. saxatilis*, *A. chirurgus*, *C. fulva* e *S. rocasensis*, mas as relações não foram tão fortes.

Tabela 17 Resultados da análise de variância fatorial (ANOVA) avaliando a influência do substrato e dos meses nos valores dos peixes categorizados em sete classes de tamanho a partir de amostragens realizadas na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha.

Categorias	Fonte de variação	SQ	gl	QM	F	P
Indivíduos 1-5 cm	Substrato	0,46	1	0,46	2,32	NS
	Mês	2,74	1	2,74	13,79	< 0,001
	Substrato x mês	0,03	1	0,03	0,15	NS
	Erro	11,12	56	0,20		
Indivíduos 6-10 cm	Substrato	0,63	1	0,63	6,79	< 0,05
	Mês	0,05	1	0,05	0,55	NS
	Substrato x mês	0,06	1	0,06	0,69	NS
	Erro	5,17	56	0,09		
Indivíduos 11-15 cm	Substrato	3,79	1	3,79	51,34	< 0,001
	Mês	0,02	1	0,02	0,32	NS
	Substrato x mês	0,01	1	0,01	0,02	NS
	Erro	4,14	56	0,07		
Indivíduos 16 a 20 cm	Substrato	2,43	1	2,43	22,21	< 0,001
	Mês	0,42	1	0,42	3,85	NS
	Substrato x mês	0,01	1	0,01	0,02	NS
	Erro	6,14	56	0,11		
Indivíduos 21-25 cm	Substrato	0,01	1	0,01	0,02	NS
	Mês	0,01	1	0,01	0,02	NS
	Substrato x mês	0,01	1	0,01	0,01	NS
	Erro	5,21	56	0,09		
Indivíduos 26-30 cm	Substrato	0,14	1	0,14	1,58	NS
	Mês	0,20	1	0,20	2,22	NS
	Substrato x mês	0,01	1	0,01	0,05	NS
	Erro	4,97	56	0,09		
Indivíduos > 30 cm	Substrato	0,55	1	0,55	3,74	NS
	Mês	0,08	1	0,08	0,52	NS
	Substrato x mês	0,07	1	0,07	0,45	NS
	Erro	8,26	56	0,15		

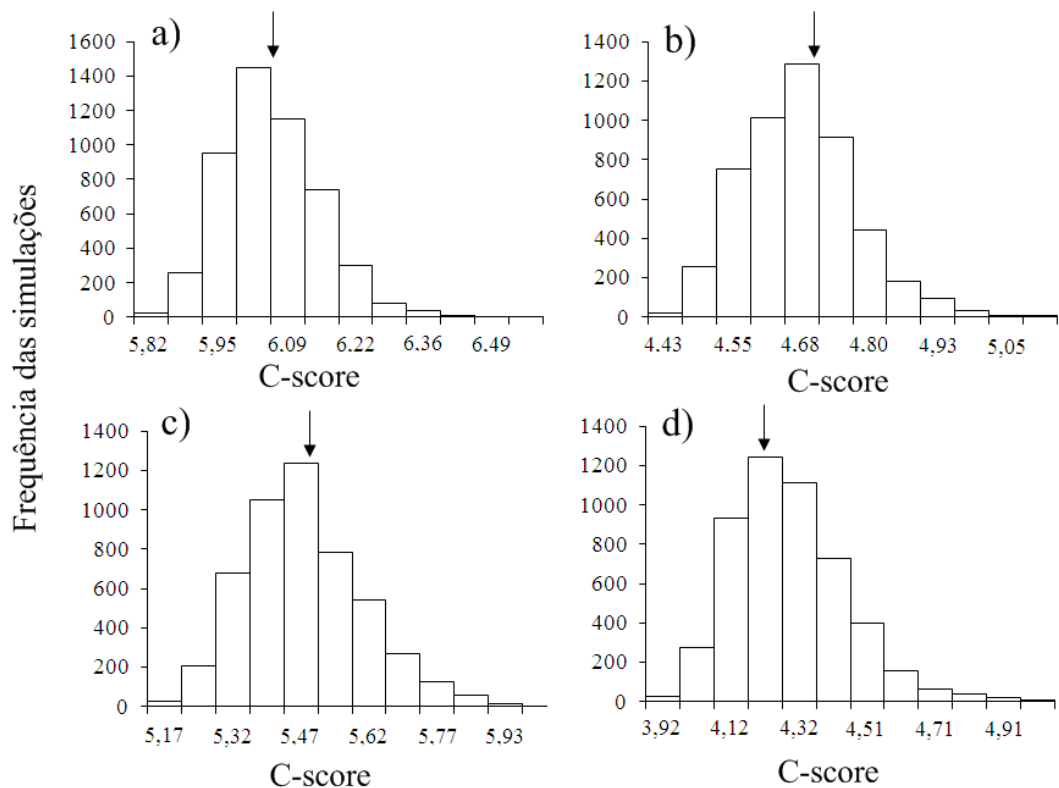


Figura 14 Frequencia das distribuições dos *C-scores* a partir de 5000 simulações que criaram comunidades aleatórias de peixes no substrato consolidado em a) Maio e c) Outubro e no substrato não-consolidado em b) Maio e d) Outubro, a partir de amostras de peixes na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. As setas indicam a média observada. Em todos os casos $p > 0,05$.

Tabela 18 Resultados dos testes *a posteriori* com base no teste HSD de Tukey avaliando a influência do substrato e dos meses nos valores dos peixes categorizados em sete classes de tamanho a partir de amostragens realizadas na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. Ver Tabela 17 para resultados da ANOVA fatorial.

Categorias	Mês		Substrato	
	M	O	C	NC
Indivíduos 1-5 cm	NS	NS	M > O	NS
Indivíduos 6-10 cm	NS	NS	NS	NS
Indivíduos 11-15 cm	C > NC	C > NC	NS	NS
Indivíduos 16-20 cm	C > NC	C > NC	NS	NS
Indivíduos 21-25 cm	NS	NS	NS	NS
Indivíduos 26-30 cm	NS	NS	NS	NS
Indivíduos > 30 cm	NS	NS	NS	NS

Tabela 19 Resultados das análises de regressão múltipla entre os valores de 16 espécies e das características ambientais amostradas na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. As variáveis ambientais que não contribuíram para a variação das densidades populacionais das espécies foram omitidas.

Espécies	Regressão*			Preditores (contribuição para o R ² total)						
	F	P	R ²	Pr	Ma	Co	Ou	AC	Al	Fe
<i>A. saxatilis</i>	3,71	< 0,001	0,46							0,35
<i>A. chirurgus</i>	2,91	< 0,01	0,40	-0,44	-0,60					
<i>A. coeruleus</i>	1,30	NS	0,23							
<i>C. fulva</i>	5,64	< 0,001	0,56		0,38			-0,49		0,33
<i>C. ocellatus</i>	1,72	NS	0,28							
<i>H. chrysargyreum</i>	1,35	NS	0,24							
<i>H. parra</i>	0,71	NS	0,14							
<i>H. radiatus</i>	1,70	NS	0,28							
<i>M. alacotenus</i> sp.	3,10	< 0,01	0,42		-0,73	-0,26			-0,67	
<i>O. trinitatis</i>	12,80	< 0,001	0,75	-0,29	-0,75			-0,77	0,38	
<i>P. maculatus</i>	1,00	NS	0,19							
<i>S. amplum</i>	3,43	< 0,01	0,44			-0,35				
<i>S. axillare</i>	2,36	< 0,05	0,35				-0,36			
<i>S. frondosum</i>	0,92	NS	0,17							
<i>S. rocasensis</i>	7,53	< 0,001	0,63				-0,32	-0,78		
<i>T. noronhanum</i>	1,46	NS	0,25							

*Em todos os casos $gl = 11, 48$

Tabela 20 Resultados da correlação de Pearson indicando padrões de sobreposição espacial (valores positivos) e segregação espacial (valores negativos) entre as espécies de peixes recifais amostradas na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. Valores não significativos (i.e. cujo $p > 0,05$) foram omitidos. Os nomes das espécies estão identificados pelas três primeiras letras do gênero e três primeiras letras do epíteto (ver Tabela 6 para referência adicional).

	Abu sax	Aca chi	Aca coe	Cep ful	Cha oce	Hae chr	Hae par	Hal rad	Mal sp	Ste roc
Abu sax										0,53
Aca chi	0,35									0,27
Aca coe	0,35	0,56								0,27
Cep ful	0,40									0,51
Cha oce	0,33			0,39						0,48
Hae par		0,28				0,27				
Mal sp		0,40								
Oph tri		0,61	0,36	0,31					0,48	0,56
Pse mac						-0,27		0,26		
Spa amp				0,30			-0,26		0,28	
Spa axi	0,27				0,39					0,50
Tha nor				0,26			-0,31			

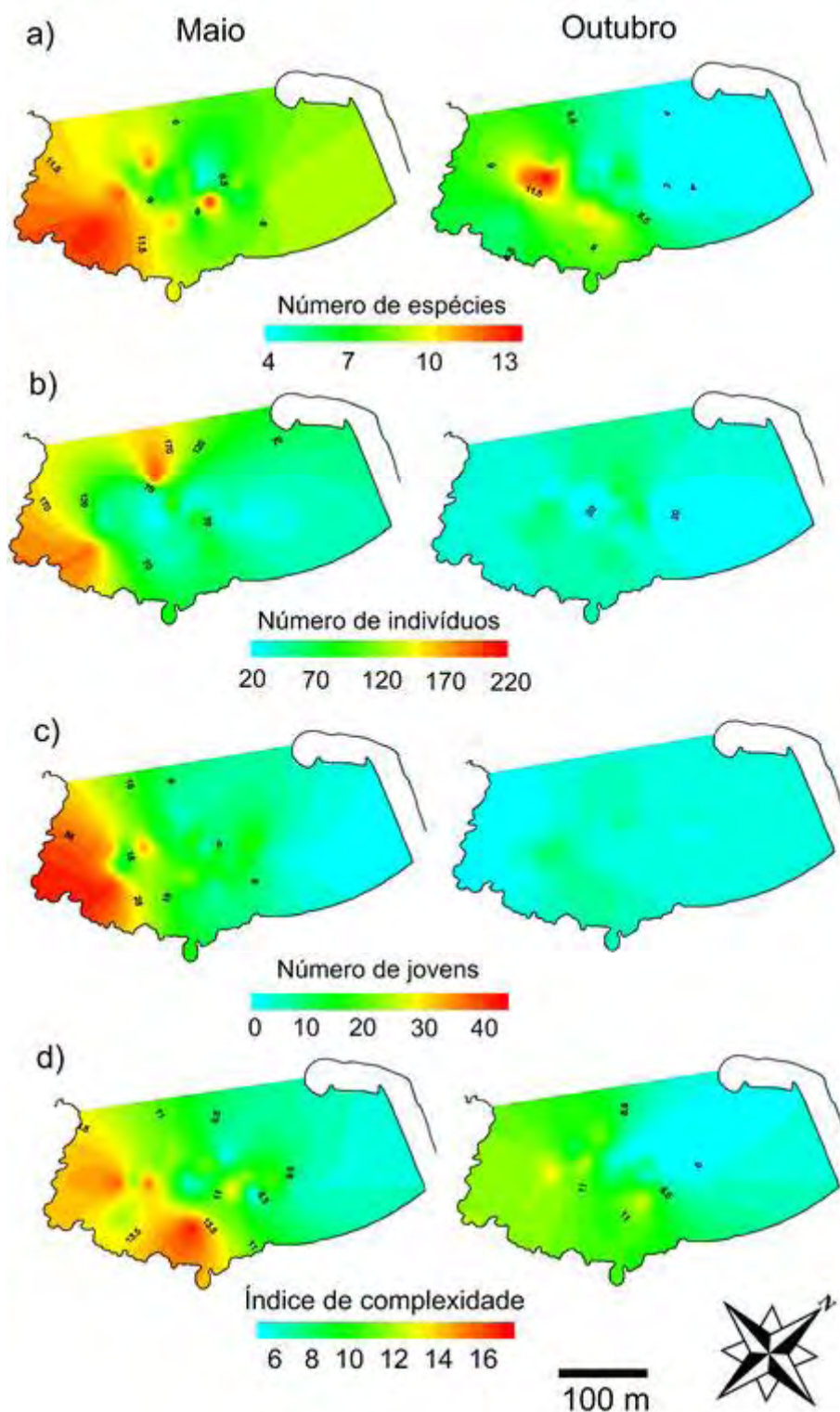


Figura 15 Mapas da a) riqueza, b) abundância de indivíduos, c) abundância de jovens e d) índice de complexidade ambiental (ICA) interpolados utilizando o método de krigagem linear simples a partir de dados amostrados na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha.

Influência da complexidade ambiental na taxocenose de peixes

Com o efeito do ICA levado em consideração, o tipo de substrato teve influência significativa nos valores de riqueza e diversidade (Tabela 21). Isso ocorreu devido ao maior número de espécies observado no substrato consolidado, que obteve os maiores valores de ICA. No entanto, apesar da diferença nos valores de abundância entre os substratos (ver acima), essa variável não foi influenciada significativamente pelo fator substrato.

Mapas com os dados interpolados estão ilustrados na Figura 15. Uma clara relação entre o número de espécies e o ICA pode ser observada comparando os mapas de riqueza e ICA. Essa relação também foi bastante clara com relação à distribuição dos jovens, mas apenas durante o mês de Maio. A relação entre abundância e ICA nos mapas também foi evidente, particularmente durante o mês de Maio, porém em menor grau que as relações previamente descritas. A análise da relação entre riqueza, abundância e diversidade na Figura 16 suporta as observações acima, mostrando que a influência da complexidade ambiental foi positiva para a riqueza e diversidade e teve pouco influência na abundância.

Com relação à análise de correspondência canônica, o teste de randomização de Monte Carlo, utilizado para averiguar a possibilidade do padrão observado não ter ocorrido aleatoriamente, foi significativo (teste de significância de todos os eixos: traço = 0,44; razão F = 1,48; $p < 0,01$). Cumulativamente, os eixos 1 e 2 representaram 49,5% da variância total, com correlações entre as espécies e as variáveis ambientais de 0,84 (eixo 1) e 0,71 (eixo 2). A Figura 17 mostra a ordenação das espécies (pontos) e as variáveis ambientais (setas), de acordo com os valores obtidos durante todo período de amostragem. Pode-se observar que houve uma segregação bastante evidente dos dados, o que refletiu primariamente os dois tipos de substrato analisados, particularmente no eixo 1. Assim, as espécies *C. fulva*, *H. adscensionis*, *C. ocellatus*, *A. saxatilis*, *O. trinitatis* e *S. rocasensis* se correlacionaram fortemente com rugosidade, porcentagem de cobertura de alga turf e rocha, número de fendas e índice de complexidade (que apresentaram maiores valores no substrato consolidado).

Poucas correlações entre o comprimento total dos indivíduos e o comprimento das fendas foram observadas, porém as observações foram relativamente robustas. No substrato consolidado, em Maio, os indivíduos 6-10 cm correlacionaram positivamente com as fendas 1-5 cm ($r = 0,72$) e os indivíduos 21-25 cm correlacionaram positivamente com as fendas > 20 cm ($r = 0,61$). No substrato consolidado, em Outubro,

os indivíduos 1-5 cm correlacionaram positivamente com as fendas 5-10 cm ($r = 0,57$). No substrato não-consolidado, uma correlação foi observada apenas no mês de Maio entre os indivíduos 21-25 cm e as fendas > 20 cm ($r = 0,66$).

Tabela 21 Resultados da análise de co-variância (ANCOVA) avaliando a influência do substrato na riqueza, abundância e diversidade (índice de Shannon) na taxocenose de peixes a partir de amostragens realizadas na praia do Porto de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha. A covariável utilizada foi índice de complexidade ambiental (ICA).

	Fonte de variação	SQ	gl	QM	F	P
Riqueza	Substrato	39,76	1	39,76	7,77	$< 0,01$
	ICA	48,78	1	48,78	9,53	$< 0,01$
	Erro	291,69	57	5,12		
Abundância	Substrato	827,3	1	827,3	0,54	NS
	ICA	2355,8	1	2355,8	1,55	NS
	Erro	86492,94	57	1517,42		
Diversidade	Substrato	0,63	1	0,63	4,42	$< 0,05$
	ICA	0,74	1	0,74	5,19	$< 0,05$
	Erro	8,18	57	0,14		

Discussão

Estrutura geral da taxocenose de peixes

Famílias típicas de ambientes recifais (i.e. Acanthuridae, Haemulidae, Labridae, Pomacentridae, Scaridae e Labrisomidae) (Choat & Bellwood, 1991; Bellwood & Wainwright, 2002) foram as mais representativas, tanto em número de espécies quanto em número de indivíduos.

O número de espécies identificados no presente estudo representou aproximadamente 19% das espécies de peixes ósseos catalogadas no arquipélago Fernando de Noronha (a partir de registros não publicados). Ilarri (2008) realizou transectos lineares em sete ambientes do arquipélago em profundidades similares ao do presente trabalho ($< 2,5$ m) e, apesar de ter registrado um número maior de famílias (27 contra 19), espécies (50 contra 26) e indivíduos (12958 contra 3190), os números observados pela autora por ambiente foram consistentes com os do presente trabalho. Na praia do Porto, particularmente, a autora identificou 1274 indivíduos pertencentes a 23 espécies e 15 famílias, valores menores que o do presente trabalho, mesmo considerando a inclusão dos peixes cartilaginosos nos resultados. No entanto, apesar de ter utilizado uma metodologia diferente, o número médio de espécies ($9,0 \pm 1,87$) e

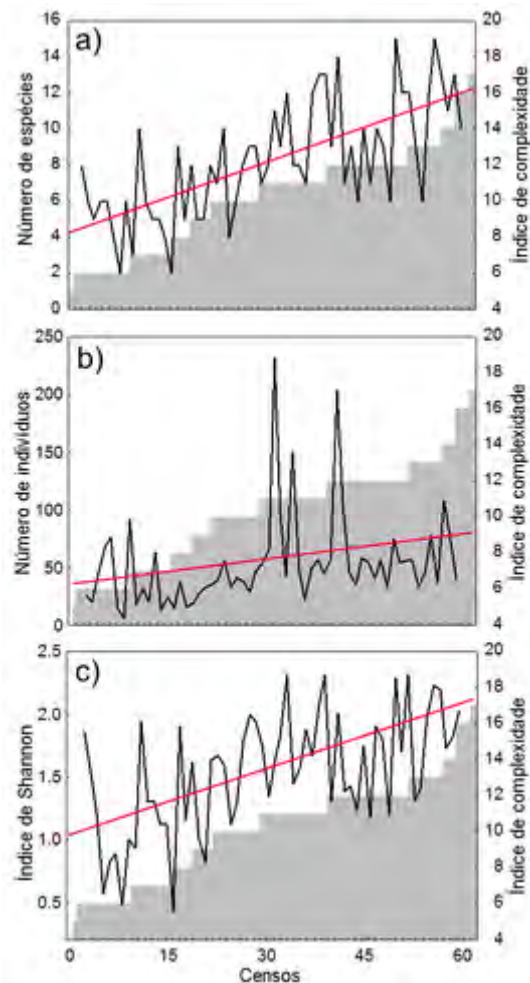


Figura 16 Relação entre a) riqueza, b) abundância e c) diversidade (índice de Shannon) com a complexidade ambiental (índice de complexidade ambiental: ICA) a partir de amostras na praia de Santo Antônio, arquipélago Fernando de Noronha.

indivíduos por censo ($56,0 \pm 20,07$) foram bastante similares ao do presente estudo: $8,23 \pm 0,41$ e $43,9 \pm 3,4$, respectivamente.

Censos visuais estacionários abrangem áreas menores e, portanto, precisam de um maior número de réplicas para que uma determinada área seja amostrada com mais eficácia. Ao contrário, transectos lineares podem abranger áreas substancialmente maiores. No entanto, o fator ‘tempo’ geralmente não é levado em consideração nesse tipo de amostragem e espécies reclusas podem ter suas populações subestimadas. Mente-Vera et al. (2008) compararam os dois tipos de censos no arquipélago Fernando de Noronha e sugeriram que censos estacionários apresentam um menor custo de execução, mas que podem necessitar de adaptações para evitar subestimação de indivíduos pequenos ou superestimação de indivíduos grandes.

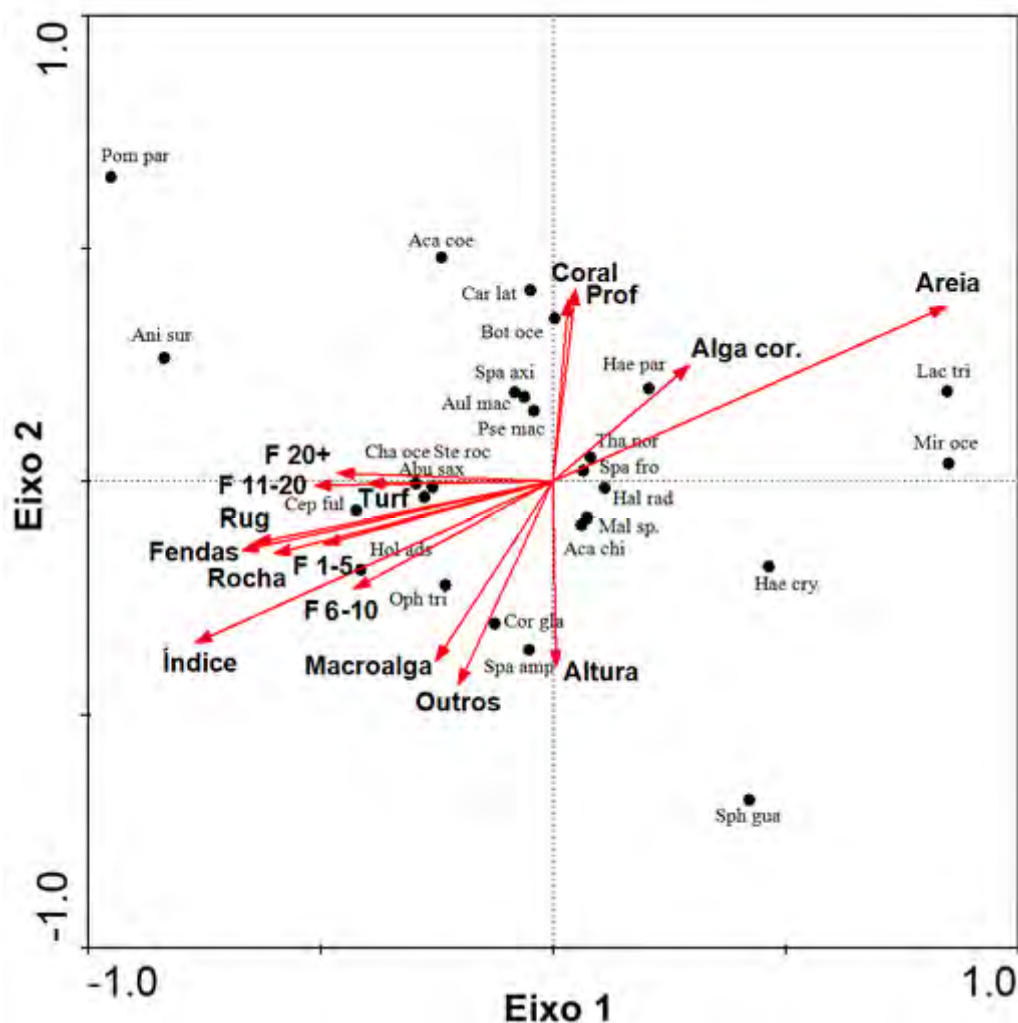


Figura 17 Plotagem de ordenação de 26 espécies de peixes (pontos) e 14 variáveis ambientais (setas) com base nos resultados de uma análise de correspondência canônica a partir de dados amostrados na praia do Porto de Santo Antônio, Arquipélago de Fernando de Noronha. Os nomes das espécies estão identificados pelas três primeiras letras do gênero e três primeiras letras do epíteto (ver Tabela 6 para referência adicional). Prof: profundidade; Rug: rugosidade; Turf: porcentagem de cobertura de alga turf; Alga cor: porcentagem de cobertura de alga coralinácea; Macroalga: porcentagem de cobertura de macroalga; Coral: porcentagem de cobertura de coral; Outros: porcentagem de cobertura de outros organismos; Areia: porcentagem de cobertura de areia e cascalho; F 1-5: fendas 1-5 cm; F 6-10: fendas 6-10 cm; F 11-20: fendas 11-20 cm; F 20+: fendas > 20 cm; Fendas: número total de fendas; Índice: índice de complexidade.

As amostragens utilizando censos visuais estacionários foram mais adequadas para os propósitos do presente trabalho. Além disso, o grande número de réplicas e o tempo despendido nos censos estacionários provaram ser bastante eficazes na amostragem do ambiente, produzindo valores similares aos realizados através do uso de transectos lineares.

Além dos números de riqueza e abundância, a composição da assembléia também foi bastante semelhante entre os dados do presente trabalho e os de Ilarri (2008). Apenas duas espécies de peixes ósseos registradas pela autora não foram identificadas no presente trabalho. Das espécies mais abundantes observadas por ela, três (*Thalassoma noronhanum*, *Acanthurus chirurgus* e *Abudefduf saxatilis*) também foram as mais abundantes no presente trabalho.

Apesar da alta abundância de indivíduos de espécies como *T. noronhanum*, uma distribuição relativamente homogênea foi observada. O baixo número de espécies raras e a ausência de espécies dominantes sugerem que as assembléias estudadas apresentam uma estrutura relativamente equilibrada. Esse tipo de organização, na qual a disparidade no número de indivíduos das espécies encontradas na assembléia é o menor possível, é geralmente esperado em ambientes equilibrados. Vários autores (Magurran, 1996; Milazzo et al., 2002; Medeiros et al., 2007) demonstraram que altas discrepâncias nas densidades das espécies de uma assembléia podem indicar sinais de distúrbios, onde uma ou poucas espécies se favoreceram, enquanto a grande maioria teve suas densidades substancialmente reduzidas. Segundo Magurran (1996), comunidades naturais onde não foram constatados impactos tendem a se caracterizar pela presença de algumas espécies abundantes e um declínio gradual para várias espécies com baixas densidades. Um padrão relativamente similar foi observado no presente estudo, principalmente no substrato consolidado. Os altos valores de diversidade (índice de Shannon) e equitabilidade (índice de Pielou) observados sustentam essa afirmação.

Padrões de distribuição das características ambientais e da taxocenose de peixes

Os dois tipos de substrato avaliados mostraram características bastante diferentes. Os pontos amostrados no substrato consolidado foram caracterizados pela maior complexidade topográfica (rugosidade), cobertura bêntica dominada por organismos vivos, principalmente alga *turf*, macroalga e outros organismos, e grande quantidade de rochas e fendas. Os pontos amostrados no substrato não-consolidado

foram encontrados em profundidade maiores e caracterizados pela baixa complexidade topográfica e cobertura bêntica dominada por areia e cascalho e alga coralinácea.

Diferenças espaciais também foram observadas com relação aos peixes, sugerindo que muitas espécies, apesar da possibilidade de deslocamento constante (Sale, 2004), não se distribuíram de maneira aleatória no recife. Valores mais elevados nos números de sete, das 16 espécies no substrato consolidado indicam uma preferência de habitat bastante acentuada. Em nível de taxocenose, essas diferenças espaciais foram ainda mais notáveis, sendo a riqueza, diversidade e abundância maiores no substrato consolidado. Ainda, os resultados sugerem uma assembléia mais equilibrada no substrato consolidado, com um menor número de espécies dominantes. No substrato não-consolidado, ao contrário, uma maior discrepância nos números foi observada.

O efeito positivo do substrato consolidado na riqueza de espécies já foi demonstrado por outros autores (e.g. Mellin et al., 2006), mas o seu efeito na densidade de indivíduos não é tão claro. No entanto, pode-se afirmar que há uma tendência para que o número de indivíduos aumente conforme haja um aumento da riqueza de espécies. A partir do observado no presente estudo é provável que a presença de substrato consolidado tenha um efeito positivo sobre as espécies apenas na presença de outros fatores, como maior complexidade topográfica e presença de uma cobertura bêntica variada.

Thalassoma noronhanum foi a espécie mais abundante e frequente em ambos os tipos de substrato. Apesar de ter sido aproximadamente 20% mais abundante no substrato consolidado, essa espécie não apresentou diferença espacial significativa, o que revela hábitos bastante generalizados da espécie (ver Campos et al., 2006). As espécies *Haemulon chrysargyreum* e *H. parra* foram as únicas mais abundantes no substrato não-consolidado, apesar dos testes estatísticos não terem detectado diferenças significativas entre os dois tipos de substrato. Essas espécies tendem a ser mais abundantes em fundos arenosos, locais onde se alimentam de pequenos invertebrados (Randall, 1967). Além disso, a ampla flutuação nos valores dessas espécies, e nos de outras espécies como *A. chirugus*, *A. coeruleus* e *Sphyraena guachancho*, refletiu claramente os hábitos das espécies de se agregar ou formar pequenos cardumes.

As espécies *Anisostremus surinamensis*, *Coryphopterus glaucofraenum*, *Pomacanthus paru* e *Sphyraena guachancho* foram observadas exclusivamente no substrato consolidado, enquanto *Lactophrys trigonus* e *Myrichthys ocellatus* foram observadas exclusivamente no substrato não-consolidado. No entanto, devido à baixa

ocorrência dessas espécies no presente estudo esses padrões de distribuição devem ser observados com cautela.

Apesar da grande diferença entre os dois substratos com relação ao número de jovens, diferenças espaciais significativas só foram observadas durante o mês de Maio. Isso sugere que mesmo os jovens, que tendem a apresentar uma distribuição relativamente randômica (Sale, 2004), particularmente quando comparados aos adultos, mostraram padrões de preferência de habitat, mesmo em uma escala espacial pequena. Esse padrão evidencia a forte influência do substrato durante o período de assentamento para os peixes recifais.

A baixa riqueza, diversidade e abundância observada no substrato não-consolidado também se refletiram nas categorias tróficas. É provável que, por apresentar uma complexidade ambiental baixa, o substrato não-consolidado suporta um número menor de nichos tróficos do que um ambiente com maior diversidade de organismos bênticos e conseqüentemente, maior disponibilidade de recursos alimentares (Hobson & Chess, 1978; Thresher, 1983; Letourneur, 1992; Almany, 2004).

Pouca variação temporal foi observada para as características ambientais amostradas. Esse resultado era esperado, visto que os fatores ambientais nos ambientes recifais tendem a apresentar mudanças temporais lentas. As variações observadas nos valores de altura do substrato refletiram, principalmente, os valores de macroalga observados durante o mês de Maio, visto que macroalga foi o determinante mais importante dos valores de altura do substrato. Não estão claras, no entanto, quais as causas dos maiores valores de profundidade terem sido observados durante o mês de Maio. Uma possibilidade é a de que diferenças sazonais no regime de marés poderiam ter sido responsáveis por esses resultados.

Igualmente aos fatores ambientais, apenas quatro espécies mostraram variação temporal. Dessas, todas foram sempre mais abundantes durante o mês de Maio. Devido ao fato dos fatores ambientais avaliados terem demonstrado pouca variação temporal, as variações nos valores das espécies e das assembléias foram o resultado de mudanças na dinâmica temporal das espécies e não como resposta às variações dos fatores. Assim, é provável que os fatores ambientais avaliados não tenham influenciado as flutuações das espécies na escala temporal, mas que processos intrínsecos como períodos de recrutamento tenham sido os mais determinantes. A análise da distribuição temporal dos jovens e adultos confirma esse padrão. Os jovens foram aproximadamente sete vezes mais abundantes durante o mês de Maio. Além disso, apesar da maior abundância na

densidade de adultos também durante esse mês, os valores não foram tão significativos quanto os dos jovens, confirmando que o mês de Maio apresentou números excepcionais na densidade de jovens. No entanto, mudanças sazonais de fatores não avaliados como hidrodinamismo e produtividade primária, que podem influenciar consideravelmente os indivíduos (Russel et al., 1977; McGehee, 1994; Bellwood et al., 2002; Wainwright et al., 2002; Floeter et al., 2007) podem ter exercido alguma influência na densidade de jovens.

Dinâmica temporal da taxocenose de peixes

Os dois índices de dinâmica temporal adotados no presente estudo (flutuação e estabilidade sazonais) (Nanami & Nishihira, 2003) distinguiram significativamente entre as taxocenoses de peixes do substrato consolidado e não-consolidado. É bastante provável que a maior disponibilidade de abrigo e alimentos nos pontos com substrato consolidado reduza a competição e a predação, reduzindo, assim, o grau de flutuação temporal, como observado no presente estudo. Apesar de outros fatores também exercerem influência na estrutura dessas taxocenoses (e.g. recrutamento estocástico; Sale, 1978, 1980), é bem conhecido que a disponibilidade de abrigos diminui as taxas de encontro entre predadores e presas e entre indivíduos competitivos (e.g. Victor, 1983; Beukers & Jones, 1997). Assim, é sugerido aqui que esses processos são mais frequentes no substrato não-consolidado, devido a sua menor complexidade ambiental, o que, conseqüentemente, aumenta a variabilidade temporal das populações.

Uso de habitat, sobreposição e segregação espacial

Os valores de correlação entre as espécies mostraram que houve uma clara tendência para que espécies com hábitos mais sedentários e que possuem uma relação mais forte com o substrato se relacionassem positivamente entre si. Ao contrário, espécies com maior mobilidade, principalmente *H. chrysargyreum* e *H. parra*, que apesar de serem predominantes em substratos, mostraram relações negativas com espécies como *Malacoctenus* sp., *Pseudupeneus maculatus* e *T. noronhanum*.

Influência da complexidade ambiental na taxocenose de peixes

Os microhabitats localizados no substrato consolidado demonstraram maior complexidade ambiental em relação aos microhabitats localizados no substrato não-consolidado. Essa relação se deve ao fato do substrato consolidado fornecer locais mais

propícios para o assentamento de organismos sésseis como algas, corais e esponjas (Schuhmacher, 1988; Abelson et al., 1993), aumentando consideravelmente a quantidade de organismos vivos e, conseqüentemente, a diversidade de nichos tróficos (Fitzhardinge & Bailey-Brock, 1989; Ch'ng & Thomas, 1991) e abrigos (Hixon & Beets, 1989; Borntrager & Farrell, 1992; Eggleston et al., 1992). Além da maior diversidade de organismos vivos, a irregularidade (rugosidade) e a presença de fendas, maiores no substrato consolidado, também foram fatores responsáveis pela maior complexidade ambiental nesse substrato.

Ainda, uma média de 15,5% da área do substrato consolidado foi coberta por componentes não-biológicos, principalmente, rocha. No substrato não-consolidado, por outro lado, uma média de 51,3% da cobertura do substrato foi realizada por componentes não-biológicos, principalmente areia e cascalho, que apresentam uma complexidade substancialmente menor que os componentes rochosos.

A complexidade ambiental, avaliada no presente estudo a partir de diversos fatores, foi um importante determinante da composição e estrutura das assembléias de peixes. Avaliando-se os fatores conjuntamente, através do índice de complexidade e pela matriz de correspondência canônica, pôde-se perceber que a complexidade ambiental atuou como força estruturadora essencial para as assembléias de peixes do arquipélago. Esses resultados sugerem que a integração dos diversos fatores representantes da complexidade ambiental, em adição à avaliação da influência dos fatores isolados, é fundamental para se conhecer o grau de importância da complexidade, como já sugerido por outros autores (Almany, 2004; Gratwicke & Speight, 2005).

Nunez & Gonzalez (1998) estudando três recifes do Caribe, observaram que quatro variáveis tiveram um efeito bastante positivo na riqueza de espécies de peixes. Em ordem de importância, complexidade topográfica, profundidade, porcentagem de cobertura de coral incrustante e altura do substrato foram as mais determinantes, evidenciando também a importância de se avaliar um número amplo de fatores ambientais.

No entanto, os fatores avaliados isoladamente também forneceram informações importantes. Por exemplo, os fatores que significativamente influenciaram a riqueza foram diferentes dos fatores que influenciaram a abundância. A rugosidade, um determinante importante da riqueza e da diversidade de espécies, não teve influência no número de indivíduos. Alguns autores demonstraram que a complexidade topográfica

pode influenciar a composição de espécies, mas não o número de indivíduos (e.g. Sale & Dybdahl, 1975; Luckhurst & Luckhurst, 1978; Carpenter et al., 1981; McManus et al., 1981; Roberts & Ormond, 1987). Essas evidências suportam a idéia de que os fatores que influenciam a riqueza e diversidade nem sempre são os mesmos que influenciam a abundância (ver Luckhurst & Luckhurst, 1978; Carpenter et al., 1981; Roberts & Ormond, 1987; Hixon & Beets, 1993; McCormick, 1994; Chabanet et al., 1997; Friedlander & Parrish, 1998).

Os corais, componentes biológicos potencialmente importantes como estruturadores das assembléias de peixes, não apresentaram influência positiva no presente estudo. Bell & Galzin (1984) estudando recifes na Polinésia Francesa observaram uma relação positiva entre porcentagem de cobertura de corais e riqueza e abundância de espécies, mas não conseguiram distinguir se apenas espécies particulares foram atraídas para as áreas com maior cobertura de coral, ou se os peixes no geral foram favorecidos pela presença do coral. A relação entre algumas espécies com a presença de corais é bem clara, particularmente espécies da família Chaetodontidae, que utilizam os corais como recurso alimentar. No entanto, a relação positiva dos corais com espécies herbívoras, que também foram mais abundantes em áreas com maior abundância de corais no trabalho de Bell & Galzin (1984) não é tão óbvia. Assim, a presença de corais pode ser importante por fornecer, além de recurso alimentar para algumas espécies, locais de refúgio para outras.

A fraca influência dos corais sobre a comunidade de peixes recifais observada no presente estudo é claramente o resultado de três fatores: a baixa ocorrência de peixes que se alimentam de corais ou organismos sésseis (i.e. apenas uma espécie coralívora, *Chaetodon ocellatus*), a baixa riqueza de espécies de corais (< 10) e, principalmente, a baixa diversidade de morfótipos, com corais representados quase exclusivamente por colônias horizontais. Assim, devido ao seu perfil morfológico geralmente horizontal (Maida & Ferreira, 1997), os corais do Brasil não têm potencial de atuar como áreas de refúgio, ao contrário das espécies do Caribe e Indo-Pacífico, que apresentam alta diversidade de espécies e morfótipos, com ramificações verticais que permitem a utilização pelos peixes como abrigo.

As macroalgas, por serem bastante abundantes nos ambientes recifais do Brasil, tiveram um papel importante para as espécies do presente estudo, pois além de recurso alimentar para as espécies herbívoras, fornecem também locais de abrigo para outras espécies, principalmente no estágio juvenil. Isso pode ser mais bem compreendido pela

influência positiva da altura do substrato, que é representada principalmente pela cobertura bêntica de macroalga, que apresentou o maior perfil vertical dentre os organismos sésseis avaliados (ver similaridades entre porcentagem de cobertura de macroalga e altura do substrato através dos mapas interpolados na Figura 5.15). Estudando bancos de fanerógamas marinhas, Nakamura & Sano (2004) observaram que a altura das folhas de duas espécies foi determinante para a riqueza e abundância das espécies de peixes, por providenciar locais de refúgio e recursos alimentares. Segundo vários autores (Carpenter et al., 1981; Bell & Galzin, 1984; Munday et al., 1997; Bergman et al., 2000) estruturas verticais são de extrema importância, principalmente para as espécies demersais, por fornecer potenciais locais de abrigo.

Como sugerido por diversos autores (e.g. Doherty, 1991; Hixon, 1991; Jones, 1991; Sale, 1991; Lara & Gonzalez, 1998), outros fatores como taxa de recrutamento de larvas, predação e competição são fatores não avaliados no presente estudo que têm o potencial de influenciar a distribuição e composição das assembléias de peixes. No entanto, o número de piscívoros (0,3% da abundância total) foi consideravelmente baixo e sua influência nas assembléias pode ter sido menor que em outros locais (ver Hixon, 1991). Além disso, fatores estocásticos, principalmente hidrodinâmicos e climáticos, também podem influenciar as assembléias (Bell & Galzin, 1984), mas a extensão da influência desses fatores nas assembléias avaliadas ainda é desconhecida.

A influência negativa da profundidade sobre o número de indivíduos, observada no presente estudo, está relacionada ao fato dos pontos de amostragem com substrato não-consolidado, e consequentemente com menor complexidade, estarem situados em áreas mais profundas. Assim, não se pode afirmar que a profundidade sozinha teve uma influência negativa, e é provável que em áreas com complexidade ambientais similares, a profundidade atue como um determinante positivo na assembléia, através do aumento de espécies maiores e mais ativas. Ainda, os dados mostram que, apesar da importância da profundidade, outros fatores como rugosidade e altura do substrato tendem a ser mais determinantes da estrutura das assembléias. Roberts & Ormond (1987) observaram uma tendência para maiores valores de riqueza de espécies em profundidades maiores (~10 m). O mesmo padrão foi observado por Lara & Gonzalez (1998). No entanto, esses autores mostraram que a complexidade topográfica foi o principal fator responsável pela maior riqueza de espécies nesses ambientes.

Apesar da complexidade topográfica, altura do substrato e porcentagem de cobertura determinar a arquitetura do substrato e, consequentemente, locais potenciais

de refúgio para os peixes, a avaliação do número de fendas é uma medida mais direta dos abrigos para os peixes e demonstrou ser bastante importante no trabalho. Algumas espécies só foram observadas em áreas com grande quantidade de fendas e em proximidade a estas (e.g. *Stegastes rocasensis*). A importância de se avaliar o número de fendas também foi demonstrada por outros autores (e.g. Roberts & Ormond, 1987; Ferreira et al., 2001).

Os resultados do presente estudo mostram que as espécies se distribuíram de forma não aleatória na escala espacial, como comprovado durante os dois períodos de amostragem. A abordagem da distribuição dos peixes em pequena escala foi bastante útil por permitir averiguar a preferência de habitat pelas espécies em uma área contínua. Assim, as diferenças espaciais observadas foram o resultado da influência do ambiente na distribuição dos peixes e dos fatores intrínsecos de cada espécie selecionando áreas de uso e não de barreiras geográficas determinando e separando as taxocenoses. Ainda, as espécies se distribuíram de forma similar nos dois períodos de amostragem, suportando a contínua preferência de habitat e as diferenças na composição das assembléias.

Referências

- Abelson, A., Miloh, T., Loya, Y. (1993). Flow patterns induced by substrata and body morphologies of benthic organisms and their roles in determining availability of food particles. *Limnology and Oceanography* **38**, 1116-1124.
- Aliaume, C., Lasserre, G., Louis, M. (1990). Spatial community organization of fishes in the Turtlegrass Beds of Grand Cul-De-Sac Marin in Guadeloupe French West Indies. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* **23**, 231-250.
- Almany, G. R. (2004). Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juveniles and adult coral reef fishes. *Oecologia* **141**, 105-113.
- Bell, J. D., Galzin, R. (1984). Influence of live coral cover on coral reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series* **15**, 265-274.
- Bellwood, D. R., Wainwright, P. C., Fulton, C. J., Hoey, A. (2002). Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology* **6**, 557-562.
- Bergman, K. C., Öhman, M. C. & Svensson, S. (2000). Influence of habitat structure on *Pomacentrus sulfurous*, a western Indian Ocean reef fish. *Environmental Biology of Fishes* **59**, 243-252.

- Beukers, J. S. & G. P. Jones. (1997). Habitat complexity modifies the impact of piscivores on a coral reef fish population. *Oecologia* **114**, 50-59.
- Borntreger, J. F., Farrell, T. M. (1992). The effect of artificial reef size on species richness and diversity in a Florida estuary. *Florida Scientist*, **55**, 229-235.
- ter Braak, C. J. F. (1986). Canonical Correspondence Analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**, 1167-1179.
- ter Braak, C. J. F., Verdonschot, P. F. M. (1995). Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* **57**, 255-289.
- Bray J. R., Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* **27**, 325-349.
- Campos, C. E. C., Silva, M. B., Targino, S. G., Sá-Oliveira, J. C., Araújo, A. S. (2006). Simbiose de limpeza de *Thalassoma noronhanum* (Boulenger, 1890) (Labridae) na reserva biológica do Atol das Rocas, Rio Grande do Norte, Brasil. *Revista de Etologia*, **8**, 63-70.
- Carpenter, K. E., Miclat, R. I., Albaladejo, V. D., Corpuz, V. T. (1981). The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine Reef Fishes. *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium*, **4**, 497-502.
- Ch'ng, K. L., Thomas, C. (1991). An artificial reef program in Malaysia. In Towards an Integrated Management of Tropical Coastal Resources (Chou, L. M., Chua, T. E., Khoo, H. W., Li, P. E., Paw, J. N., Silvestre, G. T., Valencia, M. J., White, A. T., Wong, P. K., eds.) 455 pp., Singapore, ICLARM Conference Proceedings 22.
- Chabanet, P., Ralambondrainy, H., Amanieu, M., Faure, G., Galzin, R. (1997). Relationship between coral reef substrata and fish. *Coral Reefs* **16**, 93-102.
- Choat, J. H., Bellwood, D. R. (1991). Reef fishes: their history and evolution. In The Ecology of Fishes on Coral Reefs (Sale, P. F., ed.), pp. 39-66. San Diego, Academic Press.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* **18**, 117-143.
- Cohen, A. S., Bills, R., Cocquyt, C. Z., Caljon, A. G. (1993). The impact of sediment pollution on biodiversity in Lake Tanganyika. *Conservation Biology* **7**, 667-677.
- Denny, M. W. (1994). Roles of hydrodynamics in the study of life on wave-swept shores. In Ecological morphology. Integrative organismal biology (Wainwright, P. C., Reilly, S. M., eds.), pp. 169-204, Chicago, University of Chicago Press.

- Doherty, P. J. (1991). Spatial and temporal patterns in recruitment. In *The Ecology of Fishes on Coral Reefs* (Sale, P. F., ed.), pp. 261-293. San Diego, Academic Press.
- Edgar, G. J., Shaw, C. (1995). The production and trophic ecology and shallow-water fish assemblages in southern Australia I. Species richness, size-structure and production of fishes in Western Port, Victoria. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **194**, 53-81.
- Eggleston, D. B., Lipcius, R. N., Miller, D. L. (1992). Artificial shelters and survival of Caribbean spiny lobster *Panulirus argus*: spatial, habitat and lobster size effects. *Fisheries Bulletin* **90**, 691-702.
- Eston, R., Migotto, A. E., Oliveira-Filho, E. C., Rodrigues, S. A., Freitas, J. C. (1986). Vertical Distribution of Benthic Marine Organisms on Rocks Coasts of the Fernando de Noronha Archipelago (Brasil). *Boletim do Instituto Oceanográfico* **34**, 37-53.
- Ferreira, C. E. L., Goncalves, J. E. A., Coutinho, R. (2001). Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environmental Biology of Fishes* **61**, 353-369.
- Ferreira, C. E. L., Floeter, S. R., Gasparini, J. L., Ferreira, B. P., Joyeux, J. C. (2004). Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography* **31**, 1093-1106.
- Ferreira, L. M., Jesus, F., Silva, H. A. (1990). Plano de manejo do Parque Nacional Marinho de Fernando de Noronha. IBAMA/FUNATURA, 253 p.
- Fitzhardinge, R. C., Bailey-Brock, J. H. (1989). Colonization of artificial reef materials by corals and other sessile organisms. *Bulletin of Marine Science* **44**, 567-579.
- Floeter, S. R., Krohling, W., Gasparini, J. L., Ferreira, C. E. L., Zalmon, I. R. (2007). Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. *Environmental Biology of Fishes* **78**, 147-160.
- Friedlander, A. M., Parrish, J. D. (1998). Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **224**, 1-30.
- Gotelli, N. J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* **81**, 2606-2621.
- Gratwicke, B., Speight, M. R. (2005). The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology* **66**, 650-667.

- Gust, N., Choat, J. H., McCormick, M. I. (2001). Spatial variability in reef fish distribution, abundance, size and biomass: a multi-scale analysis. *Marine Ecology Progress Series* **214**, 237-251.
- Hemminga, M. A., Duarte, C. M. (2000). *Seagrass Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hixon, M. A. (1991). Predation as a process structuring coral reef fish communities. In *The ecology of fishes on coral reefs* (Sale, P. F., ed.), pp. 475-508, San Diego, Academic Press.
- Hixon, M. A., Beets, J. P. (1989). Shelter characteristics and Caribbean fish assemblages: experiments with artificial reefs. *Bulletin of Marine Science* **44**, 666-680.
- Hixon, M. A., Beets, J. P. (1993). Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecological Monographs* **63**, 77-101.
- Hobson, E. S. (1975). Feeding patterns among tropical reef fishes. *American Scientist* **63**: 382-392.
- Hobson, E. S., Chess, J. R. (1978). Trophic relationships among fishes and plankton in the lagoon at Enewetak Atoll, Marshall Islands. *Fisheries Bulletin*, 76,133-153.
- Humann, P., DeLoach, N. (2002). *Reef fish identification: Florida, Caribbean, Bahamas*. Miami, New World Publications.
- Ilarri, M. I. (2008). Comparação da assembléia de peixes recifais de áreas de proteção integral e uso sustentável no arquipélago de Fernando de Noronha-PE. (Dissertação de Mestrado), Universidade Federal da Paraíba, Paraíba. 81 pp.
- Jennings, S., Bouille, D. P., Polunin, N. V. C. (1996). Habitat correlates of the distribution and biomass of Seychelles reef fishes. *Environmental Biology of Fishes* **46**, 15-25.
- Jones, G. P. (1991). Postrecruitment processes in the ecology of coral reef fish populations: a multifactorial perspective. p 294-328. In *The Ecology of Fishes on Coral Reefs* (Sale, P. F., ed.), pp. 294-328. San Diego, Academic Press.
- Khalaf, M. A., Kochzius, M. (2002). Community structure and biogeography of shore fishes in the Gulf of Aqaba, Red Sea. Helgoland. *Marine Research* **55**, 252-284.
- Lara, E. N., Gonzalez, E. A. (1998). The relationship between reef fish community structure and environmental variables in the southern Mexican Caribbean. *Journal of Fish Biology* **53**, 209-221.

- Letourneur, Y. (1992). Spatial and temporal variability in territoriality of a tropical benthic damselfish on a coral reef (Réunion Island). *Environmental Biology of Fishes* **57**, 377-391.
- Lieske, E., Myers, R. (2001). Collins Pocket Guide: Coral Reef Fishes. London, Collins.
- Luckhurst, B. E., Luckhurst, K. (1978). Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology* **49**, 317-323.
- Maida, M., Ferreira, B. P. (1997). Coral reefs of Brazil: an overview. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium* **8**, 263-274.
- McCormick, M. I. (1994). Comparison of field methods for measuring surface topography and their associations with a tropical reef fish assemblage. *Marine Ecology Progress Series* **112**, 87-96.
- McGehee, M. A. (1994). Correspondence between assemblages of coral reef fishes and gradients of water motion, depth and substrate size off Puerto Rico. *Marine Ecology Progress Series* **105**, 243-255.
- McManus, J., Miclat, R., Palaganas, V. (1981). Coral and fish community structure of Sombrero Island at Batangas, Philippines. *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium* **2**, 271-280.
- Magurran, A. E. 1996. Ecological Diversity and its Measurements. Princeton University Press, London, 179 p.
- Medeiros, P. R., Gempel, R. G., Souza, A. T, Ilarri, M. I., Sampaio, C. L. S. 2007. Effects of recreational activities on the fish assemblage structure in a northeastern Brazilian reef. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* **2**, 288-300.
- Mellin, C., Ferraris, J., Galzin, R., Kulbicki, M. & Ponton, D. (2006). Diversity of coral reef fish assemblages: modelling of the species richness spectra from multi-scale environmental variables in the Tuamotu Archipelago (French Polynesia). *Ecological Modelling* **198**, 409-425.
- Milazzo, M., Chemello, R., Badalamenti, F., Camarda, R., Riggio, S. 2002. The impact of human recreational activities in marine protected areas: what lessons should be learnt in the Mediterranean sea? *Marine Ecology*, **23**: 280-290.
- Minte-Vera, C. V., Moura, R. L., Francini-Filho, R. B. (2008). Nested sampling: an improved visual-census technique for studying reef fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series* **367**, 283-293.

- Moura, R. L. (1998). Activity, distribution and feeding tactics of a fish community from Atol das Rocas. (Dissertação de Mestrado), Universidade de São Paulo, São Paulo. 70 pp.
- Munday, P. L., Jones, G. P., Caley, M. J. (1997). Habitat specialization and the distribution and abundance of coral-dwelling gobies. *Marine Ecology Progress Series* **152**, 227-239.
- Nakamura, Y. & Sano, M. (2004). Overlaps in habitat use of fishes between a Seagrass bed and adjacent coral and sand areas at Amitori Bay, Iriomote Island, Japan: Importance of the Seagrass bed as juvenile habitat. *Fisheries Science* **70**, 788-803.
- Nanami, A. & Nishihira, M. (2003). Population dynamics and spatial distribution of coral reef fishes: comparison between continuous and isolated habitats. *Environmental Biology of Fishes* **68**, 101-112.
- Nelson, J. S. 2006. Fishes of the world, 4th edition, Wiley.
- Núñez-Lara, E., Arias-González, E. (1998). The relationships between reef fish community structure and environmental variables in the southern Mexican Caribbean, *Journal of Fish Biology* **53**, 209-221.
- Ohman, M. C., Rajasuriya, A. (1998). Relationships between habitat structure and fish communities on coral and sandstone reefs. *Environmental Biology of Fishes* **53**, 19-31.
- Ornellas, A., Coutinho, R. (1998). Spatial and temporal patterns of distribution and abundance of a tropical fish assemblage in a seasonal Sargassum bed, Cabo Frio Island, Brazil. *Journal of Fish Biology*, **53**, 198-208.
- Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **4**, 53-74.
- Porter, J. W. (1972). Patterns of species diversity in Caribbean reef corals. *Ecology* **53**, 745-748.
- Randall, J. E. (1967). Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography* **5**, 665-847.
- Risk, M. J. (1972). Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Research Bulletin* **153**, 1-6.
- Roberts, C. M., Ormond, R. F. G. (1987). Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology Progress Series* **41**, 1-8.

- Rogers, C. S., Garrison, G., Grobber, R., Hillis, Z., Franke, M. A. (1994). Coral Reef Monitoring Manual for the Caribbean and Western Atlantic. Virgin Islands National Park.
- Russel, B. C., Talbot, F. H., Domm, S. (1974). Patterns of colonization of artificial reefs by coral reef fishes. *Proceedings of the 2nd International Coral Reef Symposium* **1**, 207-215.
- Russel, B. C., Anderson, G. R. V., Talbot, F. H. (1977). Seasonality and recruitment of coral reef fishes. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* **28**, 521-528.
- Sale, P. F. (1974). Mechanisms of co-existence in a guild of territorial fishes at Heron Island. *Proceedings of the 2nd International Coral Reef Symposium* **1**, 193-206.
- Sale, P. F. (1977). Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *American Naturalist* **111**, 337-359.
- Sale, P. F. (1978). Coexistence of coral reef fishes - a lottery for living space. *Environmental Biology of Fishes* **3**, 85-102.
- Sale, P. F. (1980). Assemblages of fishes on patch reefs - predictable or unpredictable? *Environmental Biology of Fishes* **5**, 243-249.
- Sale, P. F. (1991). Reef fish communities: open non-equilibrial systems. In: Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem (Sale, P. F., ed.), pp. 564-598, San Diego, Academic Press.
- Sale, P. F. (2004). Connectivity, recruitment variation and the structure of reef fish communities. *Integrative and Comparative Biology* **44**, 390-399.
- Sale, P. F., Dybdahl, R. (1975). Determinants of community structure for coral reef fishes in an experimental habitat. *Ecology* **56**, 1343-1355.
- Sano, M., Shimizu, M. & Nose, Y. (1984). Changes in structure of coral reef fish communities by destruction of hermatypic corals: observational and experimental views. *Pacific Science* **38**, 51-79.
- Schuhmacher, H. (1988). Development of coral communities on artificial reef types over twenty years (Eilat, Red Sea). *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium* **3**, 379-384.
- Stone, L. & Roberts, A. (1990). The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* **85**, 74-79.
- Talbot, F. H., Russell, B. C., Anderson, G. R. V. (1978). Coral reef fish communities: unstable, high diversity systems? *Ecological Monographs*, **48**, 425-440.

- Thresher, R. E. (1983). Environmental correlates of the distribution of planktivorous fishes in the One Tree Reef Lagoon. *Marine Ecology Progress Series* **10**, 137-145.
- Victor, B. C. (1983). Recruitment and population dynamics of a coral reef fish. *Science* **219**, 419-420.
- Wainwright, P. C., Bellwood, D. R., Westneat, M. W. (2002). Ecomorphology of locomotion in labrid fishes. *Environmental Biology of Fishes* **65**, 47-62.
- Wellington, G. M., Victor, B. C. (1985). El Nino mass coral mortality: a test of resource limitation in a coral reef damselfish population. *Oecologia* **68**, 15-19.
- Wilkinson, L., Blank, G. & Gruber, C. (1996). Desktop data analysis with SYSTAT. Englewood Cliffs: Prentice Hall.

Capítulo 2



*Efeitos físicos, biológicos e antropogênicos nos peixes
recifais de um arquipélago oceânico do Atlântico sudoeste*

Efeitos físicos, biológicos e antropogênicos nos peixes recifais de um arquipélago oceânico no Atlântico sudoeste

Resumo

Vários fatores têm o potencial de influenciar a distribuição e a composição das comunidades de peixes recifais, e entre os mais importantes estão a rugosidade, a exposição às ondas, a cobertura do substrato e as atividades humanas. O presente estudo avaliou a influência desses fatores nos peixes recifais de áreas com um gradiente de restrição a atividades humanas em um arquipélago oceânico no Atlântico sudoeste, e determinou suas importâncias relativas para a ecologia de peixes recifais. A rugosidade não influenciou a riqueza de peixes, mas influenciou o número de indivíduos, de jovens e de espécies residentes, enquanto a cobertura bêntica não pareceu ser um determinante importante para quaisquer das variáveis de peixes avaliadas. Esses resultados sugerem que a disponibilidade de abrigo (proteção física) é mais limitante que a disponibilidade de alimento (i.e. cobertura bêntica). Além disso, hidrodinamismo apresentou valores relativamente baixos, porém, influenciando negativamente os peixes. As atividades recreativas, apesar de aparentemente não-impactantes, tiveram um efeito negativo na abundância de peixes, com a área parcialmente protegida (Atalaia) mostrando uma estrutura semelhante à área não-protetida (Porto). Apesar de o arquipélago ilustrar claramente os benefícios da proteção contra a pesca e outros impactos humanos diretos, nossos resultados sugerem que a presença humana, mesmo em áreas fiscalizadas, pode interferir na estrutura dos peixes recifais.

Palavras-chave: Brasil, ecologia recreativa, hidrodinamismo, peixes recifais, substrato.

Abstract

Several factors have the potential to influence the distribution and composition of reef fish communities, and amongst the most important are rugosity, wave exposure, substrate cover and human activities. The present study evaluated the influence of these factors on reef fishes from sites following a gradient of human-induced effects at an oceanic archipelago in the southwestern Atlantic and determined their relative importance to reef fish ecology. Rugosity did not influence fish richness, but had a positive influence on number of individuals, juveniles and resident species, whereas benthic cover did not seem to be an important determinant for any fish variable evaluated. These results suggest that availability of shelter (physical protection) is more

limiting than availability of food (i.e. benthic cover). Furthermore, water flow showed somewhat low values, but even so, had negative effects on fish numbers. Recreational activities, albeit seemingly non-impacting, had a negative effect on fish abundance with the partially protected site (Atalaia) showing a similar community structure to the unrestricted site (Porto). Although the study area illustrates the benefits of protection from fishing and other direct human impacts, our results suggest that human presence, even at monitored sites, may interfere with reef fish structure.

Key words: Brazil, recreational ecology, reef fish, substrate, wave exposure.

Introdução

Os recifes são ecossistemas complexos nos quais interações entre entidades biológicas e não-biológicas são bastante conspícuas. O termo complexidade ambiental é frequentemente utilizado para descrever uma série de fatores de natureza física e biológica em interação, que abrangem a heterogeneidade da superfície e a composição do substrato recifal, respectivamente. Áreas com maior heterogeneidade e cobertura bêntica diversa estão geralmente atreladas a taxocenoses de peixes com números mais elevados de espécies e indivíduos (Luckhurst & Luckhurst, 1978; Carpenter et al., 1981; Grigg, 1994). Os peixes recifais de áreas complexas são beneficiados pelo aumento na disponibilidade de locais de refúgio temporário, abrigo permanente e/ou recursos alimentares (Friedlander & Parrish, 1998), o que otimiza o recrutamento (Beets, 1989; Connell & Jones, 1991). Consequentemente, essas áreas suportam uma maior quantidade de espécies e indivíduos, por minimizar a taxa de encontro entre presa e predador e por reduzir a competição através da diversificação de nichos (Hixon, 1991).

Somados à complexidade ambiental, outros fatores também podem desempenhar papéis importantes na distribuição e estrutura das taxocenoses de peixes recifais, e, entre os mais importantes estão o hidrodinamismo e os efeitos antropogênicos. O hidrodinamismo pode interferir diretamente no desempenho da natação e no uso de microhabitat e, consequentemente, é geralmente sugerido como um fator negativo para a maioria dos peixes recifais (Dollar, 1982; Grigg, 1983). Adicionalmente, recifes afetados por atividades humanas (e.g. próximo a embarcações, pescarias e atividades recreativas) geralmente sustentam taxocenoses de peixes com diversidade mais baixa que em áreas 'naturais' (Floeter et al., 2006). De fato, de acordo com investigações recentes, atividades aparentemente de menor impacto como mergulho livre guiado e

visitação mostraram que podem também alterar a estrutura das taxocenoses de peixes em áreas onde atividades destrutivas como a pesca são proibidas (Milazzo et al., 2005).

Apesar de ser relativamente fácil determinar como cada um desses fatores pode influenciar individualmente a estrutura da taxocenose de peixes, a interdependência entre alguns desses fatores é notável. Por exemplo, o hidrodinamismo desempenha um papel importante na zonation das comunidades bênticas, particularmente das algas e corais (Björk et al., 1995; Connell et al., 1997), enquanto a complexidade ambiental pode diminuir em áreas sujeitas a altos níveis de pisoteio humano (Rogers & Cox, 2003; Milazzo et al., 2005). Assim, é importante que esses fatores sejam investigados em conjunto para determinar o nível de influência individual de cada fator para a estrutura da taxocenose de peixes recifais, assim como suas associações. No entanto, poucos estudos investigaram uma série de fatores interdependentes concomitantemente abrangendo os efeitos físicos, biológicos e antropogênicos na taxocenose de peixes (Friedlander et al., 2003), e estudos com multi-fatores são frequentemente encorajados (e.g. Gratwicke & Speight, 2005).

Adicionalmente, apesar da quantidade substancial de investigações sobre os efeitos da complexidade ambiental, do hidrodinamismo e das atividades humanas nas taxocenoses de peixes recifais (e.g. Russel et al., 1974; Sale, 1977; Luckhurst & Luckhurst, 1978; Sale, 1978; Talbot et al., 1978; Sale, 1980; Wellington & Victor, 1985; Hixon, 1991; Denny, 1994; Chabanet et al., 1997; Ferreira et al., 2001; Floeter et al., 2007), a maioria dos estudos focou nas taxocenoses de peixes do Caribe e o Indo-Pacífico, enquanto poucas investigações foram conduzidas na região do Atlântico Sul. Os recifes dessa área são caracterizados pela alta abundância de algas e baixa diversidade tanto de espécies quanto de morfótipos de corais, mas com um nível de endemismo relativamente alto (Maida & Ferreira, 1997; Castro, 2003). Similarmente, as taxocenoses de peixes são conhecidas pela baixa diversidade e altos níveis de endemismo (Floeter & Gasparini, 2000). Considerando essas características intrínsecas, estudos conduzidos no Atlântico Sul podem levar a resultados diferentes do esperado, considerando os desenvolvidos no Caribe e no Indo-Pacífico.

O presente estudo objetivou avaliar a influência dos efeitos físicos, biológicos e antropogênicos nos peixes recifais do arquipélago Fernando de Noronha, Atlântico Sul, para determinar a importância dessas variáveis para a taxocenose de peixes recifais.

Material e Métodos

Área de estudo

Fernando de Noronha é um arquipélago oceânico tropical que consiste de 21 ilhas e ilhotas na região do Atlântico Sudoeste, 360 km distantes da costa brasileira (Figura 1). A ilha principal, onde o estudo foi conduzido, representa aproximadamente 90% do arquipélago, com 18,4 km² de área de terra. A ilha está sob a influência da Corrente Sul-Equatorial que flui em sentido oeste e é responsável pelas águas claras (até 30 m de visibilidade) e quentes (25 a 30°C) com baixa amplitude de salinidade (3,4 a 3,6 ‰) (Ferreira et al., 1990).

O arquipélago é uma área marinha protegida marinha (AMP) sob a jurisdição brasileira onde a pesca é rigorosamente proibida (permitida após a isóbata de 50 m), mas visitas e atividades recreativas são permitidas em algumas áreas, porém com diferentes níveis de restrição. O estudo foi conduzido entre Outubro e Novembro de 2009 em quatro recifes rochosos (profundidades entre 0,6 e 2 m) seguindo um gradiente de efeitos antropogênicos: 1) Raquel: todas as atividades recreativas são proibidas, mas pesquisas científicas licenciadas são permitidas. 2) Baía do Sueste: legalmente dividida em dois setores com diferentes níveis de restrição humana; no setor sul, a visita guiada é permitida e limitada (uso de nadadeiras é proibido e o uso de coletes salva-vidas é obrigatório); no setor norte somente atividades de pesquisa licenciadas são permitidas (ver Figura 1). 3) Atalaia: a visita é guiada e limitada (uso de nadadeiras é proibido). 4) Praia do Porto: aberto a visita com nenhum tipo de restrição; está também localizada próxima ao único porto do arquipélago. Assim, as áreas foram caracterizadas baseadas em um gradiente de proteção de atividades humanas, como descrito: completamente protegido (Completo; Raquel), completamente e parcialmente protegido (Completo/parcial; Baía do Sueste), parcialmente protegido (Parcial; Atalaia) e aberto a visita (Aberto; Praia do Porto) (Figura 1).

Amostragem dos peixes e avaliação do habitat

As taxocenoses de peixes e as características do habitat (rugosidade, fluxo de água e porcentagem de cobertura de organismos bênticos e substrato exposto) foram avaliados em transectos de 20 x 2 m (entre 3 e 5 réplicas por área, dependendo na área recifal) posicionados aleatoriamente. A temperatura variou entre 26 e 28°C durante as amostragens.

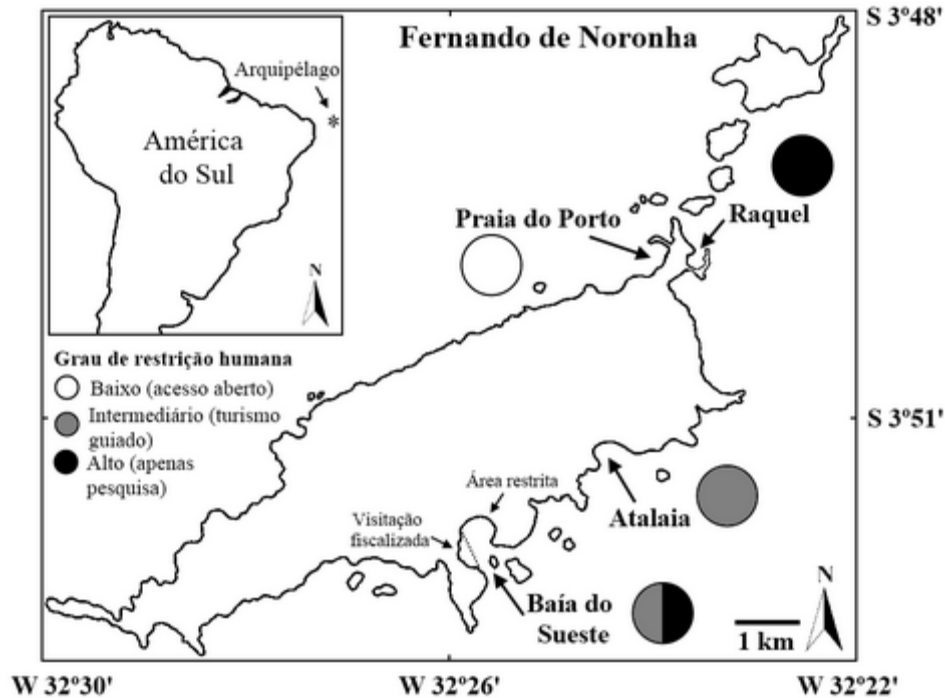


Figura 1 Localização e mapa das áreas de estudo no arquipélago Fernando de Noronha, oceano Atlântico sudoeste. Áreas onde as amostras foram realizadas seguiram um gradiente de restrição humana: completamente protegido (Completo; Raquel), completamente e parcialmente protegido (Completo/Parcial; Baía do Sueste), parcialmente protegido (Parcial; Atalaia) e aberto a visitação (Aberto; Praia do Porto).

O censo dos peixes iniciou-se dois minutos após a trena de 20 m ter sido posicionada no substrato, de forma a minimizar possíveis distúrbios causados pela presença do observador sobre os peixes. Em seguida, um mergulhador despendeu um minuto contando todos os peixes localizados dentro dos limites de cada segmento de transecto (i.e. cada quadrado de 2 m²), totalizando 20 minutos de observação por transecto. Discriminar os peixes entre os segmentos de transecto permitiu uma correlação minuciosa com as características do substrato (ver abaixo). Durante as amostragens o observador preocupou-se em evitar a recontagem de peixes que se moviam entre segmentos de transecto. Adicionalmente, os jovens foram distinguidos através padrões de coloração e, com a exceção das espécies pequenas e crípticas, todos os indivíduos menores que 5 cm foram considerados jovens (Ornellas & Coutinho,

1998). A identificação dos adultos e jovens seguiu as descrições de Lieske & Myers (2001) e Humann & DeLoach (2002).

A rugosidade foi avaliada posicionando e ajustando uma corrente com 2 m de comprimento nos contornos do substrato, perpendicularmente a linha central do transecto (20 medidas). Um índice de rugosidade foi subsequentemente determinado calculando-se a razão entre a corrente contornada e a distância linear horizontal (i.e. 2 m) em cada ponto. O fluxo de água foi mensurado com um fluxômetro (modelo 2030 General Oceanic) durante um minuto em cada um, de três pontos do transecto (primeiro, décimo e vigésimo metros) e um valor médio para o transecto foi determinado. A proporção da cobertura bêntica (alga turf, macroalga, alga coralinácea e coral vivo) e substrato exposto (não-consolidado e consolidado) foi determinado posicionando uma trena de 2 m perpendicularmente à linha central do transecto (mesmo local da rugosidade) e registrando o substrato em 3 pontos com intervalos de um metro. A diversidade relativamente baixa de corais na área de estudo e a baixa ocorrência de indivíduos verticais, uma característica da maioria dos recifes brasileiros (Maida & Ferreira, 1997), impossibilitou uma distinção entre morfótipos de corais.

Análise dos dados

Antes do início das análises, a normalidade e a homogeneidade dos dados foram testadas através dos testes de Kolmogorov-Smirnov e de Levene, respectivamente, e, quando necessário, as variáveis foram transformadas e suas distribuições re-testadas (Sokal & Rohlf, 1995). Em todos os casos, um valor p crítico de $< 0,05$ foi utilizado. Todas as análises foram realizadas utilizando o software Statistica.

A rugosidade e o fluxo de água foram comparados entre áreas usando ANOVAs uma via seguidas por testes Bonferroni de múltipla comparação. A porcentagem de cobertura dos organismos bênticos e do substrato exposto foram transformados em log ($\log_{x+1}$) e comparadas entre áreas, usando o teste MANOVA uma via (com o teste estatístico traço de Pillai) seguido por testes Bonferroni de múltipla comparação.

O número de espécies e a abundância de peixes por segmento de transecto (i.e. por 2 m²) foram transformados em raiz quadrada. Para minimizar os efeitos de cardumes de peixes ocasionais (a maioria de haemulídeos) em cada segmento de transecto, outliers foram removidos excluindo-se as observações fora dos limites de dois desvios padrões (± 2 DP) do valor médio observado para a determinada amostra. Menos de 5% das observações de todas as áreas foram excluídas. A abundância das espécies foi

comparada entre áreas usando o teste MANOVA uma via (com o teste estatístico traço de Pillai) seguido por testes Bonferroni de múltipla comparação. Para esse teste, espécies raras (i.e. aquelas que totalizaram, individualmente, menos de 1% da abundância total) foram excluídas e as análises foram realizadas com oito espécies, que representaram, juntas, 94% da abundância total de peixes. Variáveis da taxocenose de peixes (número de espécies, indivíduos, jovens e residentes) foram comparadas entre áreas usando ANOVAs uma via seguidas por testes Bonferroni de múltipla comparação. Espécies residentes são aquelas endêmicas na província brasileira e não necessariamente exclusivas da área de estudo (Floeter & Gasparini, 2001).

Uma análise discriminante linear utilizando dados das espécies mais abundantes (as mesmas mencionadas acima) foi empregada para classificar as quatro áreas de estudo relativas à abundância de peixes. Esse procedimento é útil na classificação de casos em grupos diferentes com uma precisão maior que o acaso (Hill & Lewicki, 2007).

Para determinar a contribuição dos efeitos físicos, biológicos e antropogênicos sobre as variáveis dos peixes, modelos lineares generalizados (MLG) foram empregados. Número de espécies, indivíduos, jovens e residentes foi inserido como variáveis dependentes. Variáveis contínuas independentes incluíram rugosidade, fluxo de água, e porcentagem de cobertura de organismos bênticos e de substrato exposto. O status de proteção do recife foi inserido como uma variável categórica independente seguindo o nível de proteção de atividades humanas para cada área, como descrito acima (Completo, Completo/parcial, Parcial e Aberto).

Resultados

A rugosidade variou entre áreas, com maiores valores sendo registrados nas áreas Completo e Completo/parcial, e menores valores nas áreas Parcial e Aberta, mas, em ambos os casos, não foram significativos entre si (Figura 2a). No geral, fluxo de água apresentou valores relativamente baixos, e um padrão claramente oposto ao observado para rugosidade foi observado (Figura 2b). No entanto, devido à alta variância, particularmente nas duas áreas menos protegidas (Parcial e Aberta), diferenças significativas foram observadas apenas entre as áreas Completo e Aberta.

Porcentagem de cobertura de macroalga apresentou os maiores valores dentre todas as categorias em todas as áreas, variando entre 27% (Completo/parcial) e 68%

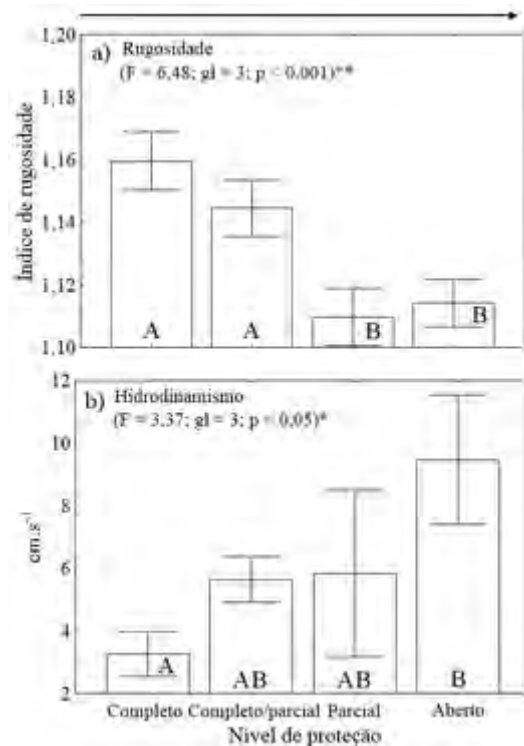


Figura 2 Média ($\pm EP$) dos valores de (a) rugosidade e (b) hidrodinamismo em quatro áreas com resultados da ANOVA indicados. Onde letras diferentes foram inseridas, diferenças significativas foram observadas entre pares de áreas. A seta acima indica um gradiente decrescente de proteção contra atividades recreativas.

(Aberto) (Figura 3). Ainda, a análise multivariada de variância com a porcentagem de cobertura da composição bêntica e dos substratos expostos identificou diferenças significativas entre áreas (traço de Pillai = 0,82; $F_{18;824} = 18,0$; $p < 0,001$). As comparações entre os pares de áreas estão descritas na Tabela 1. Três grupos gerais foram distinguidos de acordo com a cobertura bêntica. A área completamente protegida (Completo) foi caracterizada por altas porcentagens de macroalga e alga coralinácea, que representaram juntos mais de 78% da cobertura bêntica, com menores contribuições de substrato não- consolidado exposto e coral vivo. As áreas Completo/parcial e Parcial apresentaram coberturas bênticas similares, sendo a única diferença com relação a proporção de substratos não-consolidado (maiores valores na área Parcial) e consolidado (maiores valores na área Completo/parcial). Finalmente, na área Aberta macroalga foi a categoria que dominou a cobertura bêntica dessa área, com uma menor contribuição de alga turf. A porcentagem de cobertura de coral vivo não variou

significativamente entre áreas e, somado entre todas as áreas, mostrou valores relativamente discretos (menor que 12%).

Diferenças altamente significativas entre as áreas foram observadas para todas as variáveis de peixes investigadas (Figura 4). A riqueza de espécies variou devido a menores valores observados na área Aberta (Figura 4a). Ainda, uma diminuição gradual no número de indivíduos foi observada entre as áreas mais e menos protegidas do estresse antropogênico, apesar da significância estatística ter sido detectada apenas entre as áreas Completo e Aberta e entre as áreas Completo/parcial e Aberto, com as áreas Parcial e Aberto apresentando similaridade estatística (Figura 4b). Com relação aos jovens (Figura 4c) e espécies residentes (Figura 4d), o número de indivíduos foi mais de duas ordens de magnitude maior nas áreas Completo e Completo/parcial, que mostraram similaridade estatística, do que nas áreas Parcial e Aberta, que também mostraram similaridades estatísticas para as duas variáveis.

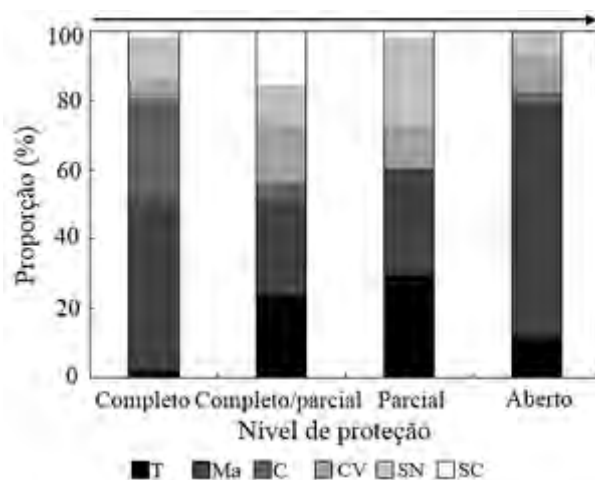


Figura 3 Proporção relativa de categorias benthicas de quatro áreas. T: alga turf, Ma: macroalga, C: alga coralinácea, CV: coral vivo, SN: substrato não-consolidado, SC: substrato consolidado. A seta acima indica um gradiente decrescente de proteção contra atividades recreativas.

A análise multivariada de variância realizada com os valores das espécies mais abundantes identificou diferenças significativas entre as áreas (traço de Pillai = 0,41; $F_{24;873} = 5,67$; $p < 0,001$). No entanto, a análise da abundância de cada espécie

Tabela 1 Resultados a posteriori (Bonferroni) da MANOVA (valores de p) para estimativas da cobertura bêntica. Comparações entre pares incluem quatro áreas com diferentes graus de restrição a atividades recreativas. C: Completo; C/P: Completo/Parcial; P: Parcial; A: Aberto.

Variáveis	Comparações entre pares					
	C x C/P	C x P	C x A	C/P x P	C/P x A	P x A
Cobertura bêntica						
Alga turf	< 0,001**	< 0,001**	0,04*	0,61	< 0,01**	< 0,001**
Macroalga	< 0,001**	< 0,01**	< 0,01**	1,00	< 0,001**	< 0,001**
Alga coralinácea	< 0,001**	< 0,001**	< 0,001**	0,23	1,00	1,00
Coral vivo	< 0,001**	0,18	0,59	0,96	0,31	1,00
Substrato exposto						
Não-consolidado	1,00	< 0,01**	0,97	< 0,001**	1,00	< 0,001**
Consolidado	< 0,001**	1,00	1,00	< 0,001**	< 0,001**	1,00

* significativo a 5%; ** significativo a 1%.

individualmente (Figura 5) e as comparações entre pares (Tabela 2) não revelaram padrões claros de segregação entre as áreas.

No entanto, a função discriminante distinguiu significativamente entre áreas (λ de Wilk = 0,65; gl = 24; $p < 0,001$), e a análise visual da função discriminante 1 plotada contra a função discriminante 2 claramente revela essa segregação entre áreas (Figura 6). Ainda, os dados confirmam que com a exceção de uma comparação entre pares (i.e. entre as áreas Parcial e Aberto), todas as outras foram significativas (Figura 6). Esses padrões são consistentes com as diferenças observadas entre áreas com relação a número de indivíduos, jovens e residentes, que mostraram maiores valores nas áreas Completo e Completo/parcial (Figura 4).

Modelos lineares generalizados, utilizados para determinar a importância dos efeitos físicos (rugosidade e hidrodinamismo), biológicos (cobertura bêntica) e antropogênicos, identificaram respostas significativas das variáveis dos peixes para algumas dessas variáveis independentes (Tabela 3). Rugosidade e proteção contra atividades antropogênicas (efeitos positivos) explicaram significativamente a variabilidade na riqueza de espécies ($F_{10;289} = 4,50$; $p < 0,001$). Rugosidade, proteção contra atividades antropogênicas (efeitos positivos) e hidrodinamismo (efeito negativo)

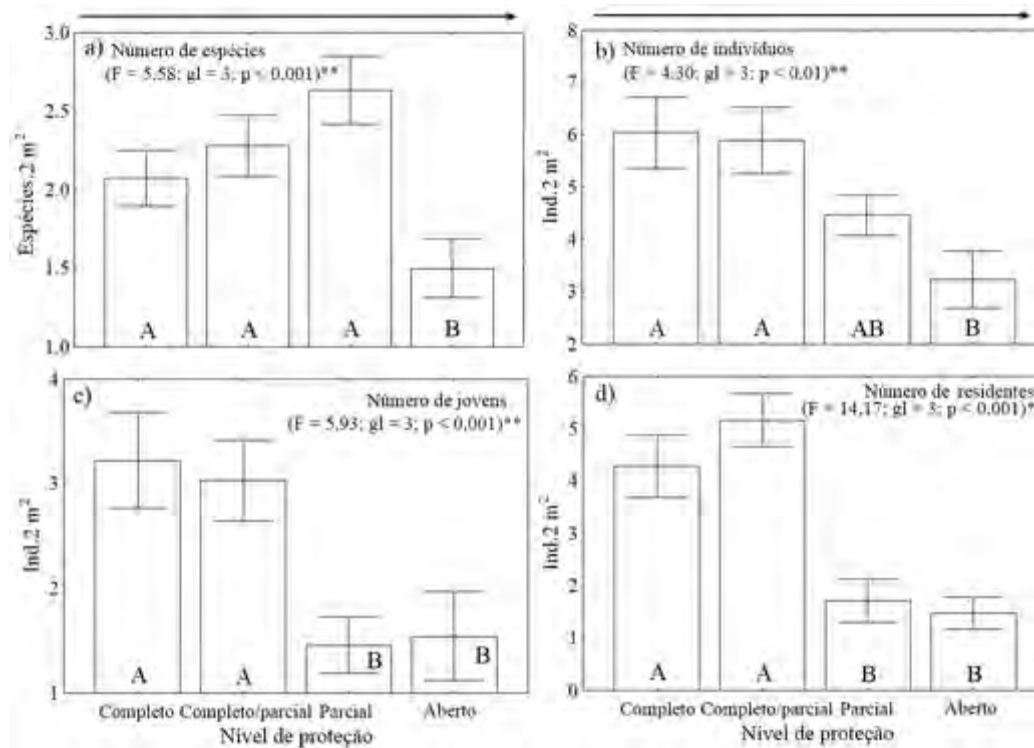


Figura 4 Média ($\pm EP$) do número de (a) espécies, (b) indivíduos, (c) jovens e (d) residentes em quatro áreas com resultados da ANOVA indicados. Onde letras diferentes foram inseridas, diferenças significativas foram observadas entre pares de áreas. As setas acima indicam um gradiente decrescente de proteção contra atividades recreativas.

explicaram significativamente a variabilidade na abundância de peixes (número de indivíduos) ($F_{10;289} = 3,99$; $p < 0,001$). Rugosidade (efeito positivo) explicou significativamente a variabilidade no número de jovens ($F_{10;289} = 5,70$; $p < 0,001$). Rugosidade e proteção contra atividades antropogênicas (efeitos positivos) explicaram significativamente a variabilidade nos números de residentes ($F_{10;289} = 10,59$; $p < 0,001$). Apesar das diferenças na composição do substrato entre as áreas (Figura 3), a porcentagem de cobertura dos organismos bênticos e substrato exposto foram fatores que não explicaram as variáveis dos peixes (Tabela 3).

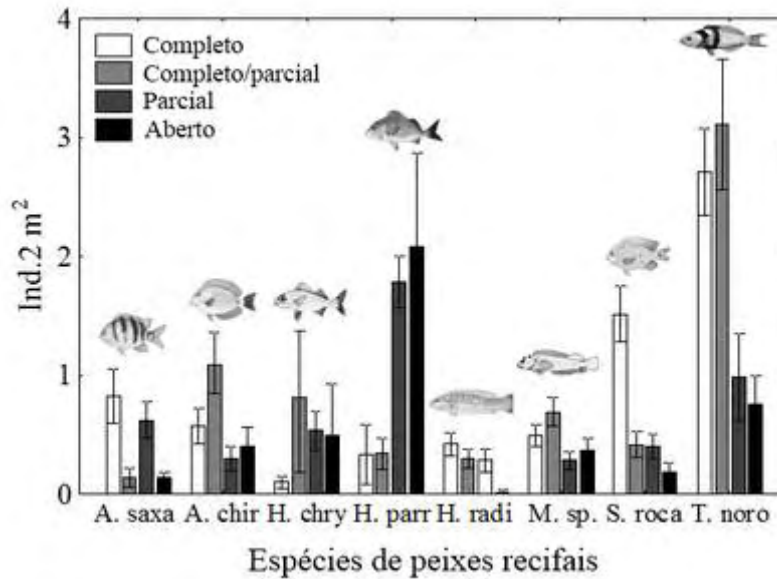


Figura 5 Média ($\pm$ EP) da abundância (ind.2 m²) de oito espécies de peixes recifais em quatro áreas com diferentes graus de restrição a atividades recreativas.

Discussão

Rugosidade

A rugosidade influenciou positivamente todos os parâmetros dos peixes investigados (i.e. números de espécies, indivíduos, juvenis e residentes). Topografia recifal, um sinônimo para rugosidade, tem sido considerado um dos mais importantes fatores determinando a abundância de vários organismos, incluindo vários invertebrados (e.g. Crisp & Barnes, 1954; Carleton & Sammarco, 1987) e peixes recifais (e.g. Roberts & Ormond, 1987; Gratwicke & Speight, 2005). Para os peixes recifais, particularmente, áreas fisicamente complexas (i.e. com alta rugosidade) podem aumentar a efetividade do recrutamento (Connell & Jones, 1991) e está frequentemente associada com maior disponibilidade de alimento e abrigo (Hacker & Steneck, 1990), aumentando a diversidade de nichos e oferecendo proteção contra predadores e exposição às ondas.

A rugosidade é uma medida direta da arquitetura física do substrato recifal, se apresentando como um fator com o potencial de influenciar positivamente a riqueza, abundância e biomassa de peixes em vários recifes do planeta (e.g. McCormick, 1994), apesar de resultados controversos também serem relatados (revisões por Roberts & Ormond, 1987; Gratwicke & Speight, 2005). No entanto, recifes artificiais têm sido

utilizados como meios de agregar peixes durante séculos para fins pesqueiros (ver Meier et al., 1989) e um aumento no número de peixes é o resultado óbvio de maior área superficial em substratos complexos e o resultante aumento na cobertura bêntica (i.e. aumento na disponibilidade de alimento) e no número de fendas (i.e. maior disponibilidade de abrigos e locais de refúgio). Consequentemente, a diversificação de nichos é aumentada e taxas potenciais de encontro entre presa e predador são reduzidas

Tabela 2 Resultados a posteriori (Bonferroni) da MANOVA (valores de p) para abundância de oito espécies de peixes. Comparações entre pares incluem quatro áreas com diferentes graus de restrição a atividades recreativas. C: Completo; C/P: Completo/Parcial; P: Parcial; A: Aberto.

Variáveis	Comparações entre pares					
	C x C/P	C x P	C x A	C/P x P	C/P x A	P x A
Família/espécie						
Acanthuridae						
<i>Acanthurus chirurgus</i>	0,17	1,00	1,00	0,03*	0,06	1,00
Haemulidae						
<i>Haemulon chrysargyreum</i>	1,00	1,00	0,48	1,00	0,62	0,93
<i>Haemulon parra</i>	1,00	< 0,001**	< 0,001**	< 0,001**	< 0,01**	1,00
Labridae						
<i>Halichoeres radiatus</i>	1,00	1,00	< 0,01**	1,00	0,12	0,23
<i>Thalassoma noronhanum</i>	1,00	< 0,01**	< 0,001**	< 0,01**	< 0,01**	1,00
Labrisomidae						
<i>Malacoctenus</i> sp.	0,79	0,91	1,00	0,04*	0,17	1,00
Pomacentridae						
<i>Abudefduf saxatilis</i>	0,02*	1,00	0,06	0,06	1,00	0,13
<i>Stegastes rocasensis</i>	< 0,001**	< 0,001**	< 0,001**	1,00	1,00	1,00

* significativo a 5%; ** significativo a 1%.

(MacArthur & Levins, 1964; Smith & Tyler, 1972; Almany, 2004). De fato, até mesmo áreas biologicamente pobres foram beneficiadas pelo simples aumento da complexidade ambiental utilizando-se de meios artificiais (Bohnsack et al., 1997; Grossman et al., 1997).

Sale & Douglas (1984) sugeriram que a influência da rugosidade é somente válida para espécies sedentárias, associadas ao substrato e/ou territoriais. No entanto, nossos resultados mostram que, não apenas espécies associadas ao substrato, mas também espécies móveis (e.g. acanturídeos, hemulídeos e labrídeos), foram, pelo menos até certo ponto, positivamente influenciadas pela rugosidade. Apesar da influência da rugosidade ser notavelmente fraca ou casual para espécies que não são permanentemente associadas a recifes (e.g. peixes pelágicos, migratórios e formadores de grandes cardumes), outras espécies móveis (e.g. acanturídeos, scarídeos e labrídeos)

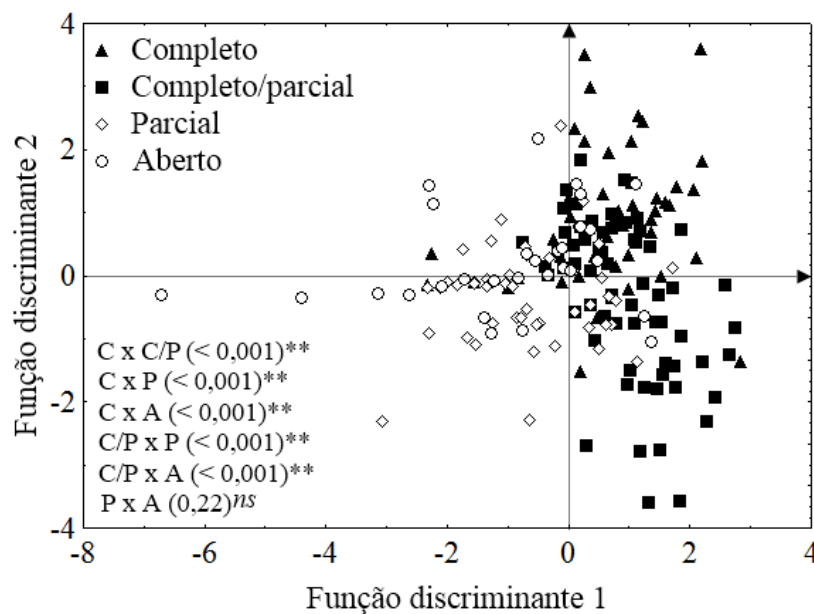


Figura 6 Dispersão da função discriminante sobre a abundância de oito espécies de peixes recifais em quatro áreas com diferentes graus de restrição a atividades recreativas. ** significativo a 1%; *ns*: não-significativo.

se alimentam com alta frequência em áreas com maior complexidade na área de estudo (observação pessoal dos autores), enfatizando o efeito positivo da rugosidade nessas espécies. Por outro lado, é provável que essas espécies sejam mais atraídas para áreas complexas, visto que estas oferecem mais proteção e áreas de refúgio (ver abaixo).

Hidrodinamismo

Apesar dos valores relativamente baixos em todas as áreas, o hidrodinamismo influenciou negativamente o número de indivíduos e residentes, e foi quase significativo para riqueza de espécies (ver Tabela 3). Ainda, os valores de hidrodinamismo mostraram um padrão oposto aos da rugosidade, com as áreas com menores níveis de proteção física apresentando maiores valores de hidrodinamismo. Assim, além do maior hidrodinamismo, essas áreas também apresentam menores quantidades de abrigos de proteção. No geral, apesar de áreas expostas serem capazes de beneficiar algumas espécies (e.g. planctívoros; Hobson & Chess, 1978; Thresher, 1983), hidrodinamismo geralmente apresenta um efeito negativo na maioria das espécies, assim limitando a composição dos peixes (Denny, 1994), e esse efeito é particularmente maior em áreas nas quais abrigo não é abundante. De fato, um estudo realizado por Waldner &

Robertson (1980) sobre a distribuição de oito espécies de peixes-donzela, mostrou que áreas com substratos semelhantes, mas sujeitas a diferentes gradientes de exposição às ondas suportaram diferentes espécies.

A alta variância nos valores de duas das áreas avaliadas (i.e. Atalaia e Porto) sugere que essas áreas estão sujeitas a variações maiores de hidrodinamismo, enquanto as outras duas áreas apresentam proteção relativamente constante. Além disso, independente desses valores, o arquipélago está localizado em uma região sujeita a fortes flutuações sazonais nas condições de ventos e correntes marinhas. As áreas localizadas na face sudeste do arquipélago estão sujeitas a maiores níveis de exposição às ondas, apesar de serem constante ao longo do ano. Por outro lado, uma mudança severa no hidrodinamismo ocorre na face noroeste durante o verão (entre Novembro e Março), e dessa forma, comunidades bênticas e de peixes em áreas do noroeste precisam superar essas variações sazonais alternando entre períodos de alta e baixa exposição (Eston et al., 1986; Ferreira et al., 1990).

Tabela 3 Resultados dos modelos lineares gerais (ANOVA) sobre os efeitos físicos (rugosidade e hidrodinamismo), biológicos (cobertura bêntica) e antropogênicos.

Preditores	Abundância		Riqueza		Jovens		Residentes	
	F	p	F	p	F	p	F	p
Rugosidade	15,49	< 0,001**	20,58	< 0,001**	29,95	< 0,001**	36,72	< 0,001**
Hidrodinamismo	3,74	0,02*	2,74	0,07	1,96	0,14	3,73	0,03*
Cobertura bêntica								
Alga turf	0,98	0,32	0,12	0,73	0,001	0,98	0,21	0,64
Macroalga	1,57	0,21	0,49	0,49	0,002	0,96	0,54	0,46
Alga coralinácea	1,38	0,24	0,32	0,57	0,05	0,82	0,30	0,58
Coral vivo	1,41	0,24	0,28	0,60	0,02	0,89	0,64	0,42
Substrato exposto								
Não-consolidado	1,69	0,19	0,66	0,42	0,001	0,98	0,99	0,32
Consolidado	0,93	0,33	0,08	0,77	0,01	0,94	0,40	0,53
Efeitos antropogênicos	2,66	0,04*	5,00	0,01**	2,54	0,06	6,76	< 0,001**

* significativo a 5%; ** significativo a 1%.

Composição bêntica

A cobertura bêntica apresentou uma contribuição muito pequena para as variações observadas nos valores dos peixes. Apesar da capacidade da cobertura bêntica de desempenhar um importante papel na distribuição de algumas espécies, particularmente durante estágios pós-assentamento, resultados confusos são observados quando comunidades inteiras são avaliadas. Por exemplo, a literatura relativamente extensa disponível mostra resultados claramente contrastantes, com alguns estudos sugerindo uma influência positiva da cobertura bêntica sobre os peixes (e.g. Carpenter

et al., 1981; Bell & Galzin, 1984; Lewis, 1997) e outros sugerindo nenhum tipo de influencia (e.g. Roberts & Ormond, 1987). Para elucidar essas fracas relações observadas no presente estudo, nós propomos uma explicação que pode, pelo menos até certo ponto, ser extrapolada para também esclarecer as divergências dos estudos acima mencionados. Espera-se que respostas específicas das espécies para a cobertura bêntica sejam mais acentuadas em áreas com maior diversidade de peixes e organismos bênticos, visto que nichos mais especializados são observados nessas áreas de alta diversidade com competição mais acentuada (Eagle et al., 2001). Assim, relações minuciosas entre algumas espécies de peixes e componentes bênticos particulares são esperadas nessas áreas de alta diversidade (e.g. alguns recifes do Caribe e do Indo-Pacífico) comparadas as áreas com menor diversidade (e.g. recifes do Atlântico sudoeste).

Um bom exemplo para essas relações pode ser visto com peixes-borboleta (Chaetodontidae), que apresentam especialização alimentar acentuada de naturezas biológica e morfológica. Peixes-borboleta coralívoros obrigatórios são comumente observados em associação com áreas de alta cobertura de corais em recifes do Caribe (Bouchon-Navaro et al., 1985). Em recifes do Atlântico sudoeste, peixes-borboleta são representados por quatro espécies que não são coralívoras obrigatórias, mas ao contrário, se alimentam de vários invertebrados bênticos (Randall, 1967; Ferreira et al., 2004). Apesar do endemismo relativamente alto, os corais apresentam uma baixa riqueza de espécies e baixa diversidade de morfótipos nos recifes do Atlântico sudoeste quando comparados aos recifes do Caribe (Castro, 2003), assim, minimizando respostas específicas dos coralívoros. Esse exemplo particular confirma a nossa afirmação de que, visto que a fauna de peixes do Atlântico sudoeste representa apenas uma proporção da fauna do Caribe, a especialização de nichos se torna menos acentuada, com peixes tipicamente especializados (como os peixes-borboleta) apresentando hábitos relativamente generalizados. De fato, até mesmo em áreas de alta diversidade do Caribe essas relações têm demonstrado resultados inesperados (Bell et al., 1985; Eagle et al., 2001).

O trabalho clássico de Risk (1972) conduzido nas Ilhas Virgens mostrou padrões similares aos observados aqui. Esse autor não identificou correlações entre a diversidade do substrato e os valores dos peixes, mas demonstrou que a complexidade estrutural foi a maior determinante. Igualmente, outro estudo importante (Roberts & Ormond, 1987) não identificou relações entre a composição do substrato e os peixes, mas mostrou que o

número de fendas de três diferentes classes de tamanho foram os mais determinantes da abundância de peixes. Assim como no presente estudo, esses autores destacaram a importância do abrigo para peixes associados a recifes durante todos os estágios, prevalecendo sobre vários outros fatores.

Efeitos antropogênicos

As atividades humanas apresentaram um efeito claramente negativo em virtualmente todas as variáveis dos peixes investigadas (número de jovens foi apenas quase significativo; Tabela 3). Isso é uma forte evidência de que atividades humanas aparentemente não-destrutivas podem desempenhar um papel significativo modificando a estrutura dos peixes recifais, e que a proteção parcial nem sempre resulta em efeitos esperados. A pesca sempre foi reconhecida como a atividade mais destrutiva para os peixes recifais. No entanto, um número substancial de estudos tem recentemente focado nos efeitos adversos das atividades recreativas (ver revisão por Medeiros et al., 2007).

A área de estudo é um importante exemplo de manejo marinho eficiente, onde a pesca é proibida em águas rasas e a visitação é rigorosamente restrita na maioria das áreas. Adicionalmente as eficientes normas de pesca (i.e. a pesca é estritamente proibida dentro da área), o uso limitado do parque (aproximadamente dois terços da ilha principal é de uso humano limitado) e ao fato da visitação simultânea no arquipélago ser limitada a um número máximo por dia, o parque nacional Fernando de Noronha apresenta vários atributos inerentes que favorecem a conservação biológica. Por exemplo, o tamanho relativamente pequeno do parque facilita a fiscalização pelas autoridades. Ainda, sua distância da costa (i.e. 360 km) o torna menos suscetível à poluição e outros distúrbios, que são frequentes em grandes cidades costeiras com ocupação humana desordenada. De fato, a distância de centros urbanos parece ser de grande importância para áreas não-protegidas e parcialmente protegidas. Floeter et al. (2006) não observaram diferenças na abundância de peixes entre áreas mais e menos protegidas localizadas distantes da costa, mas quando compararam áreas mais e menos protegidas próximos a centros urbanos, observaram que a abundância foi menor nas áreas menos protegidas.

Independente da eficácia do parque para a vida marinha, evidências de mudanças espaciais nas comunidades de peixes devido a influências antropogênicas foram observadas. O efeito mais óbvio dessas influências foi um decréscimo na abundância de peixes (indivíduos, jovens e residentes) entre as duas áreas mais

protegidas e as duas áreas menos protegidas. Um achado inesperado foi a semelhança entre as áreas Aberta (Porto) e Parcial (Atalaia), onde atividades recreativas são, respectivamente, restritas e não-restritas. Essas áreas compartilharam valores similares de rugosidade e número de indivíduos, jovens e residentes, mas diferiram consideravelmente quanto à composição bêntica e à riqueza de peixes. Ainda, essas duas áreas apresentam tamanhos contrastantes, e apesar da visitação ser limitada e fiscalizada para um número determinado de visitantes simultaneamente em Atalaia, é provável que essa área seja sujeita a um maior distúrbio causado pelos visitantes do que a praia do Porto. De fato estimativas rápidas (baseada em contagens) sugerem que durante cada seção de visita de 20 minutos, os visitantes ocupam uma área de aproximadamente um visitante para cada 105 m² simultaneamente. Devido à incerteza dessas estimativas como sendo suficientes para não causar impactos, um estudo determinando o número máximo de visitantes por m² causando o mínimo possível de distúrbio para a comunidade de peixes é necessário.

Nossos achados apóiam outros estudos que observaram que a proteção parcial não necessariamente produz resultados esperados (Francour et al., 2001; Denny & Babcock, 2004; Floeter et al., 2006). Denny & Babcock (2004) observaram que áreas parcialmente protegidas não apresentaram efeitos significativos na abundância dos peixes alvos da pesca, quando comparadas com áreas não-protegidas. No entanto, espécies que não são alvos da pesca foram positivamente influenciadas por esse tipo de proteção. Floeter et al. (2006) sugeriram que os peixes diferem nas suas respostas quanto à proteção por atividades humanas, particularmente a pesca, e que para a maioria dos peixes alvo da pesca, a proteção parcial não é suficiente para garantir a manutenção da comunidade. No entanto, nossos resultados mostram que até mesmo para espécies que não são alvo da pesca ou não são diretamente afetadas por atividades humanas, interações tróficas em cascatas são potencialmente ameaçadoras para a comunidade. Com relação às atividades recreativas, apesar de vários estudos terem investigado os efeitos da alimentação por humanos (Milazzo et al., 2005; Ilarri et al., 2008), do pisoteio (Brown & Taylor, 1999; Eckrich & Holmquist, 2000), do mergulho (Medio et al., 1997; Roupheal & Inglis, 1997) e da pesca recreativa (Westera et al., 2003) sobre os peixes, esses estudos de comunidade ainda são relativamente escassos, particularmente nas áreas do Atlântico sudoeste.

Surpreendentemente, as duas áreas com maiores níveis de proteção de atividades humanas também apresentaram maiores valores de rugosidade. Apesar da complexidade

não ter influenciado a riqueza de peixes no nosso estudo, a relação entre rugosidade e proteção de atividades recreativas sugere que, devido ao pisoteio constante, essas atividades podem ter reduzido a heterogeneidade da topografia recifal e consequentemente a abundância de peixes, semelhantemente ao observado em outros locais (Beauchamp & Gowing 1982, Liddle & Kay, 1987; Liddle, 1991; Brosnan & Crumrine, 1994; Brown & Taylor, 1999; Eckrich & Holmquist, 2000).

Nosso estudo enfatiza a importância de avaliar vários fatores quando investigando padrões da estrutura dos peixes recifais. Complexidade estrutural, exposição às ondas (efeitos físicos) e nível de proteção de atividades humanas foram correlatos importantes determinando os valores dos peixes, enquanto a cobertura do substrato (efeito biológico) apresentou uma influência mínima. Ainda, a preocupação geral de que os substratos dominados por algas são indicativos de mudanças históricas nos recifes (i.e. mudanças de corais para algas; McManus et al., 2000) não parece ser válida para áreas do Atlântico sudoeste, devido às particularidades relativas aos corais nessa área (Maida & Ferreira, 1997; Castro, 2003, mas veja Vroom et al., 2006).

Referências

- Almany, G. R. (2004). Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juveniles and adult coral reef fishes. *Oecologia* **141**, 105-113.
- Beauchamp, K. A., Gowing, M. M. (1982). A quantitative assessment of human trampling effects on a rocky intertidal community. *Marine Environmental Research* **7**, 279-283.
- Beets, J. P. (1989). Experimental evaluation of fish recruitment to combinations of fish aggregating devices and benthic artificial reefs. *Bulletin of Marine Science* **44**, 973-983.
- Bell, J. D., Galzin, R. (1984). Influence of live coral cover on coral reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series* **15**, 265-274.
- Bell, J. D., Harmelin-Vivien, M., Galzin, R. (1985). Large scale spatial variation in the abundance of butterflyfishes (Chaetodontidae) on Polynesian reefs. *Proceedings of the 5th International Coral Reef Symposium* **5**, 421-426.
- Björk, M., Mohammed, S. M., Björklund, M., Semesi, A. (1995). Coralline algae, important coral-reef builders threatened by pollution. *Ambio* **24**, 502-505.

- Bohnsack, J. A., Ecklund, A. M., Szmant A. M. (1997). Artificial reef research: is there more than the attraction-production issue? *Fisheries* **22**, 14-16.
- Bouchon-Navaro, Y., Bouchon, C., Hannelin-Vivien, M. (1985). Impact of coral degradation on a chaetodontid fish assemblage (Moorea. French Polynesia). *Proceedings of the 5th International Coral Reef Symposium* **5**, 427-432
- Brosnan, D. M., Crumrine, L. L. (1994). Effects of human trampling on marine rocky shore communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **177**, 79-97.
- Brown, P. J., Taylor, R. B. (1999). Effects of trampling by humans on animals inhabiting coralline algal turf in the rocky intertidal. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **235**, 45-53.
- Carleton, J. H., Sammarco, P. W. (1987). Effects of substratum irregularity on success of coral settlement: quantification by comparative geomorphological techniques. *Bulletin of Marine Science* **40**, 85-98.
- Carpenter, K. E., Miclat, R. I., Albaladejo, V. D., Corpuz, V. T. (1981). The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine Reef Fishes. *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium* **2**, 497-502.
- Castro, C. B. (2003). Coral reef in Brazil. In Atlas of Coral Reef Protected Areas in Brazil (Prates, A. P. L., ed.), pp. 25-27, Brasília, MMA/SBF.
- Chabanet, P., Ralambondrainy, H., Amanieu, M., Faure, G., Galzin, R. (1997). Relationship between coral reef substrata and fish. *Coral Reefs* **16**, 93-102.
- Connell, S. D., Jones, G. P. (1991). The influence of habitat complexity on post-recruitment processes in a temperate reef fish population. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **151**, 271-294.
- Connell, J. H., Hughes, T. P., Wallace, C. C. (1997). A 30 year study of coral abundance, recruitment, and disturbance at several scales in space and time. *Ecological Monographs* **67**, 461-488.
- Crisp, D. J., Barnes, H. (1954). The orientation and distribution of barnacles at settlement with particular reference to surface contour. *Journal of Animal Ecology* **23** 142-162.
- Denny, M. W. (1994). Roles of hydrodynamics in the study of life on wave-swept shores. In Ecological morphology. Integrative organismal biology (Wainwright, P. C., Reilly, S. M., eds.), pp. 169-204, Chicago, University of Chicago Press.

- Denny, C. M., Babcock, R. C. (2004). Do partial marine reserves protect reef fish assemblages? *Biological Conservation* **116**, 119-129.
- Dollar, S. J. (1982). Wave stress and coral community structure in Hawaii. *Coral Reefs* **1**, 71-81.
- Eagle, J. V., Jones, G. P., McCormick, M. I. (2001). A multi-scale study of the relationships between habitat use and the distribution and abundance patterns of three coral reef angelfishes (Pomacanthidae). *Marine Ecology Progress Series* **214**, 253-265.
- Eckrich, C. E., Holmquist, J. G. (2000). Trampling in a seagrass assemblage: direct effects, response of associated fauna, and the role of substrate characteristics. *Marine Ecology Progress Series* **201**, 199-209.
- Eston, R., Migotto, A. E., Oliveira-Filho, E. C., Rodrigues, S. A., Freitas, J. C. (1986). Vertical distribution of benthic marine organisms on rocky coasts of the Fernando de Noronha archipelago (Brazil). *Boletim do Instituto Oceanográfico* **34**, 37-53.
- Ferreira, C. E. L., Goncalves, J. E. A., Coutinho, R. (2001). Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environmental Biology of Fishes* **61**, 353-369.
- Ferreira, C. E. L., Floeter, S. R., Gasparini, J. L., Ferreira, B. P., Joyeux, J. C. (2004). Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography* **31**, 1093-1106.
- Ferreira, L. M., Jesus, F., Silva, H. A. (1990). Plano de manejo do Parque Nacional Marinho de Fernando de Noronha. IBAMA/FUNATURA.
- Floeter, S. R., Gasparini, J. L. (2000). The southwestern Atlantic reef fish fauna: composition and zoogeographic patterns. *Journal of Fish Biology* **56**, 1099-1114.
- Floeter, S. R., Gasparini, J. L. (2001). The Brazilian endemic reef fishes. *Coral Reefs* **19**, 292.
- Floeter, S. R., Halpern, B. S., Ferreira, C. E. L. (2006). Effects of fishing and protection on Brazilian reef fishes. *Biological Conservation* **128**, 391-402.
- Floeter, S. R., Krohling, W., Gasparini, J. L., Ferreira, C. E. L., Zalmon, I. R. (2007). Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. *Environmental Biology of Fishes* **78**, 147-160.
- Francour, P., Harmelin, J. G., Pollard, D., Sartoretto, S. (2001). A review of marine protected areas in the northwestern Mediterranean region: siting, usage, zonation and

- management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **11**, 155-188.
- Friedlander, A. M., Parrish, J. D. (1998). Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **224**, 1-30.
- Friedlander, A. M., Brown, E. K., Jokiel, P. L., Smith, W. R., Rodgers, K. S. (2003). Effects of habitat, wave exposure and marine protected area status on coral reef fish assemblages in the Hawaiian archipelago. *Coral Reefs* **22**, 291-305.
- Gratwicke, B., Speight, M. R. (2005). The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology* **66**, 650-667.
- Grigg, R. W. (1983). Community structure, succession and development of coral reefs in Hawaii. *Marine Ecology Progress Series* **11**, 1-14.
- Grigg, R. W. (1994). Effects of sewage discharge, fishing pressure and habitat complexity on coral ecosystems and reef fishes in Hawaii. *Marine Ecology Progress Series* **103**, 25-34.
- Grossman, G. D., Jones, G. P., Seaman-Jr., W. J. (1997). Do artificial reefs increase regional fish production? A review of existing data. *Fisheries* **22**, 17-23.
- Hacker, S. D., Steneck, R. S. (1990). Habitat architecture and the abundance and body-size-dependent habitat selection of a phytal amphipod. *Ecology* **71**, 2269-2285.
- Hill, T., Lewicki, P. (2007). STATISTICS. Methods and Applications. Tulsa: StatSoft.
- Hixon, M. A. (1991). Predation as a process structuring coral reef fish communities. In *The ecology of fishes on coral reefs* (Sale, P. F., ed.), pp. 475-508, San Diego, Academic Press.
- Hobson, E. S., Chess, J. R. (1978). Trophic relationships among fishes and plankton in the lagoon at Enewetak Atoll, Marshall Islands. *Fisheries Bulletin* **76**, 133-153.
- Humann, P., DeLoach, N. (2002). Reef fish identification: Florida, Caribbean, Bahamas. Miami, New World Publications.
- Ilarri, M. I., Souza, A. T., Medeiros, P. R., Grempel, R. G., Rosa, I. M. L. (2008). Effects of tourist visitation and supplementary feeding on fish assemblage composition on a tropical reef in the Southwestern Atlantic. *Neotropical Ichthyology* **6**, 651-656.
- Lewis, A. R. (1997). Recruitment and post-recruit immigration affect the local population size of coral reef fishes. *Coral Reefs* **16**, 139-149.

- Liddle, M. J. (1991). Recreation ecology: effects of trampling on plants and corals. *Trends in Ecology and Evolution* **6**, 13-17.
- Liddle, M. J., Kay, A. M. (1987). Resistance, survival and recovery of trampled corals on the Great Barrier Reef. *Biological Conservation* **42**, 1-18.
- Lieske, E., Myers, R. (2001). Collins Pocket Guide: Coral Reef Fishes. London, Collins.
- Luckhurst, B. E., Luckhurst, K. (1978). Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology* **49**, 317-323.
- MacArthur, R. H., Levins, R. (1964). Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **51**, 1207-1210.
- Maida, M., Ferreira, B. P. (1997). Coral reefs of Brazil: an overview. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium* **1**, 263-274.
- McCormick, M. I. (1994). Comparison of field methods for measuring surface topography and their associations with a tropical reef fish assemblage. *Marine Ecology Progress Series* **112**, 87-96.
- McManus, J. W., Meñez, L. A. B., Kesner-Reyes, K. N., Vergara, S. G., Ablan, M. C. (2000). Coral reef fishing and coral-algal phase shifts: implications for global reef status. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 572-578.
- Medeiros, P. R., Gempel, R. G., Souza, A. T., Ilarri, M. I., Sampaio, C. L. S. (2007). Effects of recreational activities on the fish assemblage structure in a northeasteartn Brazilian reef. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* **2**, 288-300.
- Medio, D., Ormond, R. F. G., Pearson, M. (1997). Effects of briefings on rates of damage to corals by SCUBA divers. *Biological Conservation* **79**, 91-95.
- Meier, M. H., Buckley, R., Polovina, J. J. (1989). A debate on responsible artificial reef development. *Bulletin of Marine Science* **44**, 1051-1057.
- Milazzo, M., Badalamenti, F., Vega Fernández, T., Chemello, R. (2005). Effects of fish feeding by snorkellers on the density and size distribution of fishes in a Mediterranean marine protected area. *Marine Biology*, **146**, 1213-1222.
- Ornellas, A., Coutinho, R. (1998). Spatial and temporal patterns of distribution and abundance of a tropical fish assemblage in a seasonal *Sargassum* bed, Cabo Frio Island, Brazil. *Journal of Fish Biology*, **53**, 198-208.
- Randall, J. E. (1967). Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography* **5**, 665-847.

- Risk, M. J. (1972). Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Research Bulletin* **153**, 1-6.
- Roberts, C. M., Ormond, R. F. G. (1987). Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology Progress Series* **41**, 1-8.
- Rogers, K. S., Cox, E. F. (2003). The effects of trampling on Hawaiian corals along a gradient of human use. *Biological Conservation* **112**, 383-389.
- Rouphael, A. B., Inglis, G. J. (1997). Impacts of recreational SCUBA diving at sites with different reef topographies. *Biological Conservation* **82**, 329-336.
- Russel, B. C., Talbot, F. H., Domm, S. (1974). Patterns of colonization of artificial reefs by coral reef fishes. *Proceedings of the 2nd International Coral Reef Symposium* **1**, 207-215.
- Sale, P. F. (1977). Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *American Naturalist* **111**, 337-359.
- Sale, P. F. (1978). Coexistence of coral reef fishes - a lottery for living space. *Environmental Biology of Fishes* **3**, 85-102.
- Sale, P. F. (1980). Assemblages of fishes on patch reefs - predictable of unpredictable? *Environmental Biology of Fishes* **5**, 243-249.
- Sale, P. F., Douglas, W. A. (1984). Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relation of community structure to reef structure. *Ecology* **65**, 409-422.
- Smith, C. L., Tyler, J. C. (1972). Space resource sharing in a coral fish community. *Bulletin of the Natural History Museum* **14**, 125-170.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1995). Biometry. New York: W. H. Freeman and Company.
- Talbot, F. H., Russell, B. C., Anderson, G. R. V. (1978). Coral reef fish communities: unstable, high diversity systems? *Ecological Monographs*, **48**, 425-440.
- Thresher, R. E. (1983). Environmental correlates of the distribution of planktivorous fishes in the One Tree Reef Lagoon. *Marine Ecology Progress Series* **10**, 137-145.
- Vroom, P., Page, K., Kenyon, J., Brainard, R. (2006). Algae-dominated reefs. *American Scientist* **94**, 430.
- Waldner, R. E., Robertson, D. R. (1980). Patterns of habitat partitioning by eight species of territorial Caribbean damselfishes (Pisces: Pomacentridae). *Bulletin of Marine Science* **30**, 171-186.

- Wellington, G. M., Victor, B. C. (1985). El Nino mass coral mortality: a test of resource limitation in a coral reef damselfish population. *Oecologia* **68**, 15-19.
- Westera, M., Lavery, P., Hyndes, G. (2003). Differences in recreationally targeted fishes between protected and fished areas of a coral reef marine park. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **294**, 145-168.

Capítulo 3



*Associação ao substrato e padrões de uso de microhabitat
por peixes em uma ilha oceânica do Brasil*

Associação ao substrato e padrões de uso de microhabitat por peixes em uma ilha oceânica do Brasil

Resumo

O presente estudo testou o grau de associação ao substrato de cinco espécies recifais frequente e os padrões de associação não-randômicos a categorias bênticas particulares. Estimativas da cobertura bêntica foram realizadas em quatro áreas do arquipélago Fernando de Noronha, e utilizando observações focais, nós determinamos as preferências das espécies por cada tipo de substrato, testando se os padrões observados foram diferentes do esperado aleatoriamente. Como esperado, as espécies móveis apresentaram padrões aleatórios de preferência por substrato, enquanto as espécies territoriais e sedentárias apresentaram padrões relativamente distintos. As diferenças nas preferências por substrato desses dois grupos são provavelmente o efeito de estratégias alimentares diferentes, o primeiro grupo estando permanentemente associado aos seus itens alimentares preferidos e o segundo grupo se deslocando somente durante os períodos de forrageamento. No entanto, até mesmo as espécies móveis gastaram mais de 80% do seu tempo até 30 cm acima do substrato, sugerindo que o substrato desempenha um papel importante na história de vida dessas espécies, possivelmente oferecendo proteção contra predadores.

Palavras-chave: cobertura bêntica, Fernando de Noronha, microhabitat, peixes recifais

Abstract

The present study tested the degree of association of five common species to the reef's substrate and their patterns of non-random associations to particular benthic categories. Benthic cover estimates were made on four sites in the Fernando de Noronha Archipelago, and using focal observations, we determined substrate preferences of each species testing whether the observed patterns were different than randomly expected. As expected, mobile species showed random substrate preferences, whereas site-attached and territorial species showed somewhat distinguished patterns. Differences in substrate preferences of these two groups are likely to be an effect of different foraging strategies, the former relying on being permanently associated to its preferred food items, and the latter being able to dislocate only during foraging periods. Nevertheless, even mobile species spent over 80% of their time within up to 30 cm above the substrate, suggesting

that substrate plays an important role on their life histories, possibly offering protection sites against predators.

Key words: benthic cover, Fernando de Noronha, microhabitat, reef fishes.

Introdução

Os peixes utilizam o substrato recifal por duas causas principais, abrigo e alimento (Friedlander & Parrish, 1998). O abrigo, seja ele permanente ou temporário, é importante como área de proteção e reprodução, enquanto o alimento, apesar de aparentemente importante apenas para os herbívoros, os forrageadores do substrato e os invertívoros, que se alimentam diretamente do fundo, também é importante para piscívoros, visto que suas presas são mais abundantes próximos ao substrato. Devido às associações com o substrato serem teoricamente mais fortes em áreas com maiores complexidade estruturais (Carpenter et al., 1981; Almany, 2004) e diversidade bêntica (Bell & Galzin, 1984; Chabanet et al., 1997), uma redução na abundância de peixes é esperada em áreas com baixas complexidade e diversidade bêntica. Apesar de ser geralmente bem aceito, esse padrão não parece ser universal para todas as espécies. Por exemplo, vários invertívoros, como alguns hemulídeos, são mais comuns em fundos arenosos não-complexos.

Devido à importância do substrato para os peixes, a competição por espaço e por recursos é geralmente alta, e variações na topografia do substrato e na composição bêntica têm se correlacionado com diferenças na densidade de peixes (ver Gratwicke & Speight, 2005). Além disso, visto que uma maior competição é esperada entre espécies ecologicamente similares (Eagle et al., 2001), áreas com alta riqueza de espécies tendem a apresentar maiores níveis de especialização de nichos.

Visto que as espécies sedentárias e associadas ao substrato apresentam movimento limitado durante as suas fases adultas, é esperado que essas se localizem em proximidade ou associação com os seus itens alimentares preferidos. Por outro lado, espera-se que espécies móveis se desloquem para áreas com seus itens alimentares preferidos somente durante os períodos de forrageamento. Ainda, os especialistas (e.g. herbívoros ou invertívoros) são mais prováveis de ser afetado pela limitação de alimento em uma área particular, e para essas espécies, localizar-se próximo do seu alimento preferido é essencial, enquanto a plasticidade dos onívoros permite que eles se associem a vários tipos de substratos.

Devido ao fato da maioria dos estudos avaliando os padrões de uso de microhabitat terem sido realizados em áreas com alta diversidade, principalmente nas regiões do Caribe e do Indo-Pacífico (e.g. Hixon, 1991; Letourneur, 1992; Grossman et al., 1997; Bellwood et al., 2002), não se sabe exatamente se os padrões mencionados acima permanecem em áreas com baixa diversidade. De fato, é teoricamente esperado que as associações com substratos particulares e a especialização de nichos sejam mais fracas nessas áreas, mesmo para espécies muito sedentárias. No entanto, áreas com baixa diversidade de espécies de corais e de peixes e dominadas por algas permanecem pouco estudadas. Apesar da sua importância para a ecologia dos peixes recifais, visto que a preferência por microhabitats e as diferenças nas necessidades de alimento estão entre os fatores mais significativos que sustentam a diversidade entre os peixes recifais (Ormond et al., 1996), esses processos ainda são pouco conhecidos nessas áreas.

No presente estudo, nós testamos o grau de associação ao substrato de cinco espécies frequentes com diferentes hábitos e preferências alimentares, e se associação a tipos particulares de substrato foram ocasionadas por fatores randômicos ou se elas refletiram as preferências alimentares das espécies. Assim, nós inicialmente fizemos a seguinte questão: o substrato preferido de cada espécie corresponde com as suas preferências alimentares? Especificamente, nossa hipótese foi a de que os herbívoros com hábitos sedentários devem se associar à cobertura de algas mais do que esperado, enquanto onívoros móveis são mais prováveis de apresentar associações fracas com o substrato. Adicionalmente, nós investigamos as relações entre essas espécies e testamos se estas se agruparam por preferências de habitats (e.g. espécies sedentárias se agruparam independentemente das preferências alimentares) ou por preferência alimentar (e.g. onívoros se agruparam independentemente da sua mobilidade).

Material e Métodos

Áreas de estudo

O estudo foi realizado em quatro áreas no arquipélago Fernando de Noronha, uma ilha tropical oceânica localizada na região do Sudoeste Atlântico, a 360 km da costa brasileira (Figura 1). O arquipélago é uma área de proteção marinha (MPA) sob a jurisdição brasileira onde a pesca é estritamente proibida. O estudo foi realizado em quatro recifes rochosos (profundidades entre 0,6 e 2 m): baía do Sueste, Raquel, Atalaia e praia do Porto.

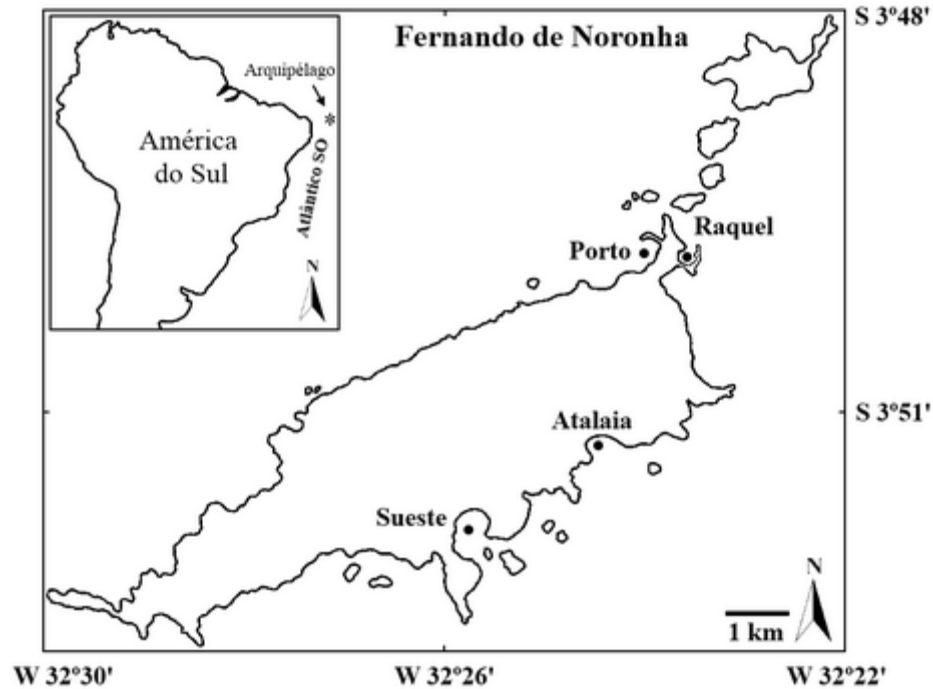


Figura 1 Localização e mapa das áreas de estudo no arquipélago Fernando de Noronha, Oceânico Atlântico Sudoeste

Preferências dos peixes e composição do substrato

Cinco espécies de peixes foram avaliadas no presente estudo: *Acanthurus chirurgus* (Acanthuridae) (herbívoros errantes), *Malacoctenus* sp. (Labrisomidae) (onívoro sedentário), *Ophioblennius trinitatis* (Blennidae) (herbívoros sedentários), *Stegastes rocasensis* (Pomacentridae) (herbívoros territoriais) e *Thalassoma noronhanum* (Labridae) (onívoro errante). *Malacoctenus* sp., previamente reconhecida como *M. triangulatus*, está atualmente sendo investigada para ser descrita como uma nova espécie da província brasileira. Apesar de ainda ser frequentemente citada como *M. triangulatus* (e.g. Guimarães et al., 2010), o termo *Malacoctenus* sp. foi adotado no presente estudo. As espécies focais do presente estudo estão entre as mais abundantes da área de estudo (Soto, 2002) e pertencem a gêneros e famílias comuns em recifes do Atlântico (Humann & DeLoach, 2002). Dessa forma, as observações realizadas com essas espécies podem ser cuidadosamente extrapoladas, e/ou servir de base comparativa para as espécies relacionadas de diferentes recifes.

Nós utilizamos observações do tipo animal focal (Lehner, 1996) para determinar o grau de associação de cada espécie de peixe com o substrato e para quantificar a porcentagem de uso de cada categoria de substrato em cada área. Cinco minutos foram

gastos observando cada indivíduo focal ($n = 10$ por espécie e por área), totalizando 200 minutos de observação por espécie. Durante as observações focais, um indivíduo escolhido aleatoriamente foi selecionado e o mergulhador despendeu um minuto observando o indivíduo antes de iniciar as contagens, para que o peixe se acostumasse com a sua presença. Após o período de um minuto de adaptação o mergulhador registrou o tipo de substrato localizado abaixo da cabeça do peixe, em natação ou imóvel, dentro de um limite de 30 cm acima do substrato (Krajewski et al., 2010) em intervalos de 10 segundos (i.e. 30 contagens por indivíduo focal). O uso do substrato pelos indivíduos focais foi registrado em uma dentre seis categorias: 1) alga turf, 2) macroalga, 3) alga coralinácea, 4) coral vivo, 5) areia e 6) pavimento rochoso não-colonizado. Ainda, as instâncias nas quais o indivíduo focal esteve localizado acima de 30 cm do substrato foram categorizadas como não-associadas ao substrato. Durante a observação, se um indivíduo fosse perdido durante qualquer momento, essa seria descartada e um novo evento reiniciado.

As observações foram realizadas durante o período do dia entre 08:00 e 16:30 e entre os dias 14 e 28 de Outubro de 2009. Para evitar possíveis erros relacionados a variações de horário e maré, indivíduos focais foram investigados seguindo uma sequência determinada, ou seja, um segundo indivíduo focal de uma determinada espécie somente foi investigado após o primeiro indivíduo focal de todas as espécies terem sido investigados.

A composição bêntica em cada área foi avaliada utilizando estimativas realizadas com fotoquadrados (Preskitt et al., 2004). Em cada área dez fotografias foram tiradas, cada uma abrangendo uma área de 1 x 1 m dentro dos limites da área onde os indivíduos focais foram observados. Posteriormente, cada fotografia foi analisada utilizando o software *coral point count with Excel extension* (CPCe 3.6) (Kohler & Gill, 2006), onde a proporção das categorias do substrato descritas acima foi avaliada.

Análise dos dados

O grau de associação ao substrato de cada espécie foi determinado com base nas observações focais do presente estudo. Para calculá-lo, a proporção dos eventos de associação (i.e. aqueles nos quais o indivíduo foi registrado até 30 cm acima do substrato) foi determinada relativa ao número total de eventos, incluindo os eventos de não-associação. Os eventos de não-associação foram aqueles nos quais o indivíduo foi registrado nadando ou imóvel em uma distância maior que 30 cm acima do substrato.

Subsequentemente, os peixes foram classificados de acordo com a seguinte escala arbitrária de associação ao substrato: 1) menor que 25%: associação muito baixa; 2) entre 25 e 50%: baixa associação; 3) entre 50 e 80%: associação intermediária; 4) entre 80 e 95%: alta associação e 5) mais que 95%: associação muito alta.

A variabilidade espacial no grau de associação ao substrato foi testada para cada espécie individualmente usando ANOVAs de uma via com o teste *a posteriori* HSD de Tukey. Para determinar se as preferências por substrato foram diferentes das esperadas ao acaso, testes chi-quadrado (χ^2) foram utilizados para comparar as proporções observadas de associação habitat de cada espécie com a esperada, baseando-se nas estimativas de composição bêntica realizadas em cada área. Dessa forma, visto que a probabilidade dos peixes se associarem aos substratos com maiores proporções é mais alta, os testes χ^2 avaliam o grau de significância dessas relações levando-se em consideração suas diferentes proporções.

Também baseado em valores esperados e observados, o índice de seletividade de Ivlev (Ivlev, 1961) foi empregado para testar o grau de preferência por cada substrato com os dados de todas as áreas agrupados, seguindo a equação: $E = (r_i - p_i)(r_i + p_i)^{-1}$, onde E é o índice de seletividade e r_i e p_i são as proporções relativas da categoria i quanto ao uso do substrato (r) e ao ambiente (p), respectivamente. Esse índice varia entre -1 e 1, onde valores positivos indicam preferência, valores negativos evasão ou inacessibilidade e valores próximos do zero sugerem um uso do substrato aleatoriamente esperado.

Uma matriz de similaridade (análise de cluster) utilizando a distância Euclidiana foi computada com os dados de todas as espécies agrupados para todas as áreas, como forma de testar as relações entre as espécies, ou seja, para determinar se as espécies se agrupam baseado em preferências de habitat ou alimentares.

Resultados

Uma diferença significativa no grau de associação ao substrato entre áreas foi detectada apenas para *Acanthurus chirurgus* (ANOVA; $F_{2,20} = 8,07$; $p < 0,001$) (Figura 2). Essa espécie apresentou um grau relativamente alto de variação espacial e foi classificada como tendo uma associação ao substrato intermediária/alta. *Thalassoma noronhanum* também apresentou alguma variação espacial, porém não significativa, mostrando os menores valores de associação ao substrato e sendo classificada como

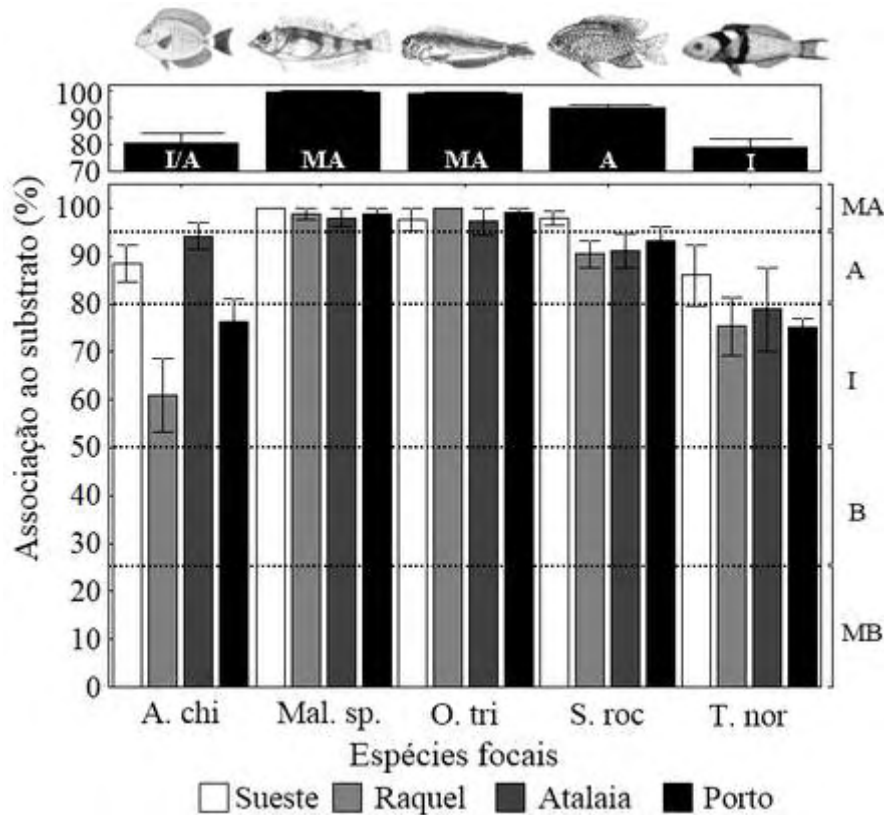


Figura 2 Grau de associação ao substrato de cinco espécies de peixes recifais. O painel superior mostra o índice com os dados de todas as áreas agrupados. O painel inferior mostra o índice separado por área. Associações interpretadas como: muito baixa (MB), baixa (B), intermediária (I), alta (A) e muito alta (A). A. chi: *Acanthurus chirurgus*, Mal sp.: *Malacoctenus* sp., O. tri: *Ophioblennius trinitatis*, S. roc.: *Stegastes rocasensis* e T. nor.: *Thalassoma noronhanum*

intermediária. *Malacoctenus* sp. e *Ophioblennius trinitatis* foram classificadas como tendo graus muito altos de associação ao substrato, enquanto *Stegastes rocasensis* apresentou altos valores (Figura 2).

As quatro áreas avaliadas foram caracterizadas por altas porcentagens de alga turf e macroalga e, com a exceção de Raquel, baixas proporções de coral vivo (Figura 3). No geral, pouca variação espacial foi observada para a maioria das categorias bênticas entre áreas, apesar de Atalaia ter apresentado quantidades excepcionais de macroalga.

O uso de substrato foi significativamente diferente do esperado aleatoriamente para *A. chirurgus* em três das áreas avaliadas (Figura 4). Em Atalaia, a associação com alga turf foi maior do que esperada aleatoriamente, enquanto macroalga foi utilizada

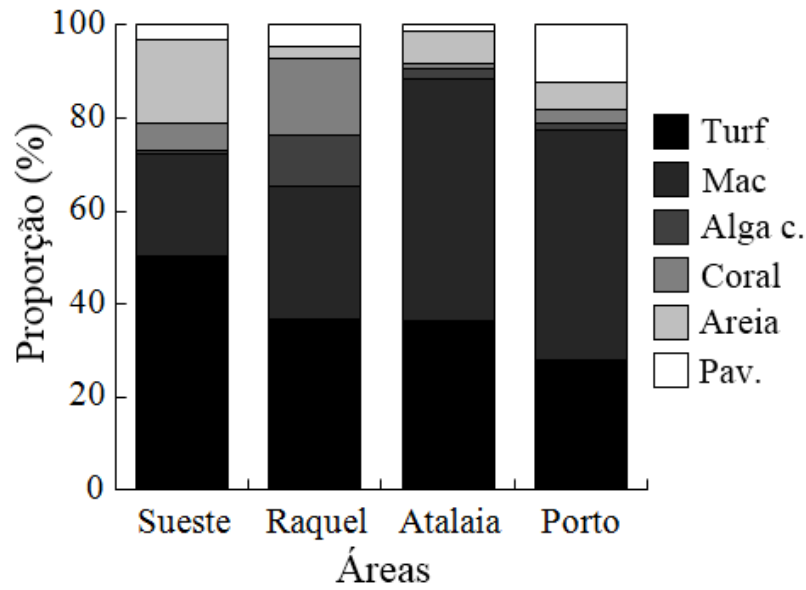


Figura 3 Proporções relativas de seis categorias bênticas nas quatro áreas de estudo. Turf: alga turf, Mac: macroalga, Alga c.: alga coralinácea, Coral: coral vivo, Areia: areia e Pav.: pavimento rochoso não-colonizado.

menos do que esperada. Um padrão contrário foi observado em Raquel, com alga turf sendo utilizada menos do que o esperado e macroalga sendo utilizada mais do que o esperado. Também nessa área, coral vivo foi utilizado mais do que o esperado aleatoriamente. No Porto, a única diferença significativa foi para areia, que foi utilizada ligeiramente mais do que esperada, apesar dessa relação ter sido apenas marginalmente significativa. No geral, essa espécie apresentou um uso de substrato relativamente comum em todas as áreas, com pequenas diferenças no uso de alga turf e macroalga (i.e. similar entre Atalaia e Sueste, e similar entre Raquel e Porto).

Para *Malacoctenus* sp., o uso de substrato também foi significativamente diferente do esperado em três das áreas avaliadas (Figura 5). Em Atalaia, macroalga foi utilizada menos do que o esperado aleatoriamente e areia foi utilizada mais do que o esperado. Em Raquel, alga coralinácea, areia e pavimento rochoso não-colonizado foram utilizados mais do que o esperado, enquanto macroalga e coral vivo foram utilizados menos do que o esperado. No Sueste, pavimento rochoso não-colonizado foi utilizado mais do que o esperado e alga turf e areia foram utilizados menos do que o esperado. No Porto, apesar das diferenças óbvias no uso de alga turf, essas variações não foram estatisticamente significantes.

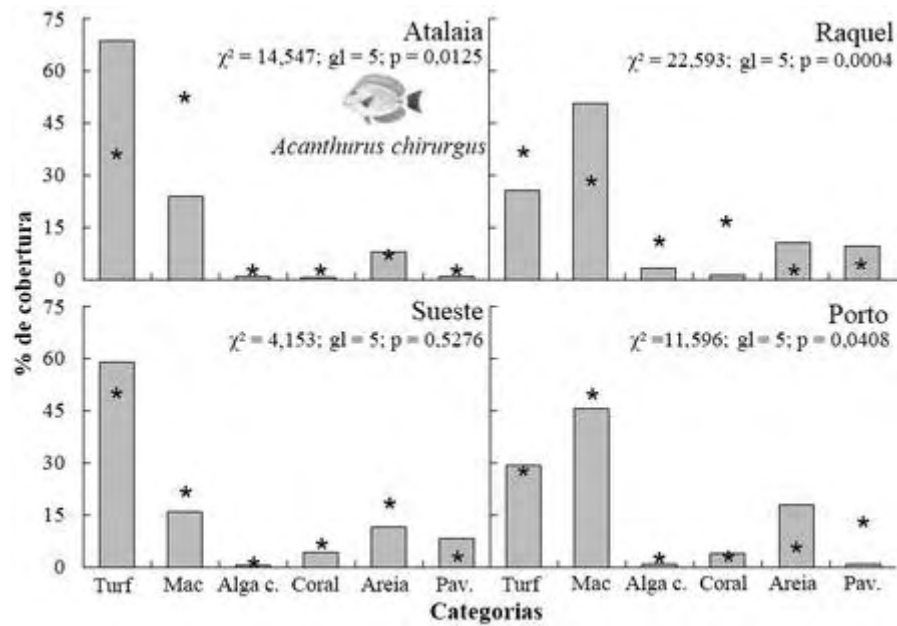


Figura 4 Uso do substrato por *Acanthurus chirurgus* (colunas) e valores esperados (*) com base nas estimativas de cobertura bêntica realizadas nas quatro áreas de estudo. Resultados dos testes de qui-quadrado indicado para cada área. Categorias bênticas são idênticas às descritas na Figura 3.

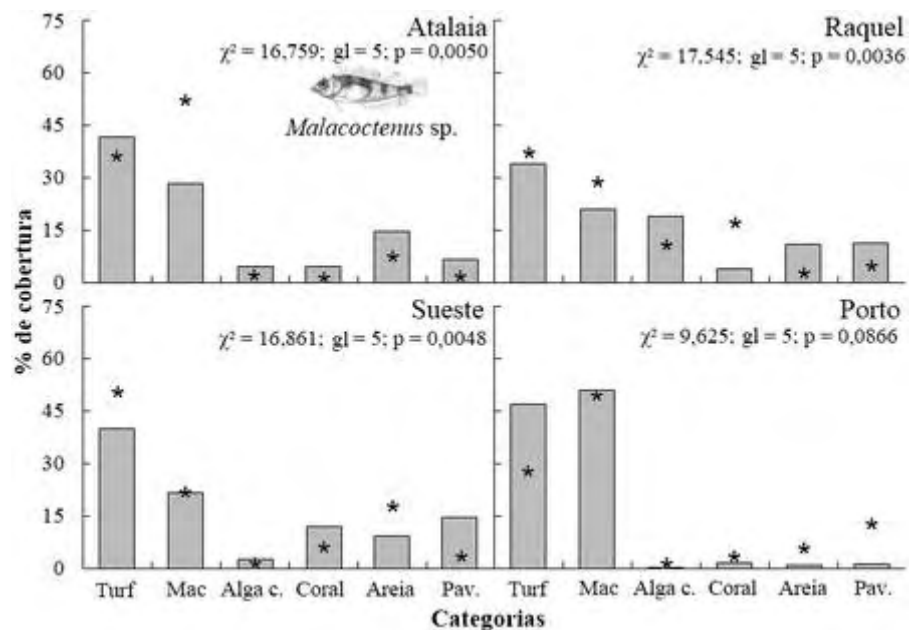


Figura 5 Uso do substrato por *Malacoctenus sp.* (colunas) e valores esperados (*) com base nas estimativas de cobertura bêntica realizadas nas quatro áreas de estudo. Resultados dos testes de qui-quadrado indicado para cada área. Categorias bênticas são idênticas às descritas na Figura 3.

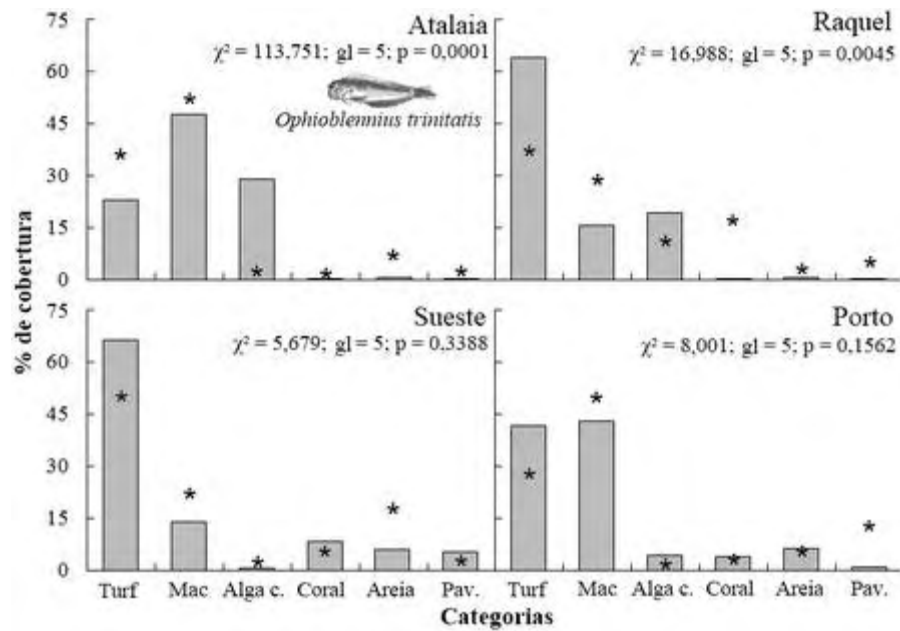


Figura 6 Uso do substrato por *Ophioblennius trinitatis* (colunas) e valores esperados (*) com base nas estimativas de cobertura bêntica realizadas nas quatro áreas de estudo. Resultados dos testes de qui-quadrado indicado para cada área. Categorias bênticas são idênticas às descritas na Figura 3.

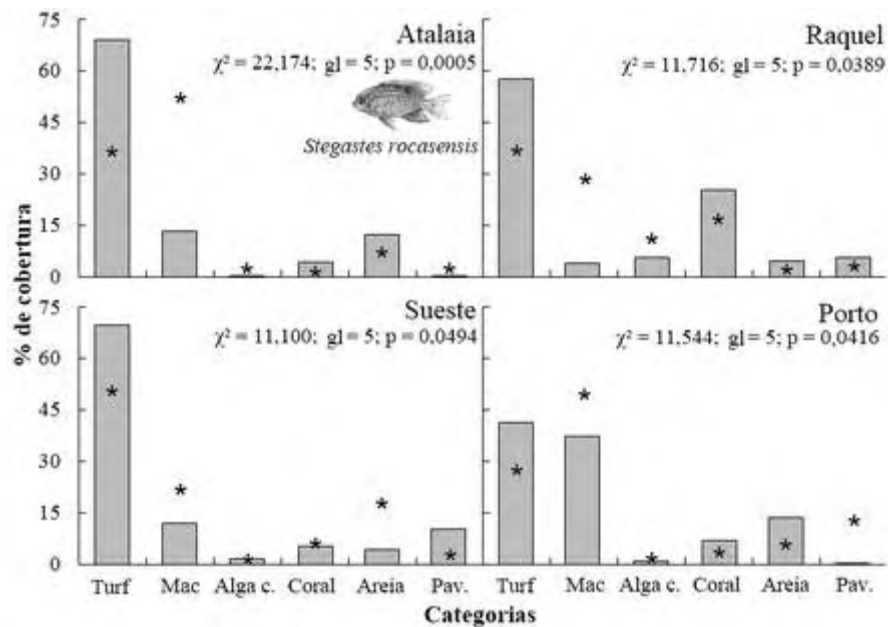


Figura 7 Uso do substrato por *Stegastes rocasensis* (colunas) e valores esperados (*) com base nas estimativas de cobertura bêntica realizadas nas quatro áreas de estudo. Resultados dos testes de qui-quadrado indicado para cada área. Categorias bênticas são idênticas às descritas na Figura 3.

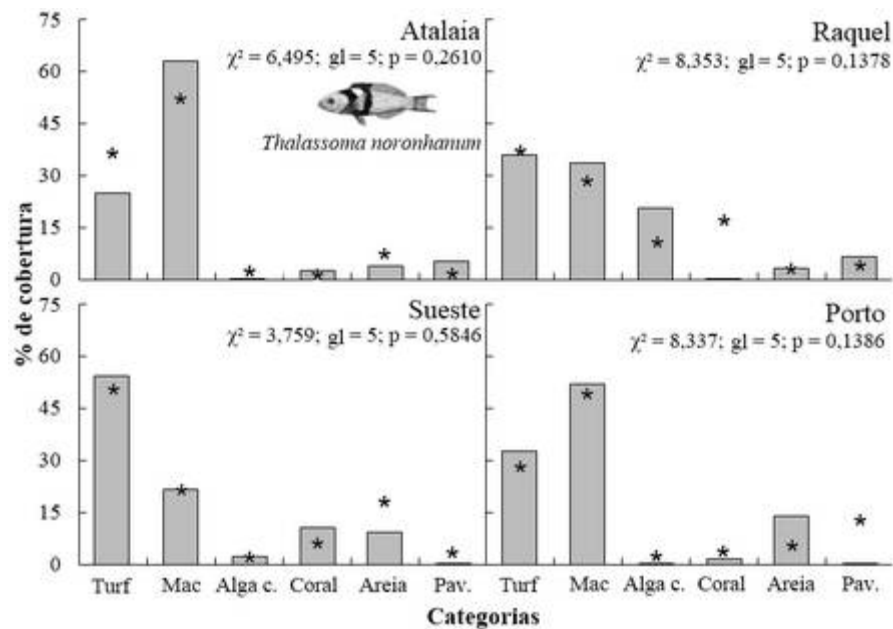


Figura 8 Uso do substrato por *Thalassoma noronhanum* (colunas) e valores esperados (*) com base nas estimativas de cobertura bêntica realizadas nas quatro áreas de estudo. Resultados dos testes de qui-quadrado indicado para cada área. Categorias bênticas são idênticas às descritas na Figura 3.

Para *O. trinitatis*, o uso do substrato foi significativamente diferente do esperado aleatoriamente em duas áreas (Figura 6). Em Atalaia, as diferenças foram devido a um uso maior do que o esperado para alga coralinácea e usos menores do que o esperado para alga turf e areia. Em Raquel, alga turf e alga coralinácea foram utilizadas mais do que o esperado aleatoriamente, enquanto macroalga e coral vivo foram utilizados menos do que o esperado.

O uso do substrato por *S. rocasensis* foi significativamente diferente do esperado aleatoriamente em todas as áreas (Figura 7). No geral, um uso de substrato similar foi observado entre todas as áreas, alga turf sendo o item bêntico predominante. Assim, alga turf foi utilizada mais do que esperado aleatoriamente e macroalga foi utilizada menos do que o esperado em todas as áreas. Ainda, areia foi utilizada menos do que o esperado no Sueste e mais do que o esperado no Porto, enquanto pavimento rochoso não-colonizado foi utilizado mais do que esperado no Porto.

T. noronhanum foi a única espécie na qual o uso do substrato não foi significativamente diferente do esperado aleatoriamente em todas as áreas avaliadas (Figura 8).

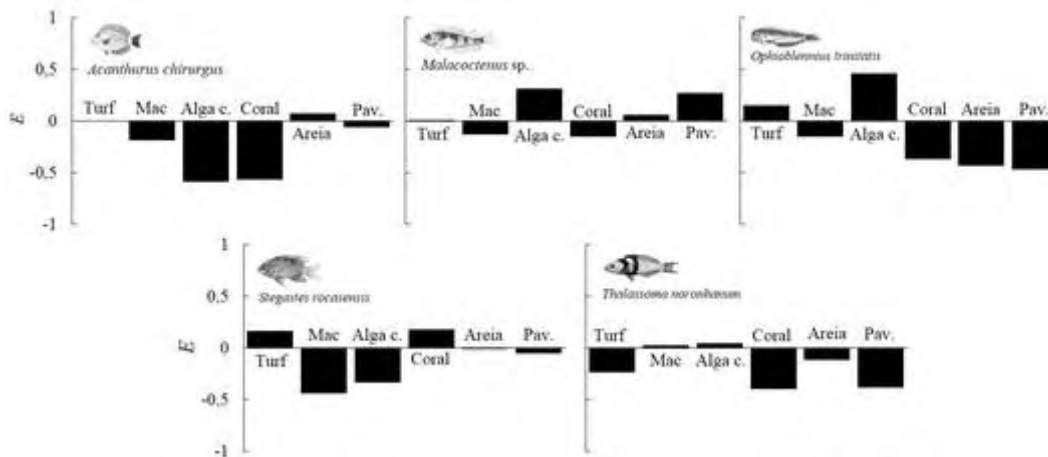


Figura 9 Índice de seletividade de Ivlev testando as preferências por substrato de cinco espécies de peixes recifais com dados das quatro áreas agrupados. Categorias bênticas são idênticas às descritas na Figura 3.

Com os dados de todas as áreas agrupados, *Malacoctenus sp.*, *O. trinitatis* e *S. rocasensis* se associaram a substratos particulares mais do que *A. chirurgus* e *T. noronhanum*, mas essas relações foram relativamente fracas até para essas primeiras espécies. Alga coralinácea (*Malacoctenus sp.* e *O. trinitatis*), pavimento rochoso não-colonizado (*Malacoctenus sp.*), alga turf (*O. trinitatis* e *S. rocasensis*) e coral vivo (*S. rocasensis*) foram os substratos preferidos pelas três primeiras espécies, enquanto *A. chirurgus* e *T. noronhanum* evitaram a maioria dos substratos (Figura 9).

A análise de cluster agrupou as espécies com base nos substratos preferidos, com dois grupos sendo distintos (Figura 10). O primeiro grupo consistiu das espécies móveis *A. chirurgus* e *T. noronhanum*, enquanto o segundo grupo consistiu das espécies sedentárias *Malacoctenus sp.*, *O. trinitatis* e *S. rocasensis*.

Discussão

Como esperado, as duas espécies sedentárias (*Malacoctenus sp.* e *Ophioblennius trinitatis*) e o pomacentrídeo territorial (*Stegastes rocasensis*) mostraram associações mais fortes com o substrato do que as espécies móveis (*Acanthurus chirurgus* e *Thalassoma noronhanum*). De fato, essas três primeiras espécies foram observadas em associação com o substrato (i.e. em até 30 cm de distância do substrato) em mais de 90% das observações nas quatro áreas agrupadas. Considerando as preferências por microhabitat e os efeitos consequentes de cada substrato particular, essas espécies

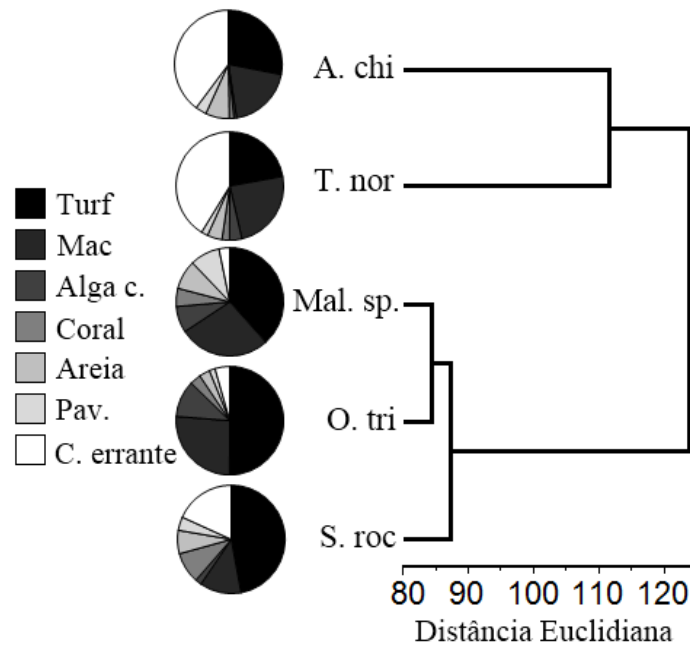


Figura 10 Matriz de similaridade utilizando distâncias Euclidianas sobre a relação entre cinco espécies de peixes recifais baseado no grau de associação ao substrato e nas preferências por substrato. Categorias bênticas são idênticas às descritas na Figura 3.

também apresentaram padrões mais fortes de preferência por microhabitat, enquanto as espécies móveis se associaram às categorias bênticas de forma aleatória. A análise de similaridade confirmou a separação desses dois grupos, por grau de associação ao substrato e por preferências de microhabitat. Devido a essas observações, nós sugerimos que essas diferenças no uso de substrato sejam um efeito direto de estratégias contrastantes de forrageamento utilizadas por esses dois grupos.

Apesar das preferências por microhabitat não terem sido muito fortes até mesmo para o primeiro grupo, padrões indicando usos de substratos não-aleatórios foram observados. Por exemplo, os herbívoros (*O. trinitatis* e *S. rocasensis*) mostraram associações significativamente altas com algas, enquanto o onívoro *Malacoctenus* sp. se correlacionou positivamente com alga, mas também com pavimento rochoso não-colonizado e areia, substratos nos quais invertebrados móveis são comumente encontrados (Ferreira et al., 2004). Devido aos seus hábitos sedentários, os microhabitats utilizados por esses peixes devem ser aqueles que potencializam o acesso

aos seus alimentos preferidos. Assim, essas espécies tendem a apresentar preferências mais fortes por substratos do que os peixes móveis.

As preferências por substrato relativamente fracas do acanturídeo e do labrídeo são provavelmente um efeito dos seus hábitos móveis. Enquanto esse é um achado esperado para o onívoro plástico *T. noronhanum* (Francini-Filho et al., 2000), para o herbívoro *A. chirurgus* seria esperado que uma porção significativa do seu tempo fosse despendida sobre substratos de alga turf e macroalga, que representam a maior parte de seus itens alimentares, mas esses padrões não foram muito consistentes. Apesar de alguns acanturídeos apresentarem hábitos solitários e até mesmo esporadicamente territoriais durante os estágios juvenis (Itzkowitz, 1974; Thresher, 1984; Foster, 1985), os adultos formam cardumes de forrageamento densos, tendendo a apresentar um uso de substrato errático (Lawson et al., 1999). Dessa forma, as estratégias de alimentação errantes de *A. chirurgus*, em adição à alta disponibilidade de algas na área de estudo, impossibilitaram um uso de microhabitat não-randômico por essa espécie. No entanto, cardumes de acanturídeos são comumente observados sobre substratos algais na área de estudo buscando se alimentar dos recursos alimentares de alta qualidade defendidos por peixes territoriais em uma estratégia similar a originalmente relatada por Foster (1985). Assim, a associação relativamente arbitrária com algas por essa espécie parece ser um efeito direto da sua alimentação randômica, visto que essa espécie não precisa se associar ao seu substrato preferido mais do que o tempo necessário para forragear.

Espécies dos dois grupos mencionados acima se separaram devido a associações fortes e fracas com o substrato e, principalmente, devido a diferenças no uso de substrato. Essa dissociação foi claramente o efeito direto de suas intrínsecas estratégias de forrageamento. O primeiro grupo apresentou espécies que estão permanente associadas aos seus alimentos preferidos. Um efeito positivo óbvio dessa estratégia é o baixo custo energético gasto no forrageamento, visto que grandes deslocamentos são desnecessários. Por outro lado, essas espécies direcionam grande parte da sua energia na defesa de recursos por indivíduos intrusos (Warner & Hoffman, 1980; Meekan et al., 2010), uma atividade comumente observada para várias espécies sedentárias. Em contraste a essa estratégia, o segundo grupo consiste de espécies que utilizam grande parte do seu tempo e energia em natação errática em busca de alimento. Os peixes desse grupo são mais prováveis de serem afetados por uma limitação de recursos alimentares, seja esta espacial ou temporária, o que é improvável de ser o caso na nossa área de estudo (ver abaixo), enquanto os peixes sedentários que defendem alimento de alta

qualidade de outros peixes estão menos suscetíveis a essas situações. De fato, cardumes de herbívoros errantes que investem nas algas localizadas nos substratos defendidos por herbívoros territoriais, como relatados acima, são uma forte evidência da qualidade dos seus recursos alimentares.

Um achado interessante do presente estudo é que o grau de associação ao substrato foi relativamente alto até mesmo para as espécies móveis, sendo forte evidência de que o substrato recifal é muito importante para todas as espécies de peixes recifais. De fato, as duas espécies móveis do presente estudo, *A. chirurgus* e *T. noronhanum*, foram observadas a até 30 cm acima do substrato, respectivamente, durante 80,2% e 78,9% de todas as observações. Isso suporta as nossas afirmações de que as associações com o substrato não são exclusivamente uma resposta da disponibilidade de alimento, mas também de outros fatores. Por exemplo, as associações parecem ser uma resposta direta da pressão predatória, visto que as fendas e irregularidades do substrato são os locais mais importantes de refúgio temporário ou permanente para pequenos peixes (Roberts & Ormond, 1987; Gratwicke & Speight, 2005). Dessa forma, proteção contra predadores é uma forma das presas potenciais reduzirem a taxa de encontro com os peixes predadores maiores e, assim, até para esses peixes aleatoriamente seletivos, a associação com o substrato é vital.

Ao contrário dos recifes do Caribe e do Indo-Pacífico, os recifes do Atlântico Sudoeste são caracterizados por baixa riqueza de espécies de corais (Castro, 2003) e peixes (Floeter & Gasparini, 2000), mas com endemismo relativamente alto (Floeter & Gasparini, 2001; Moura, 2002). Assim, os processos determinando a distribuição e a abundância das espécies de peixes não são necessariamente compartilhados entre essas áreas (e.g. Medeiros et al., 2010), com repostas específicas das espécies para cada tipo particular de substrato tendendo a serem mais fracas nos recifes do Sudoeste Atlântico. Recifes com riqueza de espécies mais altas também tendem a apresentar um maior número de nichos especializados (Eagle et al., 2001) com a abundância da maioria das espécies sendo altamente dependente das características particulares do ambiente (Brown, 1984; Gaston et al., 1997). Dessa forma, é possível prever a densidade de peixes nessas áreas com base nas preferências por habitat e na presença dessas características em um dado ambiente. Essas relações minuciosas não se aplicam completamente aos recifes do Sudoeste Atlântico, onde um número relativamente baixo de espécies e nichos é observado, e hábitos generalizados prevalecem sobre os especializados (Floeter & Gasparini, 2000; 2001; Floeter et al., 2004), assim,

explicando as preferências gerais por substrato observadas no presente estudo. No entanto, mesmo para especialistas altamente associados ao substrato em áreas de alta riqueza de espécies, as associações podem ser menores do que a esperada. Por exemplo, Eagle et al. (2001) observou que o uso de habitat diferiu entre três espécies de *Centropyge* em uma escala maior (entre 10 e 100 metros), mas em uma pequena escala (menor do que alguns metros), as associações foram muito baixas.

Diferenças espaciais no uso de habitat, principalmente observadas para as espécies móveis, mas também observadas para as espécies sedentárias em menor extensão, são uma indicação de que as espécies que dependem menos de tipos específicos de substratos (i.e. espécies móveis) não são afetadas por variações locais de composição de substrato, devido às suas associações aleatórias com o substrato e a consequente maior tolerância às variações de substrato. Variações espaciais na composição bêntica são menos prováveis de afetarem a densidade das espécies móveis, mas devem desempenhar um papel importante na determinação das populações de espécies sedentárias com preferências por habitat mais fortes. Por outro lado, a alta disponibilidade de algas na área de estudo, uma característica comum da maioria dos recifes do Atlântico Sudoeste (Medeiros et al., 2010), sugere fortemente que o alimento não é um fator limitante para os herbívoros e onívoros da área de estudo, mas que o espaço e a disponibilidade de fendas parecem ser mais importantes (Medeiros et al., dados não publicados). Estudos futuros determinando a extensão da mobilidade local de espécies errantes devem elucidar essas questões.

Referências

- Almany, G. R. (2004). Differential effects of habitat complexity, predators and competitors on abundance of juveniles and adult coral reef fishes. *Oecologia* **141**, 105-113.
- Bell, J. D., Galzin, R. (1984). Influence of live coral cover on coral reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series* **15**, 265-274.
- Bellwood, D. R., Wainwright, P. C., Fulton, C. J., Hoey, A. (2002). Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology* **6**, 557-562.
- Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* **124**, 255-279.

- Carpenter, K. E., Miclat, R. I., Albaladejo, V. D. & Corpuz, V. T. (1981). The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine Reef Fishes. *Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium* **2**, 497-502.
- Castro, C. B. 2003. Coral reef in Brazil. Pp. 25-27. In: Prates, A. P. L. (Ed.). Atlas of Coral Reef Protected Areas in Brazil. Brasília, MMA/SBF.
- Chabanet, P., Ralambondrainy, H., Amanieu, M., Faure, G., Galzin, R. (1997). Relationship between coral reef substrata and fish. *Coral Reefs* **16**, 93-102.
- Eagle, J. V., Jones, G. P. & McCormick, M. I. (2001). A multi-scale study of the relationships between habitat use and the distribution and abundance patterns of three coral reef angelfishes (Pomacanthidae). *Marine Ecology Progress Series* **214**, 253-265.
- Ferreira, C. E. L., Floeter, S. R., Gasparini, J. L., Joyeux, J. C. & Ferreira, B. P. (2004). Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography* **31**, 1093-1106.
- Floeter, S. R. & Gasparini, J. L. (2000). The southwestern Atlantic reef fish fauna: composition and zoogeographic patterns. *Journal of Fish Biology* **56**, 1099-1114.
- Floeter, S. R. & Gasparini, J. L. (2001). The Brazilian endemic reef fishes. *Coral Reefs* **19**, 292.
- Floeter, S. R., Ferreira, C. E. L., Dominici-Arosemena, A. & Zalmon, I. R. (2004). Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: trophic structure and spatial use patterns. *Journal of Fish Biology* **64**, 1680-1699.
- Foster, S. A. (1985). Group foraging by a coral reef fish: a mechanism for gaining access to defended resources. *Animal Behaviour* **33**, 782-792.
- Francini-Filho, R. B., Moura, R. L. & Sazima, I. (2000). Cleaning by the wrasse *Thalassoma noronhanum*, with two records of predation by its grouper client *Cephalopholis fulva*. *Journal of Fish Biology* **56**, 802-809.
- Friedlander, A. M. & Parrish, J. D. (1998). Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **224**, 1-30.
- Gaston, K. J., Blackburn, T. M., & Lawton, J. H. (1997). Interspecific abundance-range size relationships: An appraisal of mechanisms. *Journal of Animal Ecology* **66**, 579-601.

- Gratwicke, B. & Speight, M. R. (2005). The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology* **66**, 650-667.
- Grossman, G. D., Jones, G. P. & Seaman-Jr., W. J. (1997). Do artificial reefs increase regional fish production? A review of existing data. *Fisheries* **22**, 17-23.
- Guimarães, R. Z. P., Nunan, G. W. & Gasparini, J. L. (2010). *Malaccoctenus brunoi* sp. n. (Blennioidei: Labrisomidae), a new scaled-blenny from Trindade Island, off Brazil. *Zootaxa* **2567**, 50-56.
- Hixon, M. A. (1991). Predation as a process structuring coral reef fish communities. In The ecology of fishes on coral reefs (Sale, P. F., ed.), pp. 475-508, San Diego, Academic Press.
- Humann, P. & N. DeLoach. 2002. Reef fish identification: Florida, Caribbean, Bahamas. Miami, New World Publications, 359p.
- Itzkowitz, M. (1974). A behavioural reconnaissance of some Jamaican reef fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society* **55**, 87-118.
- Ivlev, V. S. (1961). Experimental ecology of the feeding of fishes. New Haven, Yale University Press.
- Kohler, K. E. & Gill, S. M. (2006). Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): a visual basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers and Geosciences* **32**, 1259-1269.
- Krajewski, J. P., Floeter, S. R., Jones, G. P. & Leite, F. P. P. (2010). Patterns of variation in behaviour within and among reef fish species on an isolated tropical island: influence of exposure and substratum. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, Available on CJO 02 Jun 2010 doi:10.1017/S0025315410000111.
- Lawson, G. L., Kramer, D. L. & Hunte, W. (1999). Size-related habitat use and schooling behavior in two species of surgeonfish (*Acanthurus bahianus* and *A. coeruleus*) on a fringing reef in Barbados, West Indies. *Environmental Biology of Fishes* **54**, 19-33.
- Lehner, P. N. (1996). Handbook of Ethological Methods. Cambridge, University Press.
- Letourneur, Y. (1992). Spatial and temporal variability in territoriality of a tropical benthic damselfish on a coral reef (Réunion Island). *Environmental Biology of Fishes* **57**, 377-391.

- Medeiros, P. R., Grempel, R. G., Souza, A. T., Ilarri, M. I. & Rosa, R. S. (2010). Non-random reef use by fishes on two dominant zones in a tropical, algal-dominated coastal reef. *Environmental Biology of Fishes* **87**, 237-246.
- Meekan, M. G., Kuerthy, C., McCormick, M. I., Radford, B. (2010). Behavioural mediation of the costs and benefits of fast growth in a marine fish. *Animal Behaviour* **79**, 803-809.
- Moura, R.L., 2002. Brazilian reefs as priority areas for biodiversity conservation in the Atlantic Ocean. In: Proceeding of the 9th International Coral Reef Symposium, pp. 917-920.
- Ormond, R. F. G., Roberts, J. M. & Jan, R. Q. (1996). Behavioural differences in microhabitat use by damselfishes (Pomacentridae): implications for reef fish biodiversity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **202**, 85-95.
- Preskitt L. B., Vroom P. S. & Smith C. M. (2004). A rapid ecological assessment (REA) quantitative survey method for benthic algae using photoquadrats with scuba. *Pacific Science* **58**, 201-209.
- Roberts, C. M. & Ormond, R. F. G. (1987). Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology Progress Series* **41**, 1-8.
- Soto, J. M. R. (2002). Peixes do Arquipélago Fernando de Noronha. *Mare Magnum*, **1(2)**, 147-169.
- Thresher, R. E. (1984). Reproduction in reef fishes. Neptune City, TFH Publication.
- Warner, R. R. & Hoffman, S. G. (1980). Population density and the economics of territorial defense in a coral reef fish. *Ecology* **61**, 772-780.