

UFRRJ
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA
ANIMAL

TESE

**Estrutura e diversidade das assembleias de peixes
recifais na Baía da Ilha Grande: importância de variáveis
físicas, da estrutura do habitat e variações temporais de
curto prazo**

Leonardo Mitrano Neves

2013



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**ESTRUTURA E DIVERSIDADE DAS ASSEMBLEIAS DE
PEIXES RECIFAIS NA BAÍA DA ILHA GRANDE:
IMPORTÂNCIA DE VARIÁVEIS FÍSICAS, DA ESTRUTURA
DO HABITAT E VARIAÇÕES TEMPORAIS DE CURTO
PRAZO**

LEONARDO MITRANO NEVES

**Sob a Orientação do Professor
Francisco Gerson Araújo**

Tese Submetida à Coordenação do
Curso de Pós-Graduação em Biologia
Animal da Universidade Federal Rural
do Rio de Janeiro, como requisito
parcial para obtenção do grau de
Doutor em Ciências.

Seropédica
Abril de 2013

597.098153

N518e

T

Neves, Leonardo Mitrano, 1981-

Estrutura e diversidade das assembléias de peixes recifais na Baía da Ilha Grande: importância de variáveis físicas, da estrutura do habitat e variações temporais de curto prazo / Leonardo Mitrano Neves - 2013.

117 f. : il.

Orientador: Francisco Gerson Araújo.

Tese (doutorado) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal.

Inclui bibliografia.

1. Peixe - Grande, Ilha, Baía da (RJ) - Teses. 2. Peixe - Ecologia - Grande, Ilha, Baía da (RJ) - Teses. 3. Habitat (Ecologia) - Teses. 4. Biodiversidade - Teses. I. Araújo, Francisco Gerson, 1954-. II. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal. III. Título.

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

LEONARDO MITRANO NEVES

Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutor em Ciências**, no Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal.

TESE APROVADA EM 30/04/2013.

Prof. Francisco Gerson Araújo Dr. (UFRRJ)
(Orientador)

Prof. Ronaldo Bastos Francini-Filho Dr. (UFPB)

Prof. Fernando Zaniolo Gibran Dr. (UFABC)

Prof. Cassiano Monteiro Neto Dr. (UFF)

Prof. Ricardo Coutinho Dr. (IEAPM)

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Dr. Francisco Gerson Araújo, pela orientação, confiança, por ter me apoiado na mudança de área e por tudo que eu tenho aprendido com ele durante estes dez anos de laboratório.

Muito obrigado a todos que ajudaram nas saídas de campo deste trabalho. Em especial ao graduando Victor Mosqueira, sempre disponível para ir ao campo, pelas fotografias do substrato; ao pescador e amigo Alexandre, pelos ensinamentos sobre o mar, ao mestrando Tailan Moretti que cedeu seu tempo e barco para a última coleta, sempre disposto a ajudar com muito bom humor, ao doutorando Hamilton Hissa Pereira pela ajuda com as fotos, ao Dr. Marcus Rodrigues da Costa e ao graduando Sérgio, que também ajudaram nas fotos, a doutoranda Taynara Pontes Franco e ao graduando Rodrigo Cumplido, pela grande ajuda nos censos noturnos.

Agradeço ao Dr. Guilherme Henrique Pereira Filho e a graduanda Letícia de Assis pela análise das fotografias da cobertura bêntica; ao doutorando Alex Iacone pela rápida e eficiente elaboração do mapa do capítulo I. Ao Carlos e Sandra da 'Frade Divers' pelas facilidades no aluguel dos equipamentos; a Carol e Daniel da 'Elite Dive Center', disponibilizando equipamentos, pelo curso avançado além da amizade e mergulhos sensacionais na baía da Ilha Grande.

Agradeço ao CNPq pela bolsa de doutorado no país e a CAPES pela bolsa de doutorado sanduíche.

Agradeço a oportunidade concedida pelo Dr. Peter J. Mumby de vivenciar o trabalho de sua equipe do MSEL na Universidade de Queensland, poder aprender análises que em parte foram aplicadas neste estudo, além de conceitos novos que serão muito úteis para trabalhos futuros. A Rosanna Griffith-Mumby pelo carinho e atenção com que nos recebeu no laboratório; Ao pós-doutorando Juan Carlos Ortiz, por disponibilizar do seu tempo para ensinar boa parte das análises que foram utilizadas neste trabalho e ajuda na elaboração do modelo do capítulo I; ao Dr. Alastair Harborne por ter ensinado os cálculos de exposição às ondas, que embora não terem sido aplicados neste estudo serão úteis para trabalhos futuros; A Dr^a. Renata Ferrari, pelos comentários sobre a tese e pelo quarto em Brisbane; e a todos do MSEL que de maneira direta ou indireta contribuíram para que eu aprendesse coisas novas. Agradeço também aos amigos com que dividimos a casa, Sylvaine, Betiana, Mauro e Ben, por todas as dicas e companheirismo.

Aos grandes amigos que fiz no laboratório: Bianca de Freitas Terra, sempre disponível a me ajudar desde o início da graduação, pelas horas de estudo, incentivo, conselhos, uma pessoa muito especial de quem me orgulho muito de ser amigo; ao Hamilton Hissa Pereira, pelas trocas de ideias, presença em trabalhos de campo memoráveis, sempre conduzindo suas atividades com tranquilidade e inteligência. Marcus Rodrigues da Costa, meu co-orientador durante toda a graduação, agradeço por todos os ensinamentos no trabalho de laboratório e no campo, pelos conselhos e oportunidades que ampliaram meus horizontes. A Taynara Pontes Franco que tive o prazer de acompanhar desde a iniciação científica e que se tornou uma grande amiga, por sua companhia sempre divertida e agradável. A Ana Paula, sempre disposta a ajudar, pelos seus conselhos e amizade.

A minha sogra, Áurea, por ter deixado que transformássemos sua casa em um laboratório desde o mestrado, com barco, carreta, cilindros, blocos, rede molhada, cheiro de peixe e formol, bombonas; sempre ajudando na limpeza do material de campo e no preparo de refeições deliciosas. Também a Alessandra, pela ajuda na primeira saída de campo e também colocando a casa em ordem depois das coletas. Ao Rafael pela ajuda com na preparação da infraestrutura para o campo.

A todos do Laboratório, da geração antiga e mais nova, como Márcio, André Pessanha, Márcia, Joaquim, Ruan, Cláudio, Wagner, Maila, Débora, Alex, Pablo, Eduardo, Benjamim, Iracema, Paulo, Deca e Rodrigo Neves, Leo, Geisa, Evelyn, Igor com quem compartilhei tantos momentos nesse laboratório.

Aos meus pais, Rosa e Pedro, que sempre me incentivaram a trabalhar com o que eu gosto, pelos ensinamentos, amor, e apoio em tudo; a Patrícia, minha irmã querida por sempre enfatizar a segurança no mergulho, por toda atenção nesse período, e ao meu sobrinho Erick, pela alegria e motivação que representa da necessidade de cuidarmos do ambiente para as gerações futuras.

Agradeço a minha esposa Tatiana, com quem tenho compartilhado e realizado sonhos, por me apoiar em tudo e por ter participado de todas as etapas deste trabalho.

RESUMO

NEVES, Leonardo Mitrano. **Estrutura e diversidade das assembleias de peixes recifais na Baía da Ilha Grande: importância de variáveis físicas, da estrutura do habitat e variações temporais de curto prazo.** 2013. 104p. Tese (Doutorado em Biologia Animal). Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2013.

As assembleias de peixes recifais variam através de gradientes de mudanças extremas nas condições ambientais, tanto espaciais (ao longo de gradientes de distância da foz de rios) quanto em escalas temporais curtas (ao longo do ciclo diário de intensidade luminosa). Além disto, variações em resposta ao nível de heterogeneidade do habitat também podem ocorrer, mesmo entre recifes rochosos situados fora de intensos gradientes ambientais. Entender como as assembleias de peixes respondem a tais mudanças é fundamental para identificar variáveis determinantes dos padrões espaciais e prever como impactos de grande e pequena intensidade podem afetar os padrões de diversidade. Os principais objetivos deste estudo foram: (1) determinar a influência de variáveis físicas (distância da foz do rio e exposição a ondas), biológicas (cobertura bêntica) e estruturais (altura do substrato e número de refúgios) na estruturação das assembleias de peixes, riqueza de espécies, abundância, biomassa e diversidade dos grupos tróficos; (2) avaliar as mudanças ao longo do ciclo diário na composição e estrutura da assembleia de peixes recifais; (3) relacionar a variação na composição de espécies (beta diversidade) com a heterogeneidade do habitat, para uma pequena escala (entre transectos de uma mesma área), e as relações entre a beta diversidade e medidas de diversidade alfa (riqueza de espécies, estimativa da riqueza e diversidade de Shannon). Para tal, censos visuais subaquáticos foram realizados (1) em costões rochosos da baía da Ilha Grande, em ilhas localizadas através de um gradiente de distância da foz de rios; (2) em seis diferentes horários, compreendendo o amanhecer (06:00h), manhã (08:30h), tarde (14:00h), anoitecer (17:30h) e início da noite (19:30h) e noite (21:00h) em dois recifes rochosos rasos; e (3) em transectos de quatro áreas para avaliar diversidade beta. Avaliações da estrutura do habitat (cobertura bêntica e complexidade topográfica) foram realizadas (para objetivos 1 e 3). A distância da foz do rio explicou entre 12,4% a 38,2% da estimativa dos componentes de variação (ECV) da PERMANOVA de todas as variáveis respostas analisadas, desempenhando um papel principal nos padrões espaciais da assembleia de peixes. Diferenças entre recifes próximos e distantes da foz atingiram um máximo de até 4,5x para a riqueza, 11x para a biomassa e 10x para a abundância. A altura do substrato foi positivamente relacionada com a abundância de peixes, riqueza de espécies e diversidade dos grupos tróficos (ECV entre 7,3% a 17,4%), enquanto o número de refúgios foi associado positivamente com a abundância de espécies de pequeno porte, como *Stegastes fuscus*, *Emblemariopsis signifer* e *Scartella cristata*. O efeito da cobertura bêntica foi significativo em determinar os padrões espaciais da estrutura da assembleia de peixes e da diversidade dos grupos tróficos (ECV = 8% e 10%, respectivamente), porém não foram observadas influências significativas da cobertura bêntica na riqueza de espécies, biomassa e abundância. A exposição às ondas teve um efeito significativo apenas para a estrutura da assembleia de peixes (ECV = 10%). As assembleias de peixes variaram drasticamente ao longo do ciclo diário. A riqueza de espécies e a abundância de peixes foram maiores durante os horários do dia, com valores intermediários nos horários crepusculares e atingiram os menores valores durante a noite. Maiores diferenças na estrutura da assembleia foram observadas entre o período diurno e noturno. Durante a noite, as famílias Sciaenidae, representado por *Pareques acuminatus*, e Pempheridae

representado por *Pempheris schomburgkii* foram mais abundantes, enquanto Haemulidae *Haemulon steindachneri*, Pomacentridae *Abudefduf saxatilis*, Chaetodontidae *Chaetodon striatus*, e Labrisomidae *Malacoctenus delalandii* foram abundantes durante o dia. Os horários crepusculares foram semelhantes entre si, sendo caracterizados por espécies tanto dos horários do dia (*H. steindachneri*, *M. acutirostris*) quanto da noite (*P. acuminatus*), refletindo esse período de transição. Relações positivas significativas foram detectadas entre a heterogeneidade do habitat e a beta diversidade. A área com habitat mais homogêneo e de menor variação na composição da assembleia foi dominada por organismos tridimensionalmente pouco complexos (zoantídeos), enquanto a áreas que apresentaram algas frondosas, matriz de algas epilíticas (MAE) e zoantídeos com uma percentagem de cobertura mais equitativa, tiveram a maior heterogeneidade do habitat e beta diversidade. Para todas as medidas de diversidade alfa utilizadas, a área com habitat mais heterogêneo e com maior beta diversidade, apresentou uma diversidade alfa maior do que a área com habitat mais homogêneo e de menor beta diversidade. Entretanto, as relações positivas entre a beta diversidade e a diversidade alfa foram significativas apenas para a riqueza de espécies, e não para a estimativa da riqueza e a diversidade de Shannon. Este estudo demonstrou que variações nas assembleias em escalas espaciais e temporais curtas (desde entre transectos até 10 km, e ao longo do ciclo diário) podem ser atribuídas a mudanças na estrutura dos habitats locais, tanto na composição dos organismos bentônicos dominantes quanto na heterogeneidade do habitat e podem ser associadas a características comportamentais principalmente associadas a estratégias de obtenção de alimento e proteção contra predação.

Palavras-chave: ictiofauna, mudanças ambientais extremas, ciclo diário, diversidade beta.

ABSTRACT

NEVES, Leonardo Mitrano. **Structure and diversity of rocky reef fish assemblages of the Ilha Grande bay: importance of physical variables, habitat structure and short term temporal changes.** 2013. 104p. Tese (Doutorado em Biologia Animal). Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2013.

Rocky reef fish assemblages change along extreme environmental conditions gradients; both spatial (across gradients of distance from the river mouths) and short term temporal (diel cycle of light intensity). Moreover, changes in connection to habitat heterogeneity can occur, even for tropical rocky reefs with a more homogenous habitat structure. Knowledge of the way that fish assemblages respond to these changes is fundamental to identify the variables that determine spatial patterns and to predict how impacts in great or low intensity can affect diversity. The main aims of this study were: (1) to determine influence of physical (distance from river mouth and wave exposure), biological (benthic cover) and structural (substratum height and number of shelters) variables in structuring fish assemblages, species richness, abundance, biomass and trophic groups diversity; (2) to assess diel changes in composition and structure of fish assemblages; (3) to relate changes in species composition (beta diversity) with habitat heterogeneity for a small scale (among transects in a given area), and the relationship between beta and alfa diversity (species richness, richness estimation and Shannon diversity). Subaquatic visual census were carried out in Ilha Grande coastal reefs, encompassing (1) islands distributed along a spatial gradient of distance from river mouth; (2) six different time periods, i.e., sunrise (06:00h), morning (08:30h), afternoon (14:00h), sunset (17:30h), early night (19:30h) and night (21:00h) in two shallow coastal reef; and (3) in transect in four areas to assess beta biodiversity. Habitat structure (benthic cover and topographic complexity) assessment was performed (objectives 1 and 3). The distance from river mouth explained from 12.4% to 38.2% of the estimated components of variation (ECV) of PERMANOVA for all analyzed response variables, playing a major role in determining spatial patterns of fish assemblages. Differences between reefs close and far from river mouth reached a maximum of 4.5x for richness, 11x for biomass and 10x for abundance. The substrate height was positively related to fish abundance, species richness and trophic groups diversity (ECV between 7.3 % and 17.4%), whereas the number of shelters was positively associated to small-sized species abundance such as *Stegastes fuscus*, *Emblemariopsis signifer* and *Scartella cristata*. Benthic cover had significant influence to determine spatial pattern in fish assemblage structure and diversity of trophic groups (ECV = 8% and 10%, respectively), but not in species richness, biomass and fish abundance. Wave exposure had significant influence on fish assemblage structure only (ECV = 10%). The fish assemblage changes drastically along diel cycle. Species richness and fish abundance were at the highest during the period of the day with intermediary values at twilight periods, and at the lowest during the night. The highest difference in assemblage structure was found between the periods of the day and the night. The families Sciaenidae, mainly represented by *Pareques acuminatus*, and Pempheridae represented by *Pempheris schomburgkii* were more abundant during the night, whereas Haemulidae *Haemulon steindachneri*, Pomacentridae *Abudefduf saxatilis*, Chaetodontidae *Chaetodon striatus*, and Labrisomidae *Malacoctenus delalandii* were more abundant during the day. The twilight periods were similar in assemblage structure, and had as characteristic species of the day (*H. steindachneri*, *M. acutirostris*) and the night (*P. acuminatus*), reflecting a transitional period. Significant positive relationship was detected between habitat heterogeneity and beta diversity. The area with more

homogeneous habitat and low variation in fish assemblage was dominated by little three-dimensionally complex organisms (zoanthids), while areas that had fleshy algae, *turf* and zoanthids with a more even percentage cover had higher heterogeneity and beta diversity. For all measures of examined alfa diversity, the area with more heterogeneous habitat and with the highest beta diversity had the highest alfa diversity compared with areas with more homogenous habitat e lowest beta diversity. However, positive relationship between alfa and beta diversity was significant for species richness, but not for estimate of richness and Shannon index. This study demonstrated that changes in assemblages in spatial and short term (from transects to 10 km, and diel cycle) scales may be attributed to changes in local habitat structure, both composition of dominant benthic organisms and habitat heterogeneity and can be associated to behavioral characteristics mainly related to strategies of food acquirement and protection against predation.

Key words: ichthyofauna, extreme environmental changes, diel cycle, beta diversity.

SUMÁRIO

1-INTRODUÇÃO GERAL	1
2-REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	6

CAPÍTULO I

RESUMO	12
ABSTRACT	13
1-INTRODUÇÃO	14
2-MATERIAIS E MÉTODOS	15
2.1 - Área de estudo	15
2.2 - Programa de amostragem	17
2.3 - Análises dos dados	19
2.3.1 - Organização das matrizes de dados	19
2.3.2- Relações entre as matrizes de dados	20
2.3.3 - Associações entre as covariáveis e a assembleia de peixes	20
3 - RESULTADOS	21
3.1 - Variáveis ambientais	21
3.2 - Cobertura bêntica e complexidade topográfica	21
3.3 - Composição de espécies	24
3.4 - Relações entre as covariáveis e as variáveis respostas univariadas.....	30
3.5 - Relações entre as covariáveis e a assembleia de peixes	32
3.6 - Padrões da distribuição dos grupos tróficos	35
3.7 - Padrões de distribuição de espécies selecionadas	37
4 - DISCUSSÃO	40
5 - CONCLUSÕES	45
6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	46

CAPÍTULO II

RESUMO	53
ABSTRACT	54
1 - INTRODUÇÃO	55
2 - MATERIAIS E MÉTODOS	56

2.1 - Área de estudo	56
2.2 - Programa de amostragem	56
2.3 - Análises dos dados	57
3 - RESULTADOS	58
3.1 - Composição de espécies	58
3.2 - Variação da assembleia de peixes com relação ao ciclo diário	62
3.3 - Variação na contribuição de espécies noturnas	65
3.4 - Riqueza de espécies e abundância	65
3.5 - Variação diurna para espécies selecionadas	67
4 - DISCUSSÃO	69
5 - CONCLUSÕES	73
6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	73

CAPÍTULO III

RESUMO	79
ABSTRACT	80
1 - INTRODUÇÃO	81
2 - MATERIAIS E MÉTODOS	82
2.1 - Área de estudo	82
2.2 - Programa de amostragem	84
2.3 - Análises dos dados	84
2.3.1 - Coeficientes utilizados para os dados biológicos e da estrutura do habitat	84
2.3.2 - Diferenças entre as áreas na estrutura da assembleia e estrutura do habitat	85
2.3.3 - Diferenças na heterogeneidade da assembleia de peixes e na heterogeneidade do habitat	85
2.3.4 - Relações entre a beta diversidade e a heterogeneidade do habitat.....	86
2.3.5 - Relações entre a beta diversidade e a diversidade alfa	86
2.3.6 - Relações entre a assembleia de peixes e as variáveis de habitat.....	86
3 - RESULTADOS	87
3.1 – Estrutura do habitat	87
3.2 - Riqueza de espécies	87
3.3 - Diferenças entre as áreas na estrutura da assembleia e estrutura do habitat.....	88
3.4 - Diferenças na heterogeneidade da assembleia de peixes e na heterogeneidade do habitat.....	89

3.5 - Relações entre a beta diversidade e a heterogeneidade do habitat	90
3.5 - Relações entre a beta diversidade e a diversidade alfa	92
3.6 - Relações entre a assembleia de peixes e as variáveis de habitat	94
4 - DISCUSSÃO	96
5 – CONCLUSÕES.....	98
6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	99
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	102

1. INTRODUÇÃO GERAL

Os recifes rochosos constituem habitats com elevada biodiversidade e produtividade que abrigam uma grande diversidade de espécies de peixes e invertebrados. Apresentam uma grande biomassa e produção primária de microfitobentos e de macroalgas, funcionando como locais de alimentação, crescimento e reprodução de um grande número de espécies (GUIMARAENS & COUTINHO, 1996; FERREIRA *et al.*, 1998). Os ambientes recifais rochosos podem apresentar elevada heterogeneidade do habitat, devido a grande diversidade de elementos estruturais, tanto bióticos (invertebrados sésseis, macroalgas) quanto abióticos (rugosidade, declividade, número de fendas e tocas) (GARCÍA-CHARTON *et al.*, 2004; ERIKSSON *et al.*, 2006; KOVALENKO *et al.*, 2012), que interagem para formar mosaicos de habitat caracterizados por uma grande complexidade tridimensional. Variações na diversidade, tamanho e densidade destes elementos estruturais produzem descontinuidades entre manchas de habitat que acarretam mudanças na composição e abundância das espécies de peixes.

Um dos principais objetivos em ecologia é identificar os fatores que influenciam a distribuição dos organismos em diferentes escalas espaciais. Em escalas locais, características físicas do habitat interagem com processos oceanográficos e geográficos de grande/média escala para gerar a complexidade. Em pequenas escalas espaciais, não apenas processos físicos, mas também biológicos têm papéis fundamentais na definição da complexidade do habitat (revisado por TOKESHI & ARAKAKI, 2011). A estrutura de assembleias locais, sob uma perspectiva determinística, é ditada pelo *pool* de espécies regional, assim como regulada por fatores locais (NIU *et al.*, 2012). Espécies compõem uma determinada comunidade local porque estão presentes no pool regional e possuem características que permitem sua ocorrência em uma dada localidade e sua coexistência com outras espécies na comunidade (WEBB *et al.*, 2006).

Em escalas locais, diferenças nas variáveis físicas, como a exposição a ondas e sedimentação; biológicas, como a cobertura bêntica e estruturais, como a complexidade topográfica são responsáveis pelas variações nas assembleias de peixes recifais (FLOETER *et al.*, 2007; MENDONÇA-NETO *et al.*, 2008). O grau de variação das assembleias de peixes em escalas locais depende, pelo menos em parte, da intensidade com que fatores físicos de influenciam diretamente as espécies e/ou promovem mudanças nos habitats locais, em aspectos como a composição dos elementos estruturais e complexidade. Estudos têm demonstrado que exposição às ondas é um importante fator físico para a distribuição e abundância de peixes em ambientes recifais (MCGEHEE, 1994; FULTON *et al.*, 2005; SANTIN & WILLIS, 2007; KRAJEWSKI & FLOETER, 2011). Os efeitos das mudanças na exposição podem ser manifestados nas assembleias de peixes pela influência direta do estresse mecânico ou pela influência indireta, através da modificação da estrutura do habitat ou disponibilidade de alimento (SANTIN & WILLIS, 2007). Espécies que ocorrem em áreas com maior exposição podem apresentar reduções na bexiga natatória e modificações nas nadadeiras para minimizar o deslocamento pela turbulência e ação das ondas (FULTON & BELLWOOD, 2005). Influências indiretas na disponibilidade de alimento incluem a variação de detritos nas matrizes de algas epilíticas entre e dentro de zonas recifais com diferentes níveis de exposição às ondas (WILSON *et al.*, 2003). Como esses detritos constituem uma importante fonte nutricional para peixes, sua variação pode acarretar diferenças nos padrões espaciais encontrados.

As variáveis oceanográficas físicas são raramente medidas em trabalhos que exploram seus efeitos sobre as assembleias de peixes. Quando dados físicos não estão disponíveis, medidas simples de distância podem servir para indicar a influência de processos oceanográficos (KARNAUSKAS *et al.*, 2012). Métricas tais como a distância de um local para a costa, para a foz de rios, para rampas de acesso a barcos, têm explicado uma percentagem significativa da variação nos padrões de abundância de peixes (STUART-SMITH *et al.*, 2008; FLOETER *et al.*, 2007; FORCADA *et al.*, 2008; NGUYEN & PHAN, 2007; BEGER & POSSINGHAM, 2008; GOLBUU *et al.*, 2011). Estas medidas de distância são utilizadas para descrever, pelo menos parcialmente, a influência de fatores físicos como a exposição às ondas, influência da sedimentação, ou para considerar influências antropogênicas na distribuição de espécies de peixes. Em costões rochosos de ilhas localizadas em uma enseada impactada por rios, a distância da foz para cada local, pode indicar a influência de fatores associados às descargas terrestres (p. ex. sedimentação) sobre a comunidade recifal. Entretanto, o uso da distância para determinada fonte de distúrbio pode estar associado a outros fatores, como poluentes de origem terrígena e pressão de pesca e por isso não substituem as medidas reais de poluição ou sedimentação para responder perguntas do efeito de processos específicos.

Mudanças das comunidades recifais ao longo de gradientes de distância da foz de rios podem ser relacionadas aos efeitos diretos e indiretos das descargas terrestres. Com a proximidade da foz, os níveis de nutrientes nos recifes aumentam (inorgânico e matéria orgânica particulada), decrescem os níveis de luz devido ao aumento da turbidez e aumentam as taxas de sedimentação (FABRICIUS, 2005). Sedimentos inorgânicos inertes podem afetar organismos de recifes rochosos através do aterramento, reduzindo a disponibilidade de luz, oxigênio e nutrientes; pelo desgaste causado por sedimentos móveis, que podem danificar ou remover todo o organismo ou parte dele; e através de mudanças das características físicas do substrato, que podem ocorrer devido à substituição de um substrato rochoso estável por partículas instáveis e resultar em perda de habitat disponível para o assentamento (revisado por AIROLDI, 2003). Os efeitos do depósito de sedimentos sobre a biota de recifes rochosos incluem a mortalidade de invertebrados bentônicos, através do aterramento e sufocamento, inibição do assentamento e recrutamento, pelo efeito negativo sobre a germinação, inibição da herbivoria, sendo observados uma escassez de grandes herbívoros (como ouriços do mar e peixes) e pequenos herbívoros (anfípodos, isópodos e pequenos gastrópodes) em áreas com grandes níveis de sedimentação (AIROLDI, 2003).

As assembleias de peixes parecem ser particularmente sensíveis, com o aumento da deposição de sedimentos e da turbidez associados com o decréscimo da abundância e diversidade de peixes recifais, devido ao efeito indireto da perda de habitat (WENGER *et al.*, 2012). Estudos prévios demonstram que a diversidade e a biomassa de peixes recifais foram reduzidas com a proximidade da foz de rios (MALLELA *et al.*, 2007). O aumento dos sedimentos em suspensão podem afetar diretamente aspectos biológicos da ictiofauna como a habilidade de assentamento, aquisição de alimento, crescimento e mortalidade (WENGER *et al.*, 2011, 2012). Estudos experimentais demonstraram que espécies planctívoras gastaram mais tempo para encontrar alimento e consumiram uma menor quantidade de alimento em tratamentos com maiores quantidades de sedimentos em suspensão. Essa menor aquisição de alimento foi associada com uma redução significativa no crescimento dos jovens e fator de condição. Tratamentos com maiores sedimentos em suspensão foram também associados a uma maior mortalidade (WENGER *et al.*, 2012). Efeitos diretos e indiretos dos sedimentos, e da estrutura do habitat local (cobertura bêntica e complexidade topográfica) podem ser

responsáveis pela variação da assembleia de peixes através do gradiente de distância da foz de rios.

Diversos estudos realizados com peixes recifais demonstram a importância da complexidade do habitat para a distribuição espacial das populações, tanto em recifes de corais (ROBERTS & ORMOND, 1987; TOLIMIERI, 1995; FRIEDLANDER & PARRISH, 1998; MCCLANAHAN & ARTHUR, 2001) quanto em recifes rochosos (JONES, 1988; LEVIN & HAY, 1996; GARCÍA-CHARTON & PEREZ-RUZAFÁ, 2001). Habitats mais complexos geralmente apresentam uma maior abundância e número de espécies de peixes (GRATWICKE & SPEIGHT, 2005; HARBORNE *et al.*, 2011). Estruturas complexas oferecem mais abrigos ou refúgios tais como tocas, cavernas e fendas os quais fornecem proteção contra predadores, competidores, correntes e forte incidência da luz, assim como locais para reprodução e forrageamento (MÉNARD *et al.*, 2007). A arquitetura do substrato é crucial para o assentamento e/ou mobilidade dos organismos e para a disponibilidade de alimento. As áreas com elevada complexidade do habitat podem ser importantes para o processamento de nutrientes devido ao redirecionamento da turbulência da água para organismos bentônicos, permite áreas com menor movimentação da água, e o aumento da área superficial para colonização e aumento da produtividade (revisado por KOVALENKO *et al.*, 2012).

Recifes rochosos fornecem substrato para macroalgas e invertebrados sésseis os quais juntamente com as características topográficas, resultam em uma elevada complexidade do habitat (GUIDETTI & BOERO, 2004; ERIKSSON *et al.*, 2006). No entanto, a importância destes componentes bióticos e estruturais para a distribuição de espécies de peixes varia entre diferentes sistemas. Em ambientes onde os organismos bentônicos conferem uma maior complexidade ao habitat (p. ex. corais arborescentes em recifes de corais ou florestas de macroalgas do gênero *Laminaria* em recifes rochosos temperados), assim como entre áreas onde o habitat varia marcadamente (entre recifes dominados por macroalgas ou dominados por corais) seria esperado que variações na cobertura bêntica exercessem uma maior influência na distribuição das espécies do que em recifes rochosos com estrutura mais homogênea, nos quais as macroalgas (p.ex. *Sargassum* spp) representam a principal cobertura. Entretanto, mesmo em recifes rochosos onde a cobertura bêntica parece ter uma menor contribuição para a complexidade do habitat, mudanças na composição de organismos dominantes e na heterogeneidade do habitat (diversidade de componentes estruturais em determinada escala espacial) podem afetar os padrões de diversidade das assembleias de peixes recifais.

A heterogeneidade do habitat é uma importante influência dos padrões e processos ecológicos afetando a distribuição das espécies e a diversidade e composição das comunidades (TEWS *et al.*, 2004; HEWITT *et al.*, 2005). A teoria prediz que habitats estruturalmente complexos podem aumentar a disponibilidade de nichos e as formas de exploração dos recursos ambientais, e assim aumentar a diversidade de espécies (BAZZAZ, 1975). Apesar de a biodiversidade ser frequentemente considerada como tendo uma relação positiva com a heterogeneidade do habitat, esta relação é dependente da escala (RODRÍGUEZ-ZARAGOZA *et al.*, 2011; HEINO *et al.*, 2013). Padrões locais (diversidade alfa) e regionais (diversidade gama) na riqueza de espécies e a variabilidade na composição de espécies entre unidades amostrais de uma dada área (beta diversidade) têm sido relacionados com a heterogeneidade do habitat em estudos teóricos e empíricos (LOREAU, 2000; ANDERSON *et al.*, 2006; HEINO *et al.*, 2013). Porém, não existe uma regra em ecologia sobre como definir a escala espacial de uma comunidade local (LOREAU, 2000). Poucos estudos avaliaram as relações entre a heterogeneidade em escalas locais (entre

transectos de uma mesma área) e a variação na composição de espécies (beta diversidade). Estudos demonstram que existe uma dependência mútua da diversidade local e regional através da beta diversidade (SRIVASTAVA, 1999). Dessa maneira, avaliar a influência da heterogeneidade do habitat nas relações entre a diversidade alfa e beta em escalas locais pode ser importante para compreender os mecanismos que controlam a diversidade em múltiplas escalas espaciais.

A composição e estrutura de assembleias de peixes variam marcadamente em escalas temporais curtas, devido às mudanças comportamentais das espécies em relação ao ciclo diário de intensidade luminosa (AZZURRO *et al.*, 2007). A importância ecológica de variações diurnas de peixes marinhos está relacionada a estratégias que maximizem o sucesso na obtenção de alimento, que aumentem a proteção contra predadores e que permitam a obtenção de um alimento com maior qualidade energética (EBELING & BRAY, 1976; HOBSON, 1972; LEVY, 1990; ZEMKE-WHITE *et al.*, 2002). Pode ter surgido também como uma adaptação para partilha de recursos (PIET & GURUGE, 1997), e como resultado de uma competição passada (CONNELL, 1980). Enquanto tais variações têm sido documentadas em estuários (PESSANHA *et al.*, 2003; GRIFFITHS, 2001; CASTILLO-RIVERA *et al.*, 2010) e rios (WOLTER & FREYHOF, 2004; SACCOL-PEREIRA & FIALHO, 2010), poucos estudos foram realizados com peixes de recifes rochosos (AZZURRO *et al.*, 2007). Em ambientes recifais é esperado que a riqueza e a abundância de espécies de peixes diminuam durante a noite, entretanto pouco se sabe sobre tais variações ao longo do ciclo de 24h, entre horários do período do dia, crepusculares e durante a noite. Comparações dentro do mesmo período (manhã x tarde) permitem também explorar possíveis tendências caso amostragens sejam realizadas apenas pela manhã, por exemplo. Censos visuais durante a noite podem destacar espécies que seriam consideradas pouco importantes para a estrutura da assembleia caso apenas amostragens diurnas fossem realizadas. Poucos estudos têm sido realizados com assembleias de peixes recifais noturnos, o que pode estar associado a questões logísticas e desafios associados com a amostragem, como o uso de aparatos de iluminação artificial (AZZURRO *et al.*, 2007). Devido à falta de estudos que englobem assembleias noturnas, o entendimento dos efeitos diretos e indiretos da proteção contra pesca, o papel dos peixes noturnos para a dinâmica trófica dos ecossistemas são amplamente restritos a assembleias diurnas.

A baía da Ilha Grande, localizada no sul do estado do Rio de Janeiro, apresenta inúmeros recifes rochosos com elevada riqueza de espécies de organismos bentônicos e de peixes recifais, configurando uma área de relevante interesse ecológico (CREED *et al.*, 2007). Uma elevada riqueza de espécies de peixes recifais foi registrada em levantamentos prévios na baía. FERREIRA *et al.* (2007) observaram 174 espécies de peixes em censos visuais realizados em 43 locais na baía. Entretanto, apesar de apresentar inúmeros recifes rochosos, os estudos de assembleias de peixes recifais nesta baía ainda são escassos. Estudos prévios sobre a ictiofauna recifal incluem a avaliação da descarga termal da Usina Nuclear de Angra dos Reis (TEIXEIRA *et al.*, 2009, 2012) e levantamentos realizados na baía da Ribeira (ANDREATA *et al.*, 2002). A potencial ameaça às comunidades recifais na baía da Ilha Grande incluem um estaleiro, um terminal petrolífero, e um porto comercial, assim como duas usinas nucleares (Angra I e II). Mesmo com esses empreendimentos, a baía não é considerada um ecossistema intensamente impactado, sem poluições significativas na qualidade da água como metais pesados (FRERET-MEURER *et al.*, 2010).

Na baía da Ilha Grande, existem recifes rochosos insulares situados ao longo de um gradiente de condições oceanográficas e sujeitos a diferentes características locais do habitat. Este cenário fornece uma boa oportunidade para avaliar a influência de fatores atuando em

pequena escala (poucos metros, relacionadas p. ex. cobertura bêntica, complexidade topográfica e heterogeneidade do habitat) e em média escala (centenas de metros, relacionadas a variáveis físicas como exposição a ondas e fatores relacionados à distância da foz de rios) nos padrões espaciais da estrutura, composição e diversidade das assembleias de peixes recifais. A exposição às ondas varia dentro da mesma ilha entre áreas desprotegidas e abrigadas do vento, a influência de descargas de rios decresce à medida que a distância da foz do rio aumenta, os quais podem influenciar diretamente as assembleias de peixes locais e indiretamente, pelas modificações na comunidade bentônica e na complexidade topográfica. A falta de estudos das variações de peixes recifais em escalas temporais curtas, aliado a presença de recifes rochosos de fácil acesso na baía, foram os fatores motivadores para descrever as mudanças das assembleias de peixes ao longo do dia. Neste contexto, esse trabalho foi dividido em três capítulos:

- Capítulo I: Influências das variáveis físicas e da estrutura do habitat nas assembleias de peixes recifais.
- Capítulo II: Mudanças nas assembleias de peixes ao longo do ciclo diário em recifes rochosos do sudeste do Brasil.
- Capítulo III: Relações entre heterogeneidade do habitat e β diversidade de assembleias de peixes recifais em pequenas escalas espaciais.

2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

- AIROLDI, L. The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. **Oceanography and Marine Biology: an Annual Review**, v. 41, p. 161–236. 2003.
- ALFRED, W.E.; BRAY, R.N. Day versus night activity of reef fishes in a kelp forest off Santa Barbara, California. **Fishery Bulletin**, v. 74, n. 4, p. 703–717. 1976.
- AZZURRO, E.; PAIS, A.; CONSOLI, P.; ANDALORO, F. Evaluating day–night changes in shallow Mediterranean rocky reef fish assemblages by visual census. **Marine Biology**, v. 151, n. 6, p. 2245–2253. 2007.
- BAZZAZ, F.A. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. **Ecology**, v. 56, p. 485–488. 1975.
- BEGER, M.; POSSINGHAM, H.P. Environmental factors that influence the distribution of coral reef fishes: modeling occurrence data for broad-scale conservation and management. **Marine Ecology Progress Series**, v. 361, p. 1–13. 2008.
- CASTILLO-RIVERA, M.; ZÁRATE-HERNÁNDEZ, R.; ORTIZ-BURGOS, S.; ZAVALA-HURTADO, J. Diel and seasonal variability in the fish community structure of a mud-bottom estuarine habitat in the Gulf of Mexico. **Marine Ecology**, v. 31, n. 4, p. 633–642. 2010.
- CONNELL, J.H. Diversity and the co-evolution of competitors, or the ghost of competition past. **Oikos**, v. 35, p. 131–138. 1980.
- CONNELL, S.D.; ANDERSON, M. J. Predation by fish on assemblages of intertidal epibiota: effects of predator size and patch size. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 241, p. 15–29. 1999.
- CREED, J.C.; OLIVEIRA, A.E.S.; PIRES, D.O.; FIGUEIREDO, M.A.O.; FERREIRA, C.E.L. *et al.* RAP Ilha Grande – um levantamento da biodiversidade: histórico e conhecimento da biota; p. 43-63; In J.C. CREED, D.O. PIRES & M.A.O. FIGUEIREDO (ed.). Biodiversidade Marinha da Baía da Ilha Grande. Brasília, DF. MMA/SBF. 2007.
- ERIKSSON, B.K.; RUBACH, A.; HILLEBRAND, H. Biotic habitat complexity controls species diversity and nutrient effects on net biomass production. **Ecology**, v. 87, n. 1, 246–54. 2006.
- FERREIRA, C.E.L.; PERET, A.C; COUTINHO, R. Seasonal grazing rates and food processing by tropical herbivore fishes. **Journal of Fish Biology**, v. 53, n. 222–235. 1998.
- FERREIRA, C.E.L.; FERREIRA, C.G.W.; RANGEL, C.A.; MENDONÇA, J.P.; GERHARDINGER, L.C.; FILHO, A.C.; GODOY, E.A.; LUIZ JUNIOR, O.; GASPARINI, J.L. In: CREED, J.C.; PIRES, D.O. & FIGUEIREDO, M.A.O. (Orgs). **Biodiversidade marinha da Baía da Ilha Grande**. Brasília, Ministério do Meio Ambiente (Série Biodiversidade 23) p. 293-332. 2007.

- FLOETER, S.R.; KROHLING, W.; GASPARINI J.L.; FERREIRA C.E.L; ZALMON, I.R. Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil : the influence of exposure and benthic cover. **Environmental Biology of Fishes**, v. 78, p. 147–160. 2007.
- FORCADA, A.; BAYLE-SEMPERE, J.T.; VALLE, C.; SÁNCHEZ-JEREZ, P. Habitat continuity effects on gradients of fish biomass across marine protected area boundaries. **Marine environmental research**, v. 66, n. 5, p. 536–47. 2008.
- FRERET-MEURER, N.V.; ANDREATA, J.V.; MEURER, B.C.; MANZANO, F.V.; BAPTISTA, M.G.S.; TEIXEIRA, D.E.; LONGO, M.M. Spatial distribution of metals in sediments of the Ribeira Bay, Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brazil. **Marine pollution bulletin**, v. 60, n. 4, p. 627–629. 2010.
- FRIEDLANDER, A.M.; PARRISH, J.D. Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 224, p. 1–30. 1998.
- FULTON, C.J.; BELLWOOD, D.R. Wave exposure, swimming performance, and the structure of tropical and temperate reef fish assemblages. **Marine Biology**, v. 144, p. 429–437. 2004.
- FULTON, C.J.; BELLWOOD, D.R.; WAINWRIGHT, P.C. Wave energy and swimming performance shape coral reef fish assemblages. **Proceedings of the Royal Society/ Biological sciences**, v. 272, p. 827–832. 2005.
- GARCÍA-CHARTON, J.A.; PÉREZ-RUZAFÁ, A.; SÁNCHEZ-JEREZ, P.; BAYLE-SEMPERE, J.T.; REÑONES, O.; MORENO, D. Multi-scale spatial heterogeneity, habitat structure, and the effect of marine reserves on Western Mediterranean rocky reef fish assemblages. **Marine Biology**, v. 144, p. 161–182. 2004.
- GARCÍA-CHARTON, J.A.; PÉREZ RUZAFÁ, A. Spatial pattern and the habitat structure of a Mediterranean rocky reef fish local assemblage. **Marine Biology**, v. 138, p. 917– 934. 2001.
- GOLBUU, Y.; VAN WOESIK, R.; RICHMOND, R.H.; HARRISON, P.; FABRICIUS, K.E. River discharge reduces reef coral diversity in Palau. **Marine pollution bulletin**, v. 62, p. 824–31. 2011.
- GRATWICKE, B.; SPEIGHT, M.R. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. **Journal of Fish Biology**, v. 66, p. 650–667. 2005.
- GRATWICKE, B.; SPEIGHT, M.R. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. **Journal of Fish Biology**, v. 66, p. 650–667. 2005.
- GRIFFITHS, S.P. Diel variation in the seagrass ichthyofaunas of three intermittently open estuaries in south-eastern Australia : implications for improving fish diversity assessments. **Fisheries Management and Ecology**, v. 8, p. 123–140. 2001.

GUIDETTI, P.; BOERO, F. Desertification of Mediterranean rocky reefs caused by date-mussel, *Lithophaga lithophaga* (Mollusca: Bivalvia), fishery: effects on adult and juvenile abundance of a temperate fish. **Marine Pollution Bulletin**, v. 48, p. 978–982. 2004.

GUIMARAENS, M.A.; COUTINHO R. Spatial and temporal variation of benthic marine algae at Cabo Frio upwelling region, Rio de Janeiro, Brazil. *Aquatic Botany*, v. 52, p. 283–299. 1996.

HEINO, J.; GRÖNROOS, M.; ILMONEN, J.; KARHU, T.; NIVA, M.; PAASIVIRTA, L. Environmental heterogeneity and β diversity of stream macroinvertebrate communities at intermediate spatial scales. **Freshwater Science**, v. 32, p. 142–154. 2013.

HOBSON, E.S. Activity of Hawaiian reef fishes during the evening and morning transitions between daylight and darkness. **Fishery Bulletin**, v. 70, p. 715–740. 1972.

JONES, G.P. Ecology of rocky reef fish of north-eastern New Zealand: a review. **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research**, v. 22, p. 445–462. 1988.

KARNAUSKAS, M.; CHÉRUBIN, L.M.; HUNTINGTON, B.E.; BABCOCK, E.A.; THONEY, D.A. Physical forces influence the trophic structure of reef fish communities on a remote atoll. **Limnology Oceanography**, v. 57, p. 1403–1414. 2012.

KOVALENKO, K.E.; THOMAZ, S.M.; WARFE, D.M. Habitat complexity : approaches and future directions. **Hydrobiologia**, v. 685, p. 1–17. 2012.

KRAJEWSKI, J.P.; FLOETER, S.R. Reef fish community structure of the Fernando de Noronha Archipelago (Equatorial Western Atlantic): the influence of exposure and benthic composition. **Environmental Biology of Fishes**, v. 92, n. 1, p. 25–40. 2011.

LEVIN, P.S.; HAY, M.E. Responses of temperate reef fishes to alterations in algal structure and species composition. **Marine Ecology Progress Series**, v. 134, p. 37–47. 1996.

LOREAU, M. Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. **Ecology Letters**, v. 3, n. 2, p.73–76. 2000.

LUCKHURST, B.E.; LUCKHURST, K. Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. **Marine Biology**, v. 49, p. 317–323. 1978.

MALLELA, J.; ROBERTS, C.; HARROD, C.; GOLDSPINK, C.R. Distributional patterns and community structure of Caribbean coral reef fishes within a river-impacted bay. **Journal of Fish Biology**, v. 70, p. 523–537. 2007.

MCCLANAHAN, T.R.; ARTHUR, R. The effect of marine reserves and habitat on populations of east African coral reef fishes. **Ecological Applications**, v. 11, p. 559–569. 2001.

MCGEHEE, M.A. Correspondence between assemblages of coral reef fishes and gradients of water motion, depth, and substrate size off Puerto Rico. **Marine Ecology Progress Series**, v. 105, p. 243–255. 1994.

MÉNARD, A.; TURGEON, K.; KRAMER, D.L. Selection of diurnal refuges by the nocturnal squirrelfish, *Holocentrus rufus*. **Environmental Biology of Fishes**, v. 82, n. 1, p. 59–70. 2007.

MENDONÇA-NETO, J.P.; FERREIRA, C.E.L.; CHAVES, L.C.T.; PEREIRA, R.C. Influence of *Palythoa caribaeorum* (Anthozoa, Cnidaria) zonation on site-attached reef fishes. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 80, n.3, p. 495–513. 2008.

NGUYEN, L.; PHAN, H. Distribution and factors influencing on structure of reef fish communities in Nha Trang Bay Marine Protected Area, South-Central Vietnam. **Environmental Biology of Fishes**, v. 82, n. 3, p. 309–324. 2007.

PESSANHA, A.L.M.; ARAÚJO, F.G.; AZEVEDO, M.C.C.; GOMES, I.D. Diel and seasonal changes in the distribution of fish on a southeast Brazil sandy beach. **Marine Biology**, v. 143, n. 6, p. 1047–1055. 2003.

PIET, G.J.; GURUGE, W. Diel variation in feeding and vertical distribution of ten co-occurring fish species: consequences for resource partitioning. **Environmental Biology of Fishes**, v. 50, p. 293–307. 1997.

ROBERTS, C.M.; ORMOND, R.F.G. Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. **Marine Ecology Progress Series**, v. 41, p. 1–8. 1987.

RODRÍGUEZ-ZARAGOZA, F.A.; CUPUL-MAGAÑA, A.L.; GALVÁN-VILLA, C.M.; RÍOS-JARA, E.; ORTIZ, M.; ROBLES-JARERO, E.G.; LÓPEZ-URIARTE, E.; ARIAS-GONZÁVEZ, J.E. Additive partitioning of reef fish diversity variation: a promising marine biodiversity management tool. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 8, p. 1655–1675. 2011.

SACCOL-PEREIRA, A.; FIALHO, C.B. Seasonal and diel variation in the fish assemblage of a Neotropical delta in southern Brazil. **Iheringia, Série Zoológica**, v. 100, p. 169–178. 2010.

SANTIN, S.; WILLIS, T.J. Direct versus indirect effects of wave exposure as a structuring force on temperate cryptobenthic fish assemblages. **Marine Biology**, v. 151, n. 5, p. 1683–1694. 2007.

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

STUART-SMITH, R.D.; BARRETT, N.S.; CRAWFORD, C.M.; FRUSHER, S.D.; STEVENSON, D.G.; EDGAR, G.J. Spatial patterns in impacts of fishing on temperate rocky reefs: Are fish abundance and mean size related to proximity to fisher access points? **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 365, n. 2, p. 116–125. 2008.

TEIXEIRA, T.P.; NEVES, L.M.; ARAÚJO, F.G. Thermal impact of a nuclear power plant in a coastal area in southeastern Brazil: effects of heating and physical structure on benthic cover and fish communities. **Hydrobiologia**, v. 684, p. 161–175. 2012.

TEIXEIRA, T.P.; NEVES, L.M.; ARAÚJO, F.G. Effects of a nuclear power plant thermal discharge on habitat complexity and fish community structure in Ilha Grande Bay, Brazil. **Marine Environmental Research**, v. 68, n. 4, p. 188–195. 2009.

TEWS, J.; BROSE, U.; GRIMM, V.; TIELBÖRGER, K.; WICHMANN, M.C.; SCHWAGER, M.; JELTSCH, F. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. **Journal of Biogeography**, v. 31, p. 79–92. 2004.

TOLIMIERI, N. Effects of microhabitat characteristics on the settlement and recruitment of a coral reef fish at two spatial scales. **Oecologia**, v. 102, p. 52–63. 1995.

WEBB, C.O.; LOSOS, J.B.; AGRAWAL, A.A. Integrating phylogenies into community ecology. **Ecology**, v. 87, p. 1–2. 2006.

WENGER, A.S.; JOHANSEN, J.L.; JONES, G.P. Increasing suspended sediment reduces foraging, growth and condition of a planktivorous damselfish. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 428, p. 43–48. 2012.

WENGER, A.S.; JOHANSEN, J.L.; JONES, G.P. Suspended sediment impairs habitat choice and chemosensory discrimination in two coral reef fishes. **Coral Reefs**, v. 30, p. 879–887. 2011.

WILSON, S.K; BELLWOOD, D.R; CHOAT, J.H; FURNAS, M.J. Detritus in the epilithic algal matrix and its use by coral reef fishes. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review*, v. 41, p. 279–309. 2003.

WOLTER, C.; FREYHOF, J. Diel distribution patterns of fishes in a temperate large lowland river. **Journal of Fish Biology**, v. 64, p. 632–642. 2004.

ZEMKE-WHITE, W.L.; CHOAT, J.H.; CLEMENTS, K.C. A re-evaluation of the diel feeding hypothesis for marine herbivorous fishes. **Marine Biology**, v. 141, n. 3, p. 571–579. 2002.

CAPÍTULO I

INFLUÊNCIAS DAS VARIÁVEIS FÍSICAS E DA ESTRUTURA DO HABITAT NAS ASSEMBLEIAS DE PEIXES RECIFAIS

RESUMO

Comunidades de recifes mudam naturalmente ao longo de gradientes de distância da foz de rios, associadas a diferenças na estrutura do habitat e nas variáveis físicas. O entendimento dos fatores que determinam a distribuição espacial de espécies é fundamental para o planejamento de medidas efetivas de conservação para ecossistemas. Neste estudo, relações entre a assembleia de peixes e variáveis físicas e da estrutura do habitat foram avaliadas em 16 costões rochosos de 8 ilhas situadas ao longo de um gradiente de distância da foz do rio (13 km) na Baía da Ilha Grande, RJ. A hipótese a ser testada é de que assembleias de peixes de recifes insulares diferem devido à combinação de variáveis físicas (incluindo a influência da proximidade do rio e exposição às ondas) e a estrutura do habitat. Dois locais em cada ilha foram amostrados, nos lados protegidos e expostos à ação das ondas, respectivamente. A análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) foi utilizada para determinar a influência de variáveis físicas (distância da foz do rio e exposição a ondas), biológicas (cobertura bêntica) e estruturais (altura do substrato e número de refúgios) na estruturação das assembleias de peixes, riqueza de espécies, abundância, biomassa e diversidade dos grupos tróficos. A estrutura da assembleia de peixes variou em três distintos grupos, sendo (1) um grupo de locais mais distantes da foz do rio, com maior altura do substrato e predomínio de macroalgas (matriz de algas epilíticas - MAE, e algas frondosas); (2) locais com distância intermediária da foz, com maior número de refúgios e predomínio de zoantídeos; e (3) locais próximos à foz, com menor complexidade topográfica e predomínio de macroalgas. A percentagem da estimativa do componente de variação na PERMANOVA indicou que a distância da foz do rio foi a variável mais importante em determinar os padrões espaciais da estrutura da assembleia de peixes (22,6%), na riqueza de espécies (35,9%), biomassa (38,2%) e diversidade dos grupos tróficos (31,4%), sendo a segunda variável mais importante para a abundância (12,4%). Recifes distantes da foz do rio tiveram as maiores riquezas (4,5 x), biomassa (11 x) e a abundância de peixes (10 x) do que os recifes próximos. A exposição às ondas teve um efeito significativo apenas para a estrutura da assembleia de peixes (10%). O aumento da altura do substrato teve maior importância para a abundância de peixes (17,4%), que também explicou uma significativa parte (7,3 %) da variabilidade na estrutura da assembleia, riqueza (10,7%) e diversidade dos grupos tróficos (13,2%). O número de refúgios foi importante para a estrutura da assembleia, sendo associado positivamente com a abundância de espécies de pequeno porte, como *Stegastes fuscus*, *Emblemariopsis signifer* e *Scartella cristata*. O efeito da cobertura bêntica foi significativo em determinar os padrões espaciais da estrutura da assembleia de peixes e da diversidade dos grupos tróficos, porém não foram observadas influências significativas da cobertura bêntica, na riqueza de espécies, biomassa e abundância. A proximidade da foz do rio foi a variável mais importante em prever os padrões espaciais da assembleia de peixes, associada com o declínio na riqueza e biomassa, redução da diversidade dos grupos tróficos e menor abundância de herbívoros. Mesmo com forte variação destes parâmetros devido à distância, uma significativa variabilidade foi ainda atribuída à complexidade topográfica e a cobertura bêntica. Devido a forte influência da distância da foz do rio na assembleia de peixes, medidas que priorizem preservar os fluxos naturais dos rios são importantes para manter a diversidade de peixes recifais em áreas costeiras.

Palavras-chave: gradiente ambiental, ecologia de peixes, complexidade do habitat, recifes rochosos.

ABSTRACT

Reef communities change naturally along gradients of distance from the river mouth, which are associated to differences in habitat structure and in physical variables. Detailed understanding of the factors determining the spatial distribution of species is of primary importance for resource managers designing effective conservation measures for ecosystems. In this study, the relationship between fish assemblage, physical variables and habitat structure were assessed in 16 rocky reefs of 8 islands along a gradient of distance from the river mouth (13 km) in the Ilha Grande Bay, RJ. The raised hypothesis is that rocky reef fish assemblages change due to the combination of physical (including the distance from river mouth and wave exposure) and habitat structure variables. Two sites at each selected island were sampled in the protected and wave exposed sides, respectively. Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) was used to determine the influence of physical (distance from the river mouth and wave exposure), biological (benthic cover) and structural (substratum height and number of refuges) variables on fish assemblage structure, richness, abundance, biomass and fish trophic group diversity. Fish assemblage structure change in three different groups, with (1) a group formed by the most distant from the river mouth sites, with the highest substratum height and dominance of macroalgae (turf and fleshy algae); (2) sites from intermediary distance from the river mouth, with the highest number of refuges and dominance of zoanthids; and (3) sites nearest to the river mouth, with the least topographic complexity and dominance of macroalgae. The estimated components of PERMANOVA variation indicated that the distance from the river mouth was the most important variable to determine spatial patterns of fish assemblage structure (22.6%), species richness (35.9%), biomass (38.2%) and trophic group diversity (31.4%), and the second most important variable for fish abundance (12.4%). Reefs far from the river mouth had the highest richness (4.5 x), biomass (11 x) and fish abundance (10 x) than the nearest reefs. Wave exposure had a significant effect on fish assemblage structure only. Increasing in substratum height was important for fish abundance (17.4%) that explained a significant part (7.3%) of assemblage structure variability, richness (10.7%) and trophic group diversity (13.2%). The number of refuges was important for assemblage structure, and was positively associated to small-sized fish species, such as *Stegastes fuscus*, *Emblemariopsis signifer* and *Scartella cristata*. Benthic cover had a significant effect on fish assemblage structure and trophic group diversity, but not on species richness, biomass and abundance. The closeness of the river mouth was important to predict spatial pattern of fish assemblage, associated with decreased richness and biomass, reduction of fish trophic group diversity and lower abundance of herbivores. Even though strong changes in these parameters due to distance from the river mouth, a significant variability was still attributed to topographic complexity and benthic cover. Because of the strong influence of distance from river mouths, measures which prioritize preserving the natural river flows are important to keep the diversity of rocky reef fish assemblages in coastal areas.

Key words: environmental gradient, fish ecology, habitat complexity, rocky reefs.

1. INTRODUÇÃO

Um dos principais interesses de ecólogos marinhos é determinar os fatores que influenciam a distribuição espacial e a estrutura das comunidades marinhas. O entendimento dos fatores que determinam a distribuição espacial de espécies é fundamental para o planejamento de medidas efetivas de conservação para ecossistemas (BEGER & POSSINGHAM, 2008). Os principais fatores conhecidos por influenciarem a distribuição de peixes recifais incluem variáveis biológicas, como a composição bêntica (BOUCHON-NAVARRO & BOUCHON, 1989; MUNDAY, 2002; CHONG-SENG *et al.*, 2012); variáveis estruturais, tais como a complexidade topográfica (FRIEDLANDER & PARRISH, 1998; BEJARANO *et al.*, 2011) e profundidade (FRIEDLANDER & PARRISH, 1998; MALCOLM *et al.*, 2011); e variáveis físicas, tais como exposição a ondas (MCGEHEE, 1994; FLOETER *et al.*, 2007; KARNAUSKAS *et al.*, 2012) e sedimentação (MALLELA *et al.*, 2007). Estes fatores ocorrem frequentemente como gradientes inter-relacionados em recifes e são importantes determinantes dos padrões de diversidade das assembleias de peixes mediando diferenças locais na disponibilidade de alimento, abrigo e locais de acasalamento.

As comunidades recifais mudam ao longo de gradientes de condições oceânicas (baixo assoreamento, elevada transparência e geralmente baixos níveis de nutrientes) para condições de influência terrestre (flutuações de salinidade, variável ou elevado nível de assoreamento e de nutrientes, variável ou reduzida transparência da água) (FABRICIUS, 2005). Através de tais gradientes, a cobertura bêntica de recifes de corais muda da dominância de organismos simbióticos recicladores de nutrientes, como os corais (em águas oceânicas oligotróficas), para o aumento de proporções de macroalgas (em locais próximos a foz de rios) (MALLELA *et al.*, 2004; FABRICIUS, 2005; GOLBUU *et al.*, 2011). A cobertura bêntica pode variar através de gradientes de exposição às ondas. Em recifes rochosos, estudos demonstraram que macroalgas e algas calcárias incrustantes dominaram ambientes expostos a ação das ondas, enquanto matrizes de algas epilíticas (MAE), zoantídeos e corais maciços dominaram em áreas abrigadas (FLOETER *et al.*, 2007).

Gradientes espaciais na distribuição e diversidade de peixes recifais, tal como o aumento da diversidade com o aumento da distância da costa ou da foz de rios (FABRICIUS *et al.*, 2005; MALLELA *et al.*, 2007), sugerem que níveis de sedimentos podem naturalmente influenciá-los. O aumento da sedimentação pode reduzir o sucesso do assentamento ou a sobrevivência de peixes recifais (WENGER *et al.*, 2011); e os depósitos de sedimentos sobre algas podem minimizar sua predação por peixes herbívoros (BELLWOOD & FULTON, 2008). O uso da distância de um recife para o próximo estuário pode ser utilizado como um substituto para a intensidade de sedimentação (BEGER & POSSINGHAM, 2008). Enquanto os efeitos dos fatores associados com a sedimentação sobre a cobertura bêntica de ambientes recifais são bem conhecidos, seus efeitos na distribuição de espécies de peixes têm recebido pouca atenção.

Mudanças nas condições ambientais relacionadas com a distância da costa ou foz de rios também incluem o aumento da profundidade, complexidade topográfica e exposição às ondas. Recifes rochosos com maiores profundidades apresentam maior superfície de substrato rochoso e uma maior diversidade estrutural para a vida marinha se estabelecer (GIBRAN & MOURA, 2012). Locais com maior complexidade topográfica fornecem maior diversidade e disponibilidade de abrigos e/ou substrato para forrageamento (LUCKHURST & LUCKHURST, 1978; HARBORNE *et al.*, 2011). Como resultado, a complexidade topográfica, a riqueza de espécies, diversidade, abundância e biomassa são positivamente correlacionadas. A exposição às ondas tem sido considerada um dos fatores físicos-chaves da

estruturação de assembleias de peixes de recifes rasos, uma vez que a distribuição e abundância de espécies de peixes com maior habilidade de natação variam de acordo com o nível de exposição (FULTON & BELLWOOD, 2004; FULTON *et al.*, 2005; KRAJEWSKI & FLOETER, 2011). Entretanto, não é esperado que todas as características do habitat, tanto as que atuam localmente (cobertura bêntica e complexidade topográfica), quanto as que atuam em maiores escalas (exposição às ondas e distância de descargas de rios), tenham igual importância na estruturação das assembleias de peixes.

A maioria dos estudos que investigaram os padrões da distribuição de peixes através de gradientes de distância da foz de rios (FABRICIUS *et al.*, 2005; MALLELA *et al.*, 2007) foram realizados em recifes dominados por corais, no Caribe e no Pacífico, enquanto poucos ou nenhum, estão disponíveis para recifes rochosos tropicais dominados por macroalgas. No sudeste da costa brasileira recifes rochosos representam o principal habitat para peixes recifais e a biota associada aos recifes. A baía da Ilha Grande, um complexo insular no sudeste do Brasil, algumas ilhas estão distribuídas através de um gradiente de distância da foz de rios fornecendo uma excelente oportunidade para o estudo das relações entre as assembleias locais de peixes recifais e os gradientes espaciais de variáveis físicas, biológicas e estruturais. Foram exploradas as relações entre a assembleia de peixes recifais e características locais do habitat (incluindo cobertura bêntica e complexidade topográfica), bem como a influência de fatores que atuam em uma escala maior, como a distância da foz do rio e exposição às ondas. Mais especificamente, os objetivos deste estudo foram (1) avaliar as mudanças na estrutura do habitat (cobertura bêntica e complexidade estrutural) de recifes rochosos insulares localizados em um gradiente de distância da foz do rio e em áreas abrigadas e expostas à ação das ondas; (2) examinar a influência destas variáveis nos padrões espaciais na riqueza, abundância, biomassa, diversidade dos grupos tróficos e estrutura da assembleia de peixes (3) estabelecer quais espécies responderam aos gradientes ambientais detectados. A hipótese a ser testada é de que assembleias de peixes de recifes insulares diferem devido à combinação de variáveis físicas (incluindo a influência da proximidade do rio e exposição às ondas) e a estrutura do habitat.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado em de recifes rochosos insulares entre 3 e 7 m de profundidade na Baía da Ilha Grande (23°04'36 S; 44°01'18W, sudeste do Brasil), durante os verões de 2011 e 2012. A baía da Ilha Grande abrange uma área de aproximadamente 1,000 km² e contem cerca de 350 ilhas rodeadas por águas rasas (geralmente não mais que 8 m de profundidade) (IGNACIO *et al.*, 2010). Diversas destas ilhas apresentam recifes marginais (*sensu* PERRY & LARCOMBE, 2003), compostos por rochas graníticas que se estendem até a interface com o substrato arenoso. O clima da região é tropical úmido, com uma média anual de temperatura acima de 19°C e chuvas concentradas de Dezembro a Março (IBGE, 1977). A temperatura da água varia de 20°C a 31°C, enquanto que a salinidade varia de 29 a 36 (DIAS & BONECKER, 2008). As massas de água locais são influenciadas pelos ventos e marés com uma média de amplitude de 1,6 m (NOGUEIRA *et al.*, 1991). Na baía da Ribeira, localizada na região norte da baía da Ilha Grande, os recifes rochosos insulares são mais

sujeitos a descargas de água doce, sedimentos terrestres e nutrientes dos rios Bonequeira, Frade, Ambrósio, Grataú e Bracuí (Figura 1). Dentre estes, destacam-se as bacias dos rios do Frade e Bracuí, com áreas de 16 km² e 190 km², respectivamente (FRANCISCO & CARVALHO, 2004).

Os locais de amostragem foram distribuídos ao longo de um gradiente de distância da foz do rio Grataú, localizado a oeste da baía da Ribeira, que atingiu um comprimento de 13 km (Figura I-1). Um total de 16 locais situados nos lados a barlavento e sotavento de 8 ilhas (dois locais por ilha) foram selecionados. Os locais expostos recebem diretamente os ventos do quadrante sul, enquanto que os locais protegidos são localizados ao norte de cada ilha. Os recifes rochosos localizados entre 1,4 a 5 km de distância da foz do rio são mais expostos às descargas dos rios, enquanto que nos recifes entre 10 a 13 km o depósito de sedimentos sobre o substrato rochoso é menor. Durante o verão, a inundação de sedimentos sobre os recifes mais próximos da foz do rio ocorre após chuvas intensas (pluviosidade de 20-60 mm/3h), com drástica diminuição da salinidade de superfície e aumento da turbidez.

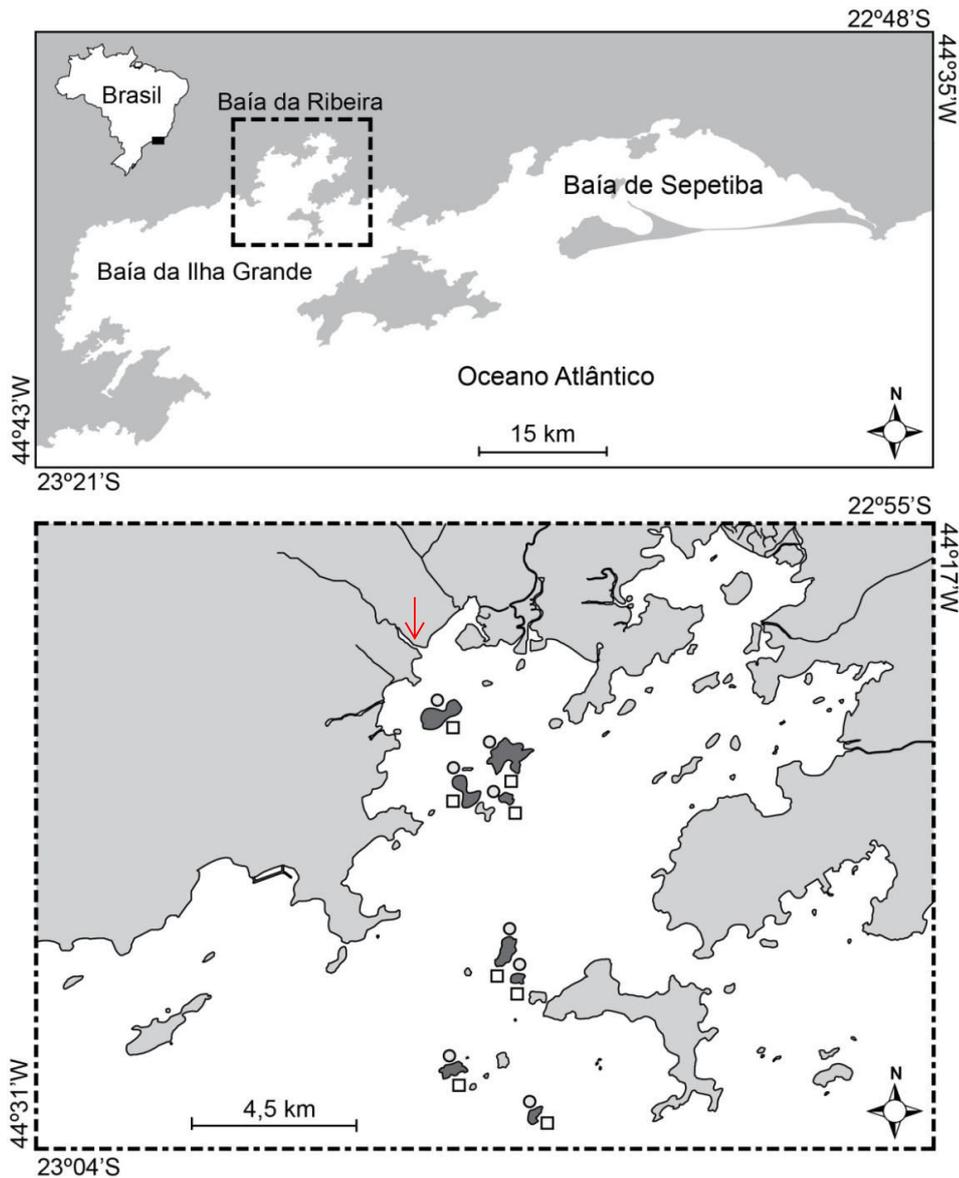


Figura I-1. Mapa da área de estudo com indicação dos locais de coleta. Círculos representam os locais protegidos e quadrados os locais expostos à ação das ondas. A seta indica a foz do rio Grataú.

2.2. Programa de amostragem

Censos visuais subaquáticos foram realizados através do mergulho autônomo em transectos de 20 m de comprimento e 2 m de largura (40 m^2) a fim de acomodar a menor visibilidade dos locais de estudo (FERREIRA *et al.* 2001; FLOETER *et al.* 2007). Em cada local, 10-15 transectos foram amostrados em cada verão, totalizando 252 transectos. Em cada transecto, os censos visuais foram realizados em duas etapas. Na primeira vez, o observador registrou as espécies da coluna d'água, e na segunda vez, realizou a busca em tocas e fendas para observar as espécies crípticas. A unidade amostral, número de peixes por 40 m^2 , foi definido como a soma das espécies de coluna e crípticas. As amostragens foram realizadas

com condições oceanográficas estáveis, entre 9:00 e 14:00 h, durante a maré de quadratura, perto da lua crescente. Durante cada ocasião de amostragem foram medidas em triplicata as variáveis ambientais de salinidade, utilizando multissensor YSI 85, e de turbidez, com o turbidímetro da Policontrol modelo AP2000. As medições da salinidade foram realizadas próximas ao fundo, enquanto que as medições da turbidez foram realizadas na superfície.

As espécies de peixes foram agrupadas em 7 grupos tróficos baseados na literatura (FERREIRA *et al.* 2001; FERREIRA *et al.* 2004; FLOETER *et al.* 2007) e no *FishBase* (www.fishbase.org): *predadores de invertebrados vágeis* (alimentam-se primariamente de invertebrados bentônicos móveis, como crustáceos, moluscos e poliquetas); *predadores de invertebrados sésseis* (alimentam-se de uma variedade de organismos bentônicos sésseis, como cnidários, hidrozoários, briozoários, ascídias e esponjas); *carnívoros* (alimentam-se de uma variedade de organismos móveis, tanto bentônicos quanto peixes), *onívoros* (alimentam-se de uma variedade de organismos, incluindo material animal e vegetal); *planctívoros* (alimentam-se primariamente de macro e micro-zooplâncton); *herbívoros raspadores* (incluem na dieta detritos, matriz de algas epilíticas – MAE, e macroalgas) e *herbívoros territorialistas* (alimentam-se de MAE de algas cultivadas através da defesa do território). A biomassa das espécies de peixes foi estimada através de transformações de peso-comprimento e conversões alométricas: $W = a \cdot L^b$ onde os parâmetros a e b são constantes da equação de crescimento alométrico. O *Fishbase* e a literatura (MACIEIRA & JOYEUX 2008; CAMILATO *et al.* 2010) foram utilizados como fonte desta informação. Quando os valores dos coeficientes não foram encontrados para as espécies, foram utilizados os coeficientes de espécies proximamente relacionadas ou gênero.

O desenho amostral foi elaborado para avaliar o efeito da cobertura bêntica, complexidade topográfica, exposição a ondas e distância da foz do rio sobre a assembleia de peixes. Foram realizadas 30 fotografias em cada local por ano (totalizando 60 fotos por local) para avaliar tanto a complexidade topográfica quanto a cobertura bêntica. As fotos foram tiradas em triplicatas (10 fotos por transecto de peixes) em uma única ocasião em cada período de amostragem. Para a obtenção das fotos foi utilizada a câmera digital PowerShot G9 (Cannon) com caixa estanque WP-DC21 presa a um quadrat de PVC, permitindo amostrar uma área de 0,36m² de substrato rochoso em cada foto. A complexidade topográfica foi medida em duas escalas: para uma menor escala de complexidade, o número de buracos e fendas de cada quadrat foi considerado, enquanto que para uma maior escala de complexidade, a altura do substrato foi medida. O número de buracos e fendas de cada fotografia foi contado. Apesar de diferentes medidas de buracos e fendas terem sido registradas, todas as categorias foram agrupadas em uma única medida chamada de “número de refúgios”. A altura do substrato foi registrada no campo, estimando a altura da média das rochas localizadas na mesma posição que cada foto foi retirada, utilizando a altura do quadrat como referência para a estimativa.

As imagens também foram analisadas para estimar a percentagem da cobertura bêntica utilizando o programa *Coral Point with Excel Extensions*—CPCe 3.4 (Kohler & Gill, 2006) plotando 20 pontos aleatórios em cada imagem, e identificando o substrato sob cada um dos pontos. Os organismos bentônicos expressados como a percentagem de cobertura bêntica foram agrupados em sete categorias: **Coral maciço** – representado principalmente pelo coral escleractínio *Mussismilia hispida*; **Zoantídeos** – representado por *Palythoa caribaeorum* e *Zoanthus sociatus*; **talo Cenocítico** – principalmente *Caulerpa racemosa*; **MAE** (matriz de algas epilíticas)– compreende uma matriz de pequenas macroalgas pertencendo principalmente as ordens Corallinales, Ceramiales e outras algas filamentosas verdes e vermelhas; **Alga frondosa** – principalmente *Sargassum* spp; **Alga calcária incrustante** e

Esponja. Outras categorias como *Polychaeta*, *Tunicados*, *Crinoidea*, *Hydrozoa* e *Equinodermata* foram quantificadas, mas como apresentaram baixa percentagem de cobertura (<1 % por local) não foram utilizadas nas análises das relações espécie e ambiente.

A exposição às ondas foi categorizada como alta *versus* baixa exposição, p. ex. expostas ou na costa a barlavento *versus* protegida ou na costa a sotavento, ao redor das 8 ilhas. A distância da foz do rio foi considerada como a distância linear em quilômetros de cada local para a foz do rio, medidas com auxílio do software *google Earth*.

2.3. Análises dos dados

2.3.1. Organização das matrizes de dados

Os dados foram organizados em nove matrizes, com as primeiras quatro matrizes para avaliar/selecionar variáveis explanatórias das variáveis respostas e as 5 últimas referentes as variáveis respostas: (i) os dados das variáveis ambientais de salinidade e turbidez, que foram $\log(x+1)$ transformados; (ii) três repetições por local dos dados de estrutura do habitat (10 variáveis; incluindo 7 de percentagem de grupos bentônicos, duas de complexidade topográfica e uma medida de distância da foz do rio), que foram \log transformados para minimizar a dispersão do dado, e normalizados para padronizar a contribuição de variáveis medidas como percentagem de cobertura e aquelas medidas em diferentes escalas; (iii) os dados de percentagem dos grupos bentônicos (7 variáveis); (iv) os dados de complexidade topográfica (2 variáveis) e de distância da foz do rio; e as matrizes de variáveis respostas (matrizes de v a ix), (v) riqueza de espécies, (vi) abundância (número de indivíduos), (vii) biomassa, (viii) abundância dos grupos tróficos (7 variáveis) e (ix) estrutura da assembleia de peixes, que sofreram a transformação raiz quadrada para diminuir o peso das espécies mais abundantes.

A Análise de Variância (ANOVA mono-fatorial) foi utilizada para as comparações das variáveis ambientais de salinidade e turbidez entre três regiões definidas de acordo com a distância da foz do rio (locais próximos – 1,4 a 4,6 km; locais intermediários – 8,1 a 9,2 km; locais distantes – 11,2 a 13,1 km). Estas variáveis não apresentaram um gradiente marcante e por isso não foram incluídas como variáveis explanatórias das assembleias de peixes. Padrões espaciais das variáveis de estrutura do habitat e distância da foz do rio (matriz ii) foram avaliados através da Análise dos Componentes Principais (PCA). Grupos no PCA foram definidos através da análise de agrupamento com o método *group average* utilizando a matriz de distância Euclidiana.

Para as matrizes de iii – ix o local foi considerado como o menor nível de replicação. Um valor único para cada local em cada ano foi calculado (média do número de transectos de cada local) para os preditores contínuos e variáveis respostas. Os dados de cobertura benthica (matriz iii) foram submetidos à análise de coordenadas principais (PCO) para combinar todas as categorias de substrato em uma única variável, usando os escores do primeiro eixo do PCO como covariável. Estes escores do PCO1 foram incluídos na matriz contendo as variáveis topográficas e a distância da foz do rio (matriz iv) para constituir as variáveis explanatórias (covariáveis) deste estudo. A biomassa de cada espécie (matriz vii) foi calculada através de

relações alométricas (BOHNSACK & HARPER, 1988). O índice de diversidade de Shannon-Weiner (H') foi aplicado aos dados de grupos tróficos (matriz viii), que considera a abundância e o número de grupos funcionais (máximo = 7).

2.3.2. Relações entre as matrizes de dados

A existência de covariáveis altamente correlacionadas e qualquer necessidade de transformação dos dados foram investigadas através do *draftsman plot*, previamente as análises das associações entre as covariáveis e a assembleia de peixes. Os coeficientes de correlação foram calculados para cada par das 4 covariáveis (distância, número de refúgios, altura do substrato e PCO1 da cobertura bêntica) que não apresentaram colinearidade ($r < 0,7$; ZUUR *et al.*, 2007) em nenhum caso. Como nenhum grau elevado de assimetria foi observado os dados brutos de todas as covariáveis foram mantidos para as análises subsequentes (ANDERSON *et al.*, 2008). A variabilidade da cobertura bêntica ao longo dos recifes foi investigada plotando o primeiro eixo do PCO dos dados de cobertura bêntica com as categorias dominantes de substrato. O gráfico de dispersão gerado foi codificado com cores de acordo com os grupos identificados de tipo de cobertura bêntica.

2.3.3. Associações entre as covariáveis e a assembleia de peixes

As relações entre as covariáveis e as variáveis respostas foram investigadas através da análise multivariada de variância permutacional (PERMANOVA; ANDERSON 2001, MCARDLE & ANDERSON, 2001). A PERMANOVA foi realizada calculando os valores de p através do tipo I (sequencial) de soma dos quadrados, onde a assembleia de peixes, a riqueza de espécies, abundância, biomassa e a diversidade dos grupos tróficos (H') foram as variáveis respostas; distância da foz do rio, altura do substrato, número de refúgios e cobertura bêntica (primeiro eixo do PCO) foram covariáveis; exposição a ondas (2 níveis) e o ano de amostragem (dois verões) foram considerados fatores fixos. Quando um fator no modelo (principal efeito ou interações) não foi significativo, o valor de p foi maior que 0,25 e a proporção da variabilidade explicada pelo fator foi menor que 5%, nós removemos o fator da análise e reanalisamos o modelo sem os fatores excluídos seguindo ENGQVIST (2005). A importância relativa de cada fator ou covariável foi calculada através dos componentes de variação. Os componentes de variação estimam a importância de cada termo para explicar a variação total no conjunto de dados (ANDERSON *et al.*, 2008), e assim pode ser utilizado para comparar a importância relativa de cada fator ou covariável no modelo.

Modelos de regressões simples foram testados para avaliar a natureza específica de cada relação (positiva ou negativa) entre as variáveis respostas e as covariáveis que tiveram um efeito significativo de acordo com a PERMANOVA. As relações entre as covariáveis e a estrutura da assembleia de peixes foram investigadas através da dbRDA (Análise de redundância baseada em distância) (LEGENDRE & ANDERSON, 1999, MCARDLE & ANDERSON, 2001). Correlações de Pearson entre as espécies e os primeiros dois eixos do dbRDA foram examinadas para identificar as espécies responsáveis pela resposta da assembleia de peixes às variáveis físicas, biológicas e estruturais (correlação $> 0,4$). Os locais foram então qualitativamente agrupados de acordo com a relação da assembleia de peixes com o primeiro e segundo eixo do dbRDA. Um novo PERMANOVA design foi elaborado

para avaliar os padrões espaciais das espécies selecionadas (aquelas com frequência de ocorrência > 40% e correlação com os eixos do dbRDA > 0,4) e dos grupos tróficos, considerando os agrupamentos gerados pelo dbRDA (3 níveis), a exposição às ondas (2 níveis) e o período de amostragem (dois níveis) como fatores fixos, e as espécies selecionadas e grupos tróficos como as variáveis respostas. Para estas análises, foi considerado o número total de amostras (252). Matrizes de similaridade de Bray-Curtis foram calculadas para os dados multivariados (assembleia de peixes) enquanto matrizes de distância Euclidiana foram utilizadas para as medidas univariadas (riqueza de espécies, abundância, biomassa, diversidade de grupos tróficos, espécies selecionadas e grupos tróficos). Estas análises foram realizadas com o uso do pacote estatístico PRIMER versão 6 + PERMANOVA (ANDERSON *et al.*, 2008).

3. RESULTADOS

3.1. Variáveis ambientais

A salinidade de fundo não diferiu entre as três regiões definidas de acordo com a distância da foz do rio (ANOVA, $F = 0,5$, $P > 0,05$). A turbidez aumentou com a proximidade da foz (ANOVA, $F = 41,2$, $P < 0,001$), com média \pm erro padrão (EP) variando de $0,55 \pm 0,01$ e $0,50 \pm 0,03$ NTU em locais próximos e intermediários, respectivamente (< 4,6 km e entre 8 a 9,2 km), a $0,27 \pm 0,02$ NTU, em locais distantes da foz (entre 11 a 13 km).

3.2. Cobertura bêntica e complexidade topográfica

As amostragens da cobertura bêntica revelaram que os recifes rochosos foram dominados por matrizes de algas epilíticas (MAE), zoantídeos e algas frondosas, que representaram mais de 90% da cobertura total do substrato de cada local. A média da cobertura de MAE (\pm EP) variou de $17,7\% \pm 2,7$ a $95,2\% \pm 1,0$, a cobertura de alga frondosa variou de $2,5\% \pm 0,6$ a $48,8 \pm 2,3$ e a de zoantídeos variou de 0 a $69,4\% \pm 3,4$ em cada recife (Tabela I-1). A média (\pm EP) do número de refúgios por quadrat ($0,36\text{m}^2$) variou de $0,37 \pm 0,1$ a $4,11 \pm 0,3$, enquanto a altura do substrato variou de $29,8 \pm 0,6$ cm a $119 \pm 13,3$ cm. Locais expostos à ação das ondas geralmente tiveram maior altura do substrato do que os locais abrigados (Tabela I-1).

O primeiro eixo da análise dos componentes principais (PC1) diferenciou dois grupos de recifes: (1) locais de distância intermediária da foz do rio (8,1 – 9,2 km), com alta cobertura de zoantídeos (média > 43% por local) e alta complexidade estrutural em uma menor escala (média entre 2,7 – 4,1 refúgios por quadrat), nos valores negativos de PC1; (2) locais próximos da foz do rio (< 4,6 km), com elevada cobertura de algas do MAE (de 37,97% – 95,23%) e baixa complexidade estrutural (0,55 – 3,18 refúgios por quadrat), nos valores positivos de PC1 (Figura I-2). Uma separação entre locais mais distantes (11,2 – 11,5 e 13,1 km), de elevada complexidade (altura do substrato de 58 a 119 cm) e predomínio de macroalgas (MAE de 36 – 79% e algas frondosas de 4,9 – 33,9%) e locais tanto próximos da

foz do rio, com menor altura do substrato, quanto locais de distância intermediária, com maiores números de refúgios foi representada pelo PC2 (Figura I-2) A análise de agrupamento a um nível de distância Euclidiana de 4 representou quatro grupos, incluindo dois grupos nos valores extremos de PC1, um grupo positivamente associado com PC2 e um grupo de valores extremos representados por 2 transectos.

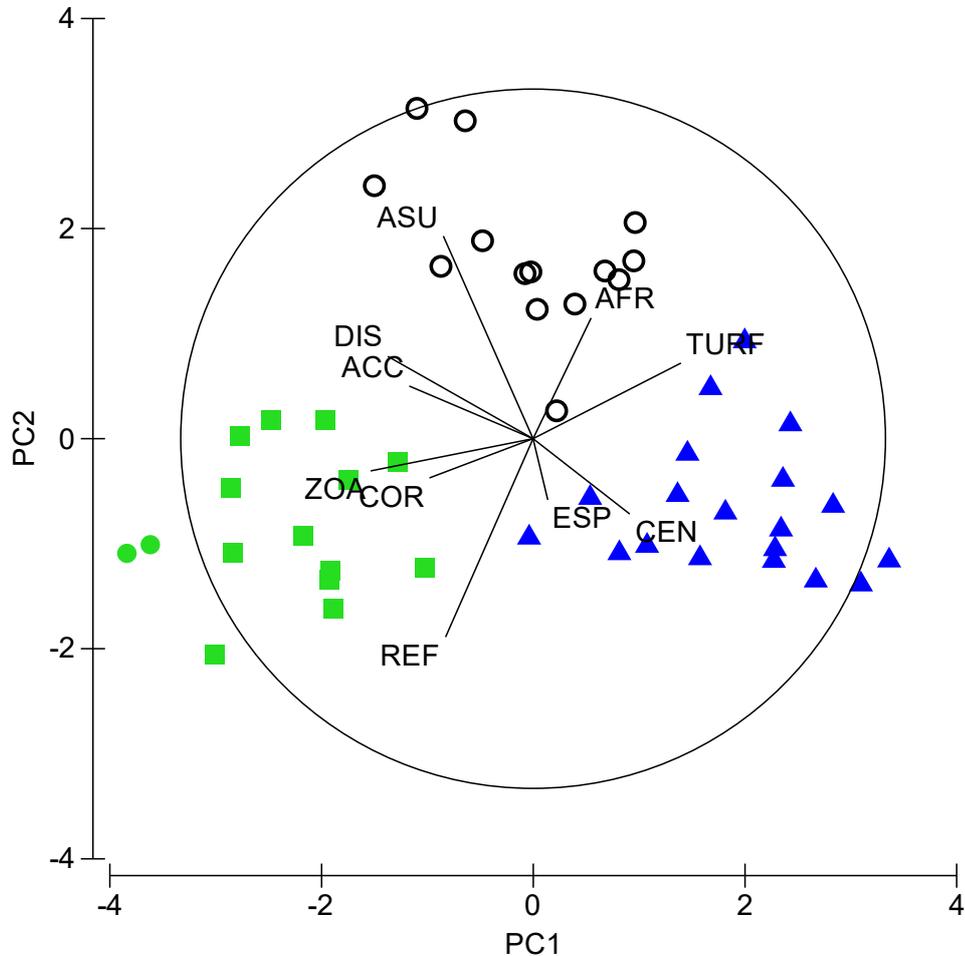


Figura I-2. Análise dos componentes principais (PCA) da contribuição relativa de 7 variáveis da cobertura bêntica e 2 variáveis da complexidade topográfica para a variação observada na estrutura do habitat. Foram considerados 3 repetições por local, demonstrado para os dois primeiros eixos da PCA sobre dados logaritimizadas e normalizadas. Cores demonstram os grupos definidos através da análise de agrupamento a uma distância Euclidiana de 4. Triângulos – locais próximos da foz (1,4 a 4,6 km); Quadrados – locais de distância intermediária da foz (8,1 a 9,2 km); Círculos – locais mais distantes da foz (11,2 a 13,1 km). Círculos verdes representam locais distantes da foz do rio, porém com estrutura do habitat semelhante aos locais de distância intermediária. COR – coral maciço; CEN – talo cenocítico; TURF – matriz de algas epilíticas; AFR – alga frondosa; ZOA – zoantídeos; ESP – esponja; ACC – alga calcária incrustante; ASU – altura do substrato; REF – número de refúgios; DIS – distância da foz do rio.

As relações entre o primeiro eixo do PCO (selecionado para combinar as categorias de grupos bentônicos em uma única medida) e a percentagem de cobertura de MAE, algas frondosas e zoantídeos revelaram que os maiores valores de escore (15 a 30) compreendem recifes com uma combinação de maior cobertura de MAE (55,8 a 96,2%), intermediária cobertura de alga frondosa (2,1 a 34,1%) e baixa cobertura de zoantídeos (<10%) (Figura I-3). Os menores valores de escore (-50 a -35) compreenderam recifes com elevada cobertura de zoantídeos (57,7 a 74,4%), intermediária cobertura de MAE (17,5 a 27,8%) e baixa cobertura de alga frondosa (0 a 13,5%), enquanto a dominância de determinada categoria do bentos foi mais fraca em recifes com valores intermediários de escore do PCO (-20 a 10) (Figura I-3).

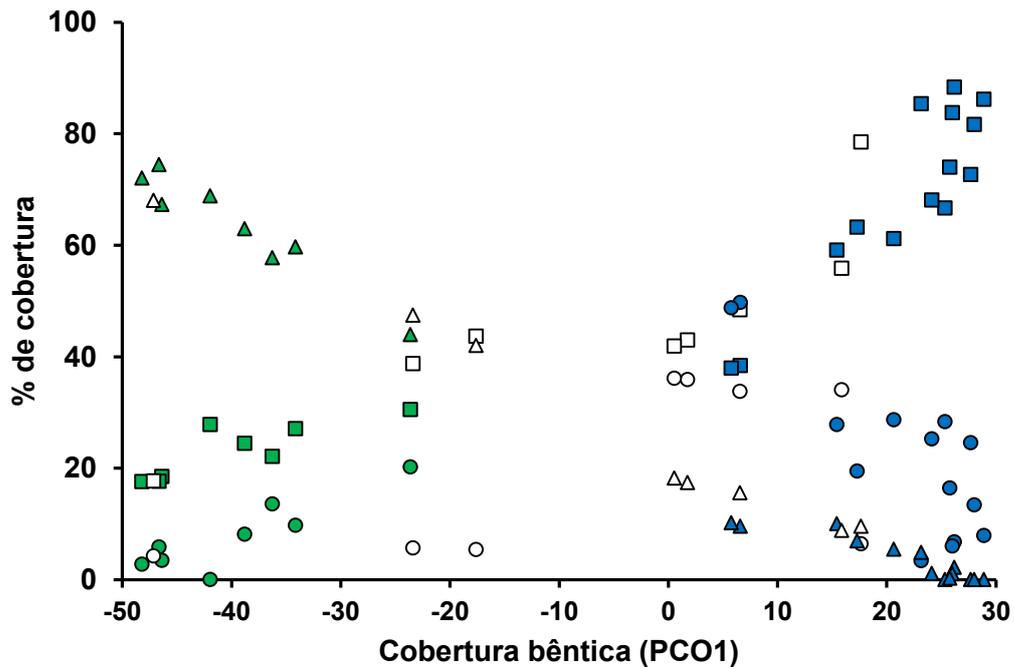


Figura I-3. Relações entre a percentagem de cobertura de MAE, algas frondosas e zoantídeos com o primeiro eixo do PCO realizado para os dados de cobertura bêmica (PCO1). Quadrados, MAE; círculo, algas frondosas; e triângulo, zoantídeos. As cores representam a faixa de distância da foz do rio: Azul, recifes localizados entre 1,4 e 4,6 km; verde, recifes localizados entre 8,1 e 9,2 km; branco, recifes localizados entre 11,2 e 13,1 km.

Tabela I-1. Média \pm EP do número de refúgios, altura do substrato e cobertura bêntica (%).

Distância (Km)	Exposição	Refúgios	Altura do substrato	MAE	Algas frondosas	Zoantídeos
1,4	A	1,54 \pm 0,16	34,55 \pm 0,93	95,23 \pm 1,07	2,5 \pm 0,63	-
1,8	E	1,62 \pm 0,24	35,54 \pm 1,56	72,71 \pm 2,5	24,58 \pm 2,45	-
3,4	A	1,65 \pm 0,19	29,85 \pm 0,56	83,92 \pm 1,52	10,66 \pm 1,19	-
3,7	E	0,55 \pm 0,25	77,95 \pm 5,19	68,13 \pm 2,56	25,18 \pm 2,43	1,14 \pm 0,66
3,3	A	1,91 \pm 0,18	41,62 \pm 1,2	84,59 \pm 1,7	4,69 \pm 0,8	2,99 \pm 1,51
3,9	E	1,12 \pm 0,17	36,79 \pm 1,67	37,97 \pm 2,15	48,77 \pm 2,3	10,19 \pm 2,35
4,4	A	3,18 \pm 0,25	53,05 \pm 1,42	60,15 \pm 2,04	28,25 \pm 2,17	7,74 \pm 1,32
4,6	E	0,73 \pm 0,16	80,76 \pm 5,44	68,71 \pm 2,9	17,91 \pm 2,26	3,54 \pm 1,85
8,1	A	3,64 \pm 0,35	44,92 \pm 2,61	18,02 \pm 2,43	3,08 \pm 0,74	69,74 \pm 3,45
8,7	E	2,68 \pm 0,27	83,94 \pm 9,57	30,67 \pm 3,4	20,31 \pm 3,97	43,75 \pm 4,2
9	A	4,11 \pm 0,3	48,92 \pm 2,63	22,36 \pm 3,13	7,8 \pm 1,89	67,06 \pm 4,11
9,2	E	3,29 \pm 0,29	69,67 \pm 3,59	26,15 \pm 4,36	4,01 \pm 1,45	65,96 \pm 4,74
11,2	A	1,42 \pm 0,25	58,97 \pm 2,82	52,3 \pm 3,68	33,92 \pm 3,54	12,08 \pm 3,34
11,5	E	0,83 \pm 0,14	106,67 \pm 11,6	36,15 \pm 3,26	36,95 \pm 3,77	22,05 \pm 4,17
12,8	A	3,48 \pm 0,32	56,89 \pm 2,71	31,2 \pm 2,82	4,86 \pm 0,93	54,49 \pm 3,25
13,1	E	0,37 \pm 0,09	119 \pm 13,26	79,71 \pm 3,2	7,43 \pm 1,43	7,98 \pm 3,07

Exposição às ondas: S – locais abrigados; E – locais expostos.

3.3. Composição de espécies

O total de 13027 indivíduos, constituídos por 78 espécies, de 33 famílias foram registrados em 252 transectos. As 10 espécies mais abundantes representaram cerca de 90% de todos os peixes registrados nesse estudo (Tabela I-2). Destas 10 espécies, 6 estiveram entre as 16 espécies com as maiores biomassas. A média da riqueza de espécies por transecto foi de 7,73 \pm 0,20, com um mínimo de 2 espécies e um máximo de 18 espécies. O número de indivíduos por transecto foi de 52,20 \pm 2,82, com um mínimo de 5 indivíduos e um máximo de 257 indivíduos. A média da biomassa por transecto foi 2,64 \pm 0,16 kg e variou de 0,16 kg a 15,73 kg (média \pm EP para todas as variáveis). Determinadas espécies ocorreram exclusivamente ou predominantemente em certas distâncias da foz do rio. Por exemplo, *Haemulon steindachneri* e *Serranus flaviventris* foram muito abundantes nos 8 locais entre 1 a 4,6 Km de distância, enquanto apenas 1 indivíduo de *H. steindachneri* foi observado nos 4 locais entre 11 a 13 Km de distância do rio. O contrário foi observado para *Sparisoma frondosum* e *Pempheris schomburgkii*, enquanto espécies como *Stegastes fuscus* e *Haemulon aurolineatum* foram regularmente presentes (frequência de ocorrência > 70%) nos locais entre 8 a 13,1km (Tabela I-2).

Tabela I-2. Composição de espécies, abundância (média \pm EP por 40m²), percentagem do total observado e frequência de ocorrência (FO) para as espécies de peixes observadas através do gradiente de distância da foz do rio. Os dezesseis locais foram agrupados em três grupos de distância. Grupos tróficos também indicados: PINV - Predadores de invertebrados vágeis; PINS - Predadores de invertebrados sésseis; CARN – Carnívoros; ONIV – Onívoros; PLAN - Planctívoros; HERA – Herbívoros raspadores; HETE – Herbívoros territorialistas; - não existem informações disponíveis.

Família/Espécie	Grupo trófico	1 – 4,5 Km			8 – 9,2 Km			11,2 – 13,1 Km		
		Abundância	%	FO	Abundância	%	FO	Abundância	%	FO
Acanthuridae										
<i>Acanthurus bahianus</i>	HERA				0,03 \pm 0,03	0,06	2,09	0,08 \pm 0,05	0,09	5,56
<i>Acanthurus chirurgus</i>	HERA	0,05 \pm 0,03	0,11	3,34	0,34 \pm 0,2	0,86	12,5	0,73 \pm 0,26	0,87	31,49
Atherinopsidae										
<i>Atherinella brasiliensis</i>	ONIV	0,12 \pm 0,12	0,28	0,67						
Blenniidae										
<i>Parablennius marmoratus</i>	ONIV	0,01 \pm 0,01	0,02	0,67	0,17 \pm 0,08	0,43	12,5	0,23 \pm 0,08	0,27	16,67
<i>Scartella cristata</i>	HETE				0,11 \pm 0,06	0,27	8,34	0,06 \pm 0,05	0,07	3,71
Carangidae										
<i>Caranx latus</i>	CARN							0,02 \pm 0,02	0,03	1,86
<i>Chloroscombrus chrysurus</i>	CARN	0,02 \pm 0,01	0,04	1,34						
<i>Trachinotus falcatus</i>	CARN							0,02 \pm 0,02	0,03	1,86
Chaenopsidae										
<i>Emblemariopsis signifer</i>	PINV	0,06 \pm 0,03	0,13	3,34	0,36 \pm 0,11	0,91	20,84			
Chaetodontidae										
<i>Chaetodon striatus</i>	PINS	0,27 \pm 0,05	0,61	19,34	0,88 \pm 0,16	2,24	52,09	1,15 \pm 0,14	1,38	64,82
Dactylopteridae										
<i>Dactylopterus volitans</i>	PINV	0,08 \pm 0,03	0,17	6,67						
Diodontidae										
<i>Diodon hystrix</i>	PINV							0,02 \pm 0,02	0,03	1,86
<i>Chilomycterus spinosus spinosus</i>	PINV	0,02 \pm 0,02	0,05	2				0,12 \pm 0,06	0,14	9,26

Família/Espécie	Grupo trófico	1 – 4,5 Km			8 – 9,2 Km			11,2 – 13,1 Km		
		Abundância	%	FO	Abundância	%	FO	Abundância	%	FO
Elopidae										
<i>Elops saurus</i>	CARN	0,01±0,01	0,02	0,67						
Ephippidae										
<i>Chaetodipterus faber</i>	ONIV	0,01±0,01	0,02	0,67	0,05±0,05	0,11	2,09	0,15±0,1	0,18	7,41
Gerreidae										
<i>Diapterus rhombeus</i>	PINV	0,11±0,09	0,25	2,67	0,03±0,03	0,06	2,09			
<i>Eucinostomus spp.</i>	PINV	4,62±1,56	10,41	19,34						
Gobiidae										
<i>Bathygobius soporator</i>	PINV	0,14±0,07	0,32	4						
<i>Coryphopterus spp.</i>	PINV	0,56±0,12	1,27	20,67	1,17±0,5	2,99	31,25	0,06±0,05	0,07	3,71
<i>Elacatinus figaro</i>	PINV	0,1±0,04	0,22	5,34	0,34±0,11	0,86	22,92	1,86±0,96	2,23	22,23
Haemulidae										
<i>Anisotremus virginicus</i>	PINV	0,3±0,06	0,67	18	0,53±0,13	1,34	35,42	0,65±0,11	0,78	50
<i>Anisotremus surinamensis</i>	PINV	0,16±0,04	0,35	11,34	0,3±0,12	0,75	16,67	0,12±0,06	0,14	9,26
<i>Haemulon steindachneri</i>	PINV/PLAN	19,3±1,81	43,52	92	3,42±0,84	8,74	62,5	0,02±0,02	0,03	1,86
<i>Haemulon aurolineatum</i>	PINV/PLAN	7,28±1,51	16,4	45,34	3,88±0,59	9,91	85,42	23,36±5,86	28,05	87,04
<i>Orthopristis ruber</i>	PINV	0,27±0,06	0,61	17,34	0,17±0,07	0,43	12,5	0,06±0,06	0,07	1,86
Holocentridae										
<i>Holocentrus adscensionis</i>	PINV	0,01±0,01	0,02	0,67	0,3±0,12	0,75	18,75	0,8±0,16	0,96	51,86
Kyphosidae										
<i>Kyphosus spp.</i>	HERA							0,39±0,29	0,47	9,26
Labridae										
<i>Bodianus pulchellus</i>	PINV							0,02±0,02	0,03	1,86
<i>Halichoeres poeyi</i>	PINV	0,01±0,01	0,02	0,67	0,15±0,06	0,38	12,5	1,67±0,21	2,01	77,78
<i>Halichoeres brasiliensis</i>	PINV							0,15±0,08	0,18	9,26
<i>Sparisoma tuiupiranga</i>	HERA				0,13±0,13	0,32	2,09	0,23±0,14	0,27	9,26
<i>Sparisoma atomarium</i>	HERA							0,02±0,02	0,03	1,86
<i>Cryptotomus roseus</i>	HERA							0,12±0,06	0,14	9,26

Família/Espécie	Grupo trófico	1 – 4,5 Km			8 – 9,2 Km			11,2 – 13,1 Km		
		Abundância	%	FO	Abundância	%	FO	Abundância	%	FO
<i>Sparisoma frondosum</i>	HERA				0,15±0,06	0,38	12,5	1,95±0,44	2,34	59,26
<i>Sparisoma axillare</i>	HERA	0,03±0,02	0,07	1,34				0,41±0,14	0,49	22,23
<i>Sparisoma radians</i>	HERA				0,03±0,03	0,06	2,09	0,25±0,08	0,29	18,52
<i>Sparisoma amplum</i>	HERA							0,06±0,04	0,07	5,56
<i>Scarus zelindae</i>	HERA							0,15±0,07	0,18	11,12
Labrisomidae										
<i>Labrisomus nuchipinnis</i>	PINV	0,02±0,01	0,04	1,34	0,03±0,03	0,06	2,09	0,23±0,07	0,27	18,52
<i>Labrisomus cricota</i>	PINV	0,01±0,01	0,02	0,67	0,05±0,03	0,11	4,17	0,13±0,06	0,16	11,12
<i>Malacoctenus delalandii</i>	PINV	0,61±0,11	1,37	32	0,21±0,09	0,54	14,59	0,86±0,17	1,03	48,15
<i>Paraclinus spectator</i>	PINV	0,01±0,01	0,02	0,67						
<i>Starksia brasiliensis</i>	-							0,02±0,02	0,03	1,86
Lutjanidae										
<i>Lutjanus synagris</i>	CARN	0,04±0,02	0,08	3,34						
<i>Ocyurus chrysurus</i>	CARN							0,02±0,02	0,03	1,86
Monacanthidae										
<i>Cantherhines macrocerus</i>	ONIV				0,05±0,03	0,11	4,17			
<i>Cantherhines pullus</i>	ONIV							0,06±0,04	0,07	5,56
<i>Stephanolepis hispidus</i>	ONIV	0,18±0,04	0,41	16	0,11±0,06	0,27	8,34	0,02±0,02	0,03	1,86
Mugilidae										
<i>Mugil curema</i>	PLAN	0,4±0,21	0,91	3,34	0,63±0,63	1,6	2,09			
Mullidae										
<i>Pseudupeneus maculatus</i>	PINV	0,01±0,01	0,02	0,67	0,07±0,04	0,16	6,25	0,08±0,04	0,09	7,41
Muraenidae										
<i>Gymnothorax ocellatus</i>	CARN							0,04±0,03	0,05	3,71
Myliobatidae										
<i>Aetobatus narinari</i>	CARN							0,02±0,02	0,03	1,86
Ostraciidae										
<i>Acanthostracion polygonius</i>	ONIV				0,05±0,03	0,11	4,17	0,02±0,02	0,03	1,86

Família/Espécie	Grupo trófico	1 – 4,5 Km			8 – 9,2 Km			11,2 – 13,1 Km		
		Abundância	%	FO	Abundância	%	FO	Abundância	%	FO
Pempheridae										
<i>Pempheris schomburgkii</i>	PLAN	0,01±0,01	0,02	0,67	0,07±0,04	0,16	6,25	4±2,22	4,81	14,82
Pomacanthidae										
<i>Pomacanthus paru</i>	ONIV	0,01±0,01	0,02	0,67	0,19±0,07	0,48	16,67	0,58±0,11	0,69	40,75
Pomacentridae										
<i>Abudefduf saxatilis</i>	ONIV	5,07±0,81	11,43	66,67	19,23±2,48	49,18	100	35,69±5,33	42,86	94,45
<i>Chromis multilineata</i>	PLAN				0,05±0,03	0,11	4,17	0,21±0,09	0,25	12,97
<i>Stegastes fuscus</i>	HETE	0,34±0,07	0,77	22,67	3,07±0,34	7,84	89,59	1,49±0,23	1,78	70,38
<i>Stegastes pictus</i>	HETE				0,03±0,03	0,06	2,09	0,02±0,02	0,03	1,86
<i>Stegastes variabilis</i>	HETE	0,04±0,02	0,1	4				0,17±0,07	0,21	12,97
Priacanthidae										
<i>Heteropriacanthus cruentatus</i>	PINV	0,02±0,02	0,05	1,34	1,05±1,05	2,67	2,09			
Sciaenidae										
<i>Odontoscion dentex</i>	CARN	0,02±0,01	0,04	1,34	0,07±0,04	0,16	6,25	0,6±0,44	0,72	9,26
<i>Pareques acuminatus</i>	PINV	0,05±0,02	0,11	4	0,03±0,03	0,06	2,09	0,34±0,08	0,41	27,78
Scorpaenidae										
<i>Scorpaena plumieri</i>	CARN	0,03±0,02	0,07	2,67	0,11±0,05	0,27	10,42	0,04±0,03	0,05	3,71
Serranidae										
<i>Epinephelus marginatus</i>	CARN	0,01±0,01	0,02	0,67	0,25±0,09	0,64	18,75	0,32±0,09	0,38	22,23
<i>Mycteroperca acutirostris</i>	CARN	0,36±0,06	0,8	28,67	0,53±0,12	1,34	35,42	0,56±0,1	0,67	44,45
<i>Mycteroperca microlepis</i>	CARN	0,02±0,01	0,04	1,34						
<i>Mycteroperca bonaci</i>	CARN	0,01±0,01	0,02	0,67	0,05±0,03	0,11	4,17	0,04±0,03	0,05	3,71
<i>Mycteroperca interstitialis</i>	CARN	0,01±0,01	0,02	0,67						
<i>Serranus flaviventris</i>	PINV	1,71±0,22	3,85	60,67	0,17±0,07	0,43	12,5			
<i>Serranus baldwini</i>	PINV							0,12±0,07	0,14	7,41
Sparidae										
<i>Archosargus rhomboidalis</i>	ONIV	0,06±0,04	0,13	2,67						
<i>Calamus penna</i>	ONIV							0,02±0,02	0,03	1,86

Família/Espécie	Grupo trófico	1 – 4,5 Km		8 – 9,2 Km	11,2 – 13,1 Km					
		Abundância	%	FO	Abundância	%	FO	Abundância	%	FO
<i>Diplodus argenteus</i>	ONIV	1,07±0,32	2,41	23,34	0,55±0,19	1,39	25	2,73±0,92	3,27	51,86
Tetraodontidae										
<i>Canthigaster figueiredoi</i>	PINS				0,03±0,03	0,06	2,09	0,1±0,04	0,12	9,26
<i>Sphoeroides spengleri</i>	PINV	0,08±0,03	0,17	6	0,13±0,05	0,32	12,5	0,06±0,05	0,07	3,71
<i>Sphoeroides testudineus</i>	ONIV	0,1±0,04	0,22	7,34				0,02±0,02	0,03	1,86
<i>Sphoeroides greeleyi</i>	PINV	0,7±0,1	1,58	40	0,05±0,03	0,11	4,17			

3.4. Relações entre as covariáveis e as variáveis respostas univariadas

A análise da PERMANOVA revelou que a distância da foz do rio, a altura do substrato e o número de refúgios tiveram influências significativas na riqueza de espécies (Tabela I-3). A distância da foz do rio explicou a maior percentagem do componente de variação (ECV = 35,9%), enquanto refúgios e altura do substrato explicaram 14,2% e 10,7%, respectivamente (Tabela I-3). O período de amostragem foi significativo e explicou 18,5%. A cobertura bêntica (PCO1) foi removida da análise (valor de $P > 0,25$ e ECV < 5%).

A distância da foz do rio e a altura do substrato tiveram um efeito significativo no número de indivíduos observados. O período entre as duas amostragens também foi significativo e explicou a maior percentagem do componente de variação (20,1%) seguido da altura do substrato (17,4%) e da distância (12,4%) (Tabela I-3). Para a biomassa, a distância e os períodos entre as duas amostragens foram significativos. A maior parte da variabilidade na estimativa da biomassa foi atribuída à distância (38,2%), enquanto o período explicou 21,1%. A diversidade dos grupos tróficos foi influenciada pela distância da foz do rio, altura do substrato e cobertura bêntica (PCO1). A distância explicou a maior percentagem do componente de variação (31,4%) seguido da cobertura bêntica (19,2%) e da altura do substrato (13,2%) (Tabela I-3).

Tabela I-3. Resultados da PERMANOVA baseados na medida distância Euclidiana para a. riqueza de espécies, b. abundância, c. biomassa e d. diversidade dos grupos tróficos.

<i>a. Riqueza de espécies</i>						<i>b. Abundância</i>					
Font. Var.	gl	MS	ECV	F	P	Font. Var.	gl	MS	ECV	F	P
Distância	1	4,49	35,9	172,07	***	Distância	1	18,98	12,4	13,27	***
Refúgios	1	0,69	14,2	26,49	***	Refúgios	1	4,14	5,0	2,89	ns
Alt.subs.	1	0,16	10,7	6,23	**	Alt.subs.	1	13,54	17,4	9,46	***
Distância*Alt. subst.	1	0,11	5,5	4,21	ns	Cob. bêntica	1	4,82	10,9	3,36	ns
Período	1	0,62	18,5	23,69	***	Distância*Alt.subst.	1	3,38	4,6	2,36	ns
Resíduos	26	0,03				Exp. às ondas	1	3,42	10,1	2,39	ns
Total	31					Período	1	24,35	20,1	17,20	***
						Resíduos	26	1,43			
						Total	31				

<i>c. Biomassa</i>						<i>d. Diversidade de grupos tróficos</i>					
Font. Var.	gl	MS	ECV	F	P	Font. Var.	gl	MS	ECV	F	P
Distância	1	10,04	38,2	123,9	***	Distância	1	2,27	31,4	394,29	***
Alt.subs.	1	0,21	4,6	2,64	ns	Refúgios	1	0,03	3,2	5,02	ns
Cob. bêntica	1	0,26	10,2	3,26	ns	Alt. subs.	1	0,14	13,2	24,98	***
Exp. à ondas	1	0,14	6,1	1,76	ns	Cob. bêntica	1	0,22	19,2	37,64	***
Período	1	1,70	21,8	21,03	***	Distância*Alt. subst.	1	0,06	5,2	9,75	*
Resíduos	26	0,08				Distância*Refúgios	1	0,03	5,5	4,43	*
Total	31					Cob. bêntica*Alt. subst.	1	0,03	5,4	5,52	*
						Exposição	1	0,03	7,8	4,81	ns
						Resíduos	23	0,01			
						Total	31				

(df = graus de liberdade; MS = média da soma dos quadrados, ECV = percentagem estimada dos componentes de variação, *= $p < 0,05$; **= $p < 0,01$, ***= $p < 0,001$).

Regressões simples foram realizadas para investigar as relações entre as covariáveis significativas de acordo com PERMANOVA e os parâmetros da assembleia (Figura I-4). A proximidade da foz do rio correspondeu com um forte declínio na riqueza de espécies ($r = 0,74$, $P < 0,0001$), na biomassa ($r = 0,84$, $P < 0,0001$), na diversidade de grupos tróficos ($r = 0,87$, $p < 0,0001$) e um fraco declínio na abundância de peixes ($r = 0,3547$, $P < 0,001$) (Figura I-4). Para as medidas de complexidade topográfica, a altura do substrato foi positivamente correlacionada com a riqueza de espécies e com a diversidade de grupos tróficos ($r = 0,6345$, $P < 0,0001$), e uma relação positiva fraca com a abundância de peixes ($r = 0,2038$, $P < 0,05$). As relações entre o número de refúgios e a riqueza de espécies foram negativas ($r = -0,2085$, $P < 0,05$). A cobertura bêntica (PCO1) teve um efeito negativo sobre a diversidade de grupos tróficos ($r = -0,7835$, $P < 0,0001$) (Figura I-4).

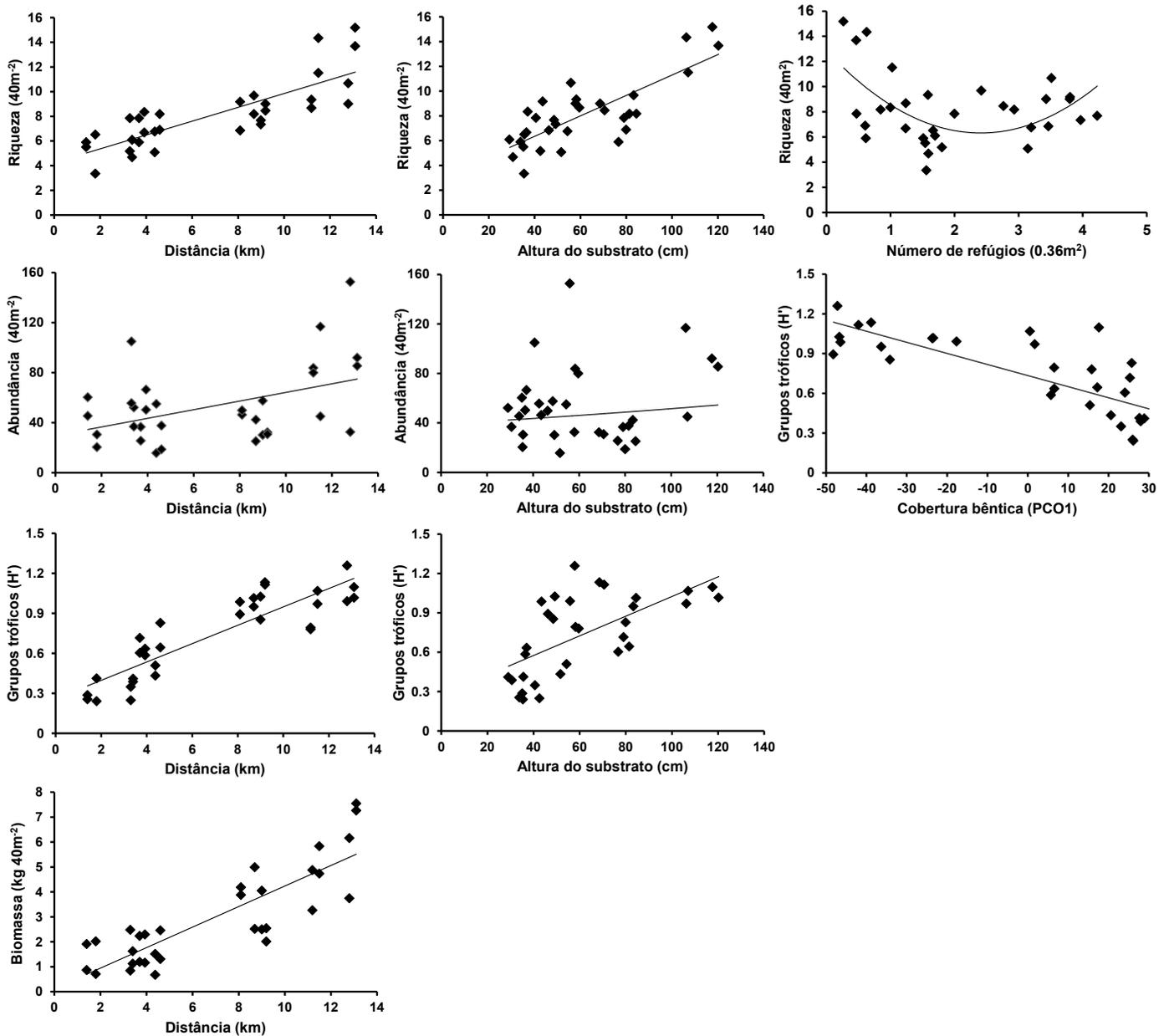


Figura I-4. Diagrama de dispersão das covariáveis que tiveram um efeito significativo sobre a riqueza de espécies, abundância, biomassa e diversidade de grupos tróficos de acordo com PERMANOVA.

3.5. Relações entre as covariáveis e a assembleia de peixes

Os resultados da PERMANOVA demonstraram que as diferenças da estrutura da assembleia de peixes ocorreram principalmente devido ao gradiente de distância da foz do rio, que explicou a maior percentagem do componente de variação (22,6%), seguido pela exposição às ondas (9,9%), cobertura bêntica (8,0%), a interação entre a distância e a altura do substrato (7,9%), número de refúgios (7,8%) e altura do substrato (7,3%).

Foi detectado um efeito do período de amostragem (dois verões) que explicou 7,3% do componente de variação (Tabela I-4).

Tabela I-4. Resultados da PERMANOVA testando as diferenças na estrutura da assembleia de peixes em resposta à distância da foz do rio, altura do substrato, número de refúgios, cobertura bêntica (covariáveis) e exposição às ondas, período entre as amostragens (fatores fixos) e interações.

Fonte de Variação	gl	SS	MS	ECV	Pseudo-F	P
Distância	1	24215	24215	22,6	38,989	***
Refúgios	1	3330,7	3330,7	7,8	5,363	***
Alt,subs,	1	1472,9	1472,9	7,3	2,3717	***
Cob, bêntica	1	1350,2	1350,2	8,0	2,174	**
Distância*Refúgios	1	1003,8	1003,8	4,2	1,6163	ns
Distância*Alt, subst,	1	1967,9	1967,9	7,9	3,1687	***
Alt,subs,* Refúgios	1	991,03	991,03	4,8	1,5957	ns
Exposição	1	1179,9	1179,9	9,9	1,8999	*
Período	1	1843,4	1843,4	7,3	2,9682	***
Resíduos	22	13663	621,06			
Total	31	51018				

(df = graus de liberdade; MS = média da soma dos quadrados, ECV = percentagem estimada dos componentes de variação, * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

A dbRDA (Análise de redundância baseada em distância) indicou fortes relações entre a assembleia de peixes e as covariáveis (Figura I-5). O primeiro eixo do dbRDA explicou 38,9% da variação total na assembleia de peixes e distinguiu locais distantes da foz do rio, com maior altura do substrato e menor dominância de um grupo bentônico específico (valores intermediários do PCO1) dos locais próximos da foz do rio, com coberturas maiores de MAE e intermediárias de algas frondosas (maiores PCO1). O segundo eixo do dbRDA explicou 7,9% da variação da assembleia e discriminou locais de distância intermediária da foz do rio, dominados por zoantídeos e com maior número de refúgios dos locais distantes da foz do rio dominados por MAE (maiores PCO1) (Figura I-5).

Um maior número de espécies e grupos tróficos foram negativamente correlacionados com o eixo 1, indicando que foram positivamente associadas com a distância da foz do rio e com a altura do substrato ($r > 0,4$). Estas espécies foram: os predadores de invertebrados sésseis *Chaetodon striatus* e *Canthigaster figueiredoi*; os predadores de invertebrados vágéis *Halichoeres poeyi*, *Holocentrus adscensionis* e *Haemulon aurolineatum*; os onívoros *Abudefduf saxatilis*, *Pomacanthus paru* e *Parablennius marmoratus*; os herbívoros raspadores *Sparisoma frondosum* e *Acanthurus chirurgus*; os herbívoros territorialistas *Stegastes fuscus*; os planctívoros *Chromis multilineata*; e o carnívoro *Epinephelus marginatus*. Os predadores de invertebrados vágéis *Labrisomus nuchipinnis*, *Pareques acuminatus* e *Malacoctenus delalandii*; os herbívoros territorialistas *Segastes variabilis*; e os herbívoros raspadores *Sparisoma axillare* e *Sparisoma frondosum* foram negativamente correlacionados com o eixo 2, indicando que foram positivamente associados com a distância da foz do rio e com os

maiores valores do PCO1 (cobertura bêmica). Os predadores de invertebrados vâgeis *Haemulon steindachneri*, *Serranus flaviventris* e *Sphoeroides greeleyi* foram positivamente correlacionados com o eixo 1, indicando que foram associados a áreas prximas da foz do rio e com valores positivos do PCO1. Correlações positivas entre o herbívoro territorialista *Stegastes fuscus*, o onívoro *Coryphopterus glaucofraenum*, o predador de invertebrados vâgeis *Emblemariopsis signifer* e o herbívoro *Scartella cristata* com o eixo 2 indicaram que estas espécies foram associadas com o maior número de refúgios, em locais dominados por zoantídeos.

Os locais foram então reunidos em 3 grupos baseados em sua distribuição ao longo dos primeiros dois eixos do dbRDA, para as análises subsequentes (itens 3.6 e 3.7). O primeiro grupo (n = 8 locais) incluiu os locais entre 1,4 e 4,6 km da foz do rio, o segundo (n = 4 locais) incluiu os locais entre 8,1 e 9,2 km da foz do rio e o terceiro (n = 4 locais) incluiu os recifes entre 11,2 e 13 km da foz do rio.

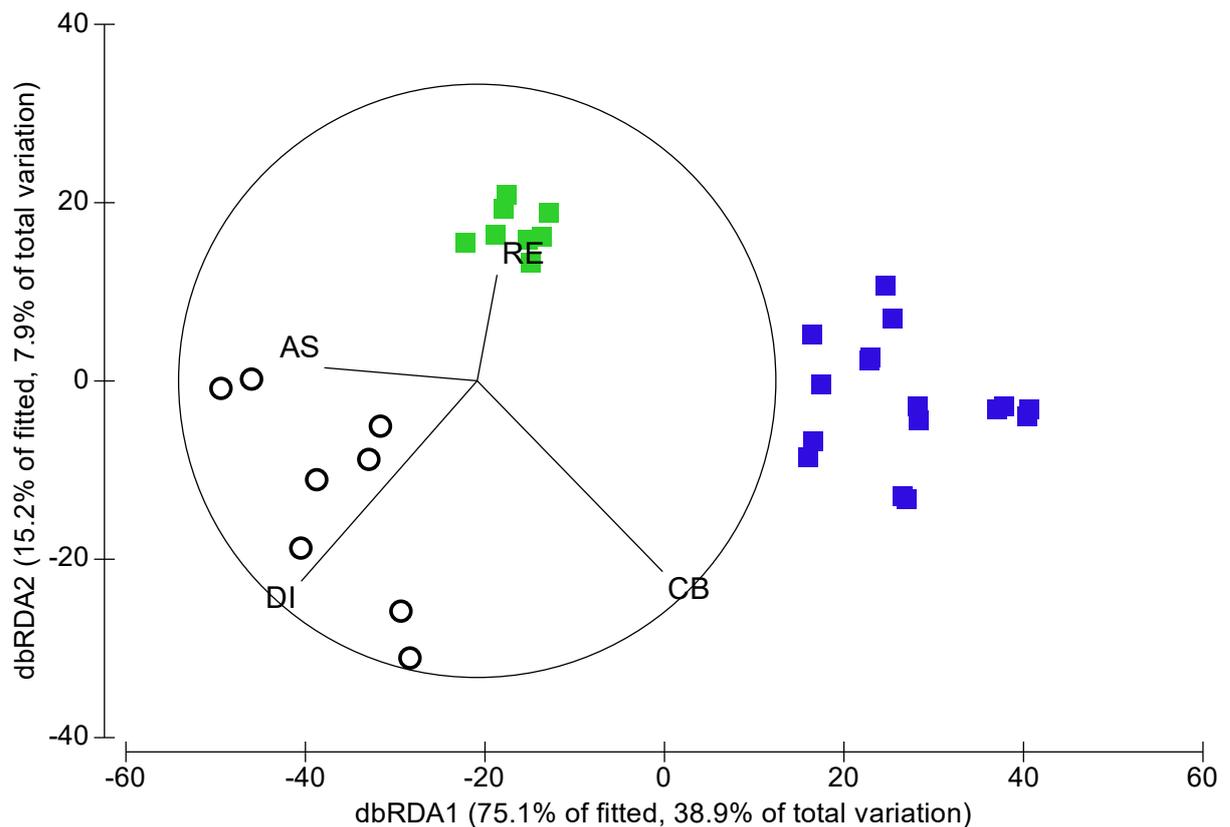


Figura I-5. Diagrama dos dois primeiros eixos da dbRDA (Análise de redundância baseada em distância) demonstrando a distribuição dos locais em três grupos, que correspondem os locais com distância da foz do rio entre 1,4 e 4,6 km (quadrados azuis), 8,1 e 9,2 km (quadrados verdes) e 11,2 e 13 km (círculos). As covariáveis são: distância da foz do rio (DI), altura do substrato (AS), número de refúgios (RE) e o primeiro eixo do PCO1 dos dados de cobertura bêmica (CB). Os maiores valores de CB representam recifes dominados por MAE enquanto os valores mais baixos representam recifes dominados por zoantídeos.

3.6. Padrões da distribuição dos grupos tróficos

Diferenças marcantes foram observadas para os grupos tróficos carnívoros, onívoros, predadores de invertebrados sésseis e herbívoros raspadores, todos aumentando em abundância à medida que a distância aumenta (Tabela I-5; Figura I-6).

Os herbívoros territorialistas foram mais abundantes em distâncias intermediárias da foz do rio (8,1 e 9,2 km) e a abundância de predadores de invertebrados vágeis foi maior em locais próximos da foz do rio (1,4 e 4,6 km), decresceram nos locais de distância intermediária, e aumentaram novamente nos locais mais distantes da foz do rio (11,2 e 13 km). Os planctívoros foram raramente observados nos locais próximos e intermediários quanto à distância da foz do rio e atingiram as maiores abundâncias nos locais mais distantes da foz (Tabela I-5; Figura I-6). Os carnívoros e herbívoros raspadores foram mais abundantes nos locais expostos à ação das ondas, enquanto os onívoros, herbívoros territorialistas e planctívoros foram mais abundantes nas áreas abrigadas. Diferenças na abundância para todos os grupos tróficos avaliados foram observadas entre os dois períodos de amostragem.

Tabela I-5. Resultados da PERMANOVA para os grupos tróficos considerando os três grupos definidas de acordo com o dbrDA. Font. Var., Fonte de Variação.

Grupo Trófico	Font. Var.	gl	Carnívoros			Onívoros			Pred. invert. vágeis			Pred. invert. sésseis		
			MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Grupos	2	2	18,8	6,8	***	24410	55,4	***	9700,6	9,5	***	19,5	30,5	***
Exposição	1	1	11,8	4,3	*	5057,2	11,5	***	619,8	0,6	ns	1,1	1,7	ns
Período	1	1	16,8	6,1	***	3230,6	7,3	*	8407,8	8,3	***	10,1	15,7	***
Gr*Ex	2	2	2,1	0,7	ns	1452,1	3,3	ns	2507,2	2,5	ns	0,2	0,3	ns
Gr*Per	2	2	8,9	3,3	*	461,8	1,0	ns	1426,2	1,4	ns	0,5	0,8	ns
Ex*Per	1	1	8,1	2,9	ns	1495,4	3,4	ns	3890,9	3,8	ns	0,9	1,3	ns
Gr*Ex*Per	2	2	0,4	0,1	ns	1847,9	4,2	*	424,4	0,4	ns	0,4	0,6	ns
Resíduos	240	240	2,7			440,2			1017			0,6		
Total		251												

Grupo Trófico	Font. Var.	gl	Herbívoros raspadores			Herbívoros territorialistas			Planctívoros		
			MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Grupos	2	2	343,8	69,8	***	154,9	96,9	***	438,1	8,9	***
Exposição	1	1	149,8	30,4	***	55,0	34,4	***	267,7	5,5	*
Período	1	1	36,8	7,5	*	22,5	14,0	***	392,5	8,0	***
Gr*Ex	2	2	77,6	15,7	***	33,0	20,6	***	257,8	5,3	***
Gr*Per	2	2	17,1	3,5	*	12,4	7,8	***	376,1	7,7	***
Ex*Per	1	1	18,0	3,6	ns	26,6	16,6	***	293,6	6,0	*
Gr*Ex*Per	2	2	8,8	1,9	ns	9,9	6,2	***	287,6	5,9	***
Resíduos	240	240	4,9			1,6			48,8		
Total		251									

(gl = graus de liberdade; MS = média da soma dos quadrados, F = pseudo-F, * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$).

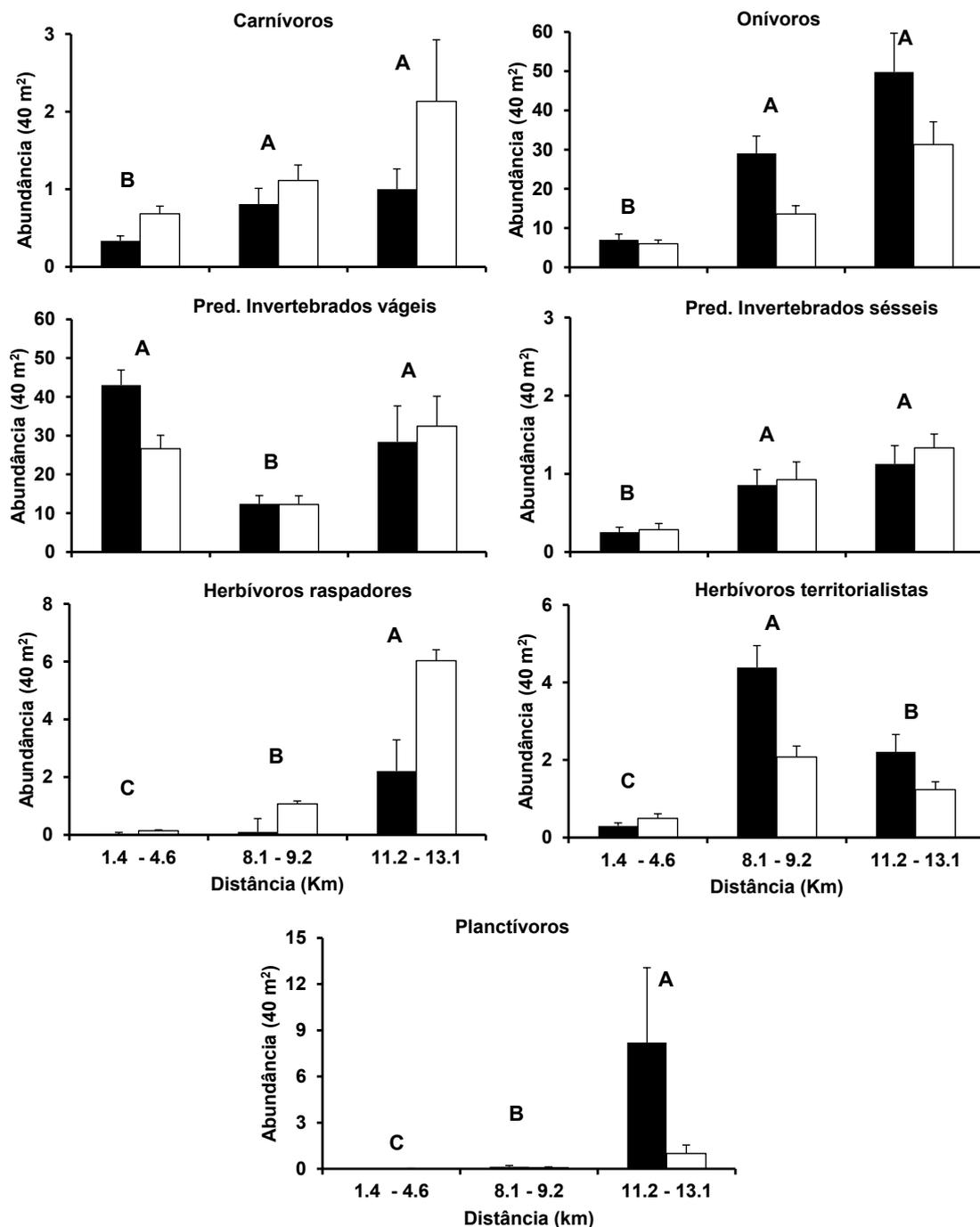


Figura I-6. Média da densidade (indivíduos por $40\text{ m}^2 \pm \text{EP}$) dos grupos tróficos nos três grupos definidos de acordo com o dbrDA. Colunas pretas e brancas representam as áreas abrigadas e expostas a ação das ondas, respectivamente. Letras maiúsculas indicam os resultados das comparações par a par da PERMANOVA para os três grupos de distância. Comparações par a par para a exposição às ondas: Carnívoros = expostas > abrigadas ($p < 0,05$); Onívoros = abrigadas > expostas ($p < 0,001$); predadores de invertebrados móveis = ns; predadores de invertebrados sésseis = ns; Herbívoros raspadores = expostas > abrigadas ($p < 0,001$); Herbívoros territorialistas = abrigadas > expostas ($p < 0,001$); e Planctívoros = abrigadas > expostas ($p < 0,05$).

3.7. Padrões de distribuição de espécies selecionadas

As abundâncias de várias espécies foram diferentes entre os três grupos de distância da foz do rio e em menor extensão entre as áreas abrigadas e expostas à ação das ondas (Tabela I-6; Figura I-7). Por exemplo, a abundância de *A. saxatilis*, *H. adscensionis*, *C. striatus*, *H. poeyi*, *S. frondosum* e *C. multilineata* decresceu com a proximidade da foz do rio, enquanto *H. steidachneri*, *S. flaviventris* e *S. greeleyi* tiveram um padrão oposto. *Stegastes fuscus* foi mais abundante em distâncias intermediárias da foz do rio, enquanto nesta área *M. delalandii* apresentou as menores abundâncias. *Abudefduf saxatilis* e *S. fuscus* foram mais abundantes nos locais abrigados, enquanto *H. adscensionis*, *M. delalandii*, *S. frondosum* e *C. multilineata* foram mais abundantes nos locais expostos. Diferenças na abundância de *A. saxatilis*, *H. steidachneri*, *C. striatus*, *H. poeyi*, *S. frondosum*, *S. fuscus* e *M. delalandii* foram observadas entre os dois períodos analisados.

Tabela I-6. Resultados da PERMANOVA para espécies selecionadas considerando os três grupos definidos de acordo com o dbRDA. Font. Var., Fonte de Variação.

Espécies	Font. Var.	gl	<i>Abudefduf saxatilis</i>			<i>Holocentrus adscensionis</i>			<i>Haemulon steindachneri</i>			<i>Haemulon aurolineatum</i>		
			MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Grupos	2		2154	54,9	***	11,2	30,8	***	9070,4	33,32	***	6085,2	10,2	***
Exposição	1		6451	16,4	***	5,4	14,8	***	790,97	2,90	ns	370,72	0,6	ns
Período	1		2200,5	5,6	*	0,01	<0,1	ns	1396,5	5,13	*	1516,9	2,5	ns
Gr*Ex	2		1755,6	4,4	*	4,5	12,3	***	482,3	1,77	ns	132,75	0,2	ns
Gr*Per	2		233,9	0,6	ns	2,3	<0,1	***	593,24	2,17	ns	1738	2,9	ns
Ex*Per	1		1155,1	2,9	ns	<0,1	<0,1	ns	53,33	0,19	ns	1201,7	2,0	ns
Gr*Ex*Per	2		1291,6	3,3	*	<0,1	<0,1	ns	14,71	0,05	ns	626,6	1,0	ns
Resíduos	240		392,32			0,4			272,21			595,7		
Total		251												

Espécies	Font. Var.	gl	<i>Serranus flaviventris</i>			<i>Chaetodon striatus</i>			<i>Sphoeroides greeleyi</i>			<i>Halichoeres poeyi</i>		
			MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Grupos	2		79,1	17,9	***	16,5	26,6	***	13,5	17,5	***	52,3	112,1	***
Exposição	1		0,03	0,1	ns	0,5	0,9	ns	0,8	1,0	ns	1,1	2,3	ns
Período	1		0,5	0,1	ns	9,5	15,4	***	1,4	1,8	ns	4,7	10,2	***
Gr*Ex	2		0,9	0,2	ns	<0,1	<0,1	ns	0,5	0,6	ns	0,3	0,7	ns
Gr*Per	2		2,8	0,6	ns	0,5	0,8	ns	2,1	2,8	ns	4,3	9,2	***
Ex*Per	1		1,0	0,2	ns	0,7	1,1	ns	0,1	0,1	ns	1,1	2,4	ns
Gr*Ex*Per	2		0,3	0,1	ns	0,3	0,5	ns	0,2	0,2	ns	1,3	2,7	ns
Resíduos	240		4,4			0,6			0,8			0,5		
Total		251												

Espécies	Font. Var.	gl	<i>Sparisoma frondosum</i>			<i>Stegastes fuscus</i>			<i>Chromis multilineata</i>			<i>Malacoctenus delalandii</i>		
			MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Grupos	2		74,4	36,3	***	154,8	105,0	***	0,62	6,6	***	6,5	5,6	***
Exposição	1		24,6	11,9	***	63,2	42,9	***	0,65	6,9	***	8,9	7,6	***
Período	1		9,3	4,5	*	24,2	16,4	***	<0,1	<0,1	ns	8,4	7,3	***
Gr*Ex	2		18,8	9,2	***	34,3	23,2	***	0,67	7,1	***	3,8	3,2	*
Gr*Per	2		5,2	2,5	ns	11,8	8,05	***	<0,1	<0,1	ns	3,2	2,8	*
Ex*Per	1		5,2	2,5	ns	29,3	19,9	***	<0,1	0,6	ns	0,1	0,1	ns
Gr*Ex*Per	2		2,9	1,4	ns	11,4	7,7	***	<0,1	0,3	ns	3,6	3,1	ns
Resíduos	240		2,0			1,5			0,1			1,1		
Total		251												

(gl = graus de liberdade; MS = média da soma dos quadrados, F = pseudo-F, * = p < 0,05; ** = p < 0,01, *** = p < 0,001).

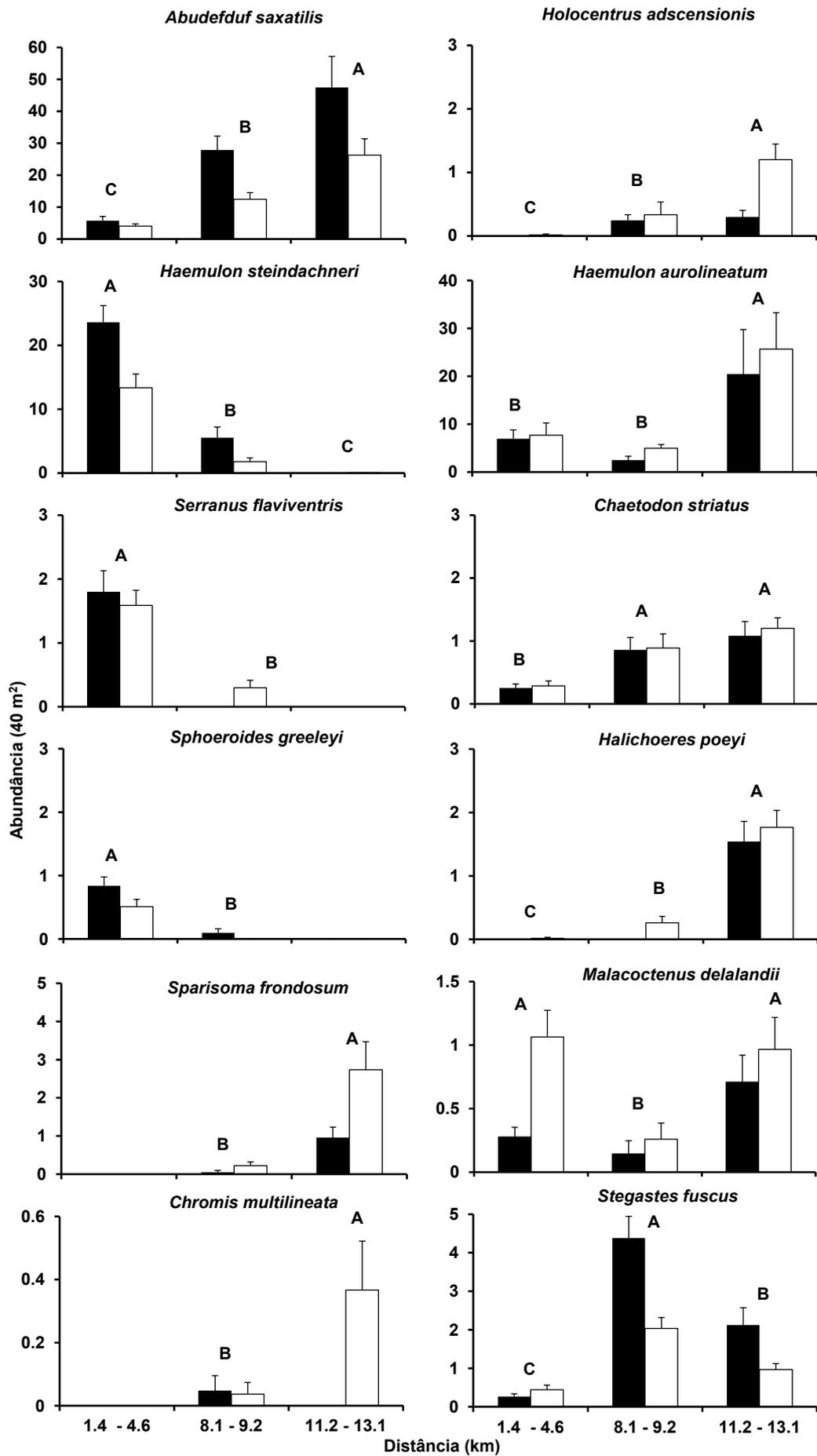


Figura I-7. Média da densidade (indivíduos por 40 m² ± EP) para espécies selecionadas entre os três grupos definidos de acordo com o dbRDA. Colunas pretas e brancas representam as áreas abrigadas e expostas a ação das ondas, respectivamente. Letras maiúsculas indicam os resultados das comparações par a par da PERMANOVA entre os três grupos de distância. Comparações par a par para a exposição às ondas: *Abudefduf saxatilis* = abrigadas > expostas (p < 0.001); *Holocentrus adscensionis* = expostas > abrigadas; *Malacoctenus delalandii* = expostas > abrigadas; *Sparisoma frondosum* = expostas > abrigadas; *Chromis multilineata* = expostas > abrigadas; *Stegastes fuscus* = abrigadas > expostas.

4. DISCUSSÃO

A presença de várias ilhas ao longo de um gradiente de condições oceanográficas fornece uma boa oportunidade para investigar a importância de variáveis que atuam em uma escala local (biológicas e estruturais) e variáveis que atuam em maior escala (distância da foz do rio e exposição às ondas) para as assembleias de peixes recifais. Os resultados do presente estudo demonstram que a distância da foz do rio desempenha um papel principal nos padrões espaciais de todas as variáveis respostas analisadas. A riqueza de espécies (percentagem estimada dos componentes de variação, ECV = 35,9%), biomassa (ECV = 38,2%) e diversidade dos grupos tróficos (ECV = 31,4%) foram influenciadas mais fortemente pela distância, enquanto seu efeito para a abundância (12,4%) foi menor. Diferenças entre recifes próximos e distantes da foz do rio atingiram um máximo de até 4,5x para a riqueza, 11x para a biomassa e 10x para a abundância. Recifes rochosos localizados próximos a foz do rio foram caracterizados por elevada cobertura de MAE e baixa complexidade estrutural. Em tais áreas, as espécies mais abundantes foram *H. steindachneri*, *S. flaviventris* e *S. greeleyi*, as quais são típicas de locais mais próximos da costa com menores visibilidades e maior influência terrígena através dos recifes rochosos (GIBRAN & MOURA, 2012). Afastando-se da foz do rio, a cobertura de zoantídeos predominou assim como o número de refúgios. Nestes recifes de distância intermediária da foz, as espécies crípticas como *S. fuscus*, *Coryphopterus* spp., *E. signifer* e *S. cristata* foram as mais características. Os locais mais distantes da foz foram caracterizados por elevada cobertura de MAE e algas frondosas, e maior altura do substrato. Espécies que tanto dependem de fontes alimentares da base da cadeia alimentar como herbívoros (*S. frondosum*), e planctívoros (*C. multilineata*), quanto os predadores de invertebrados vágéis como *H. poeyi* e *H. adscensionis* foram espécies características destes locais.

Variações espaciais em comunidades recifais próximas à costa têm sido detectadas como um gradiente de decréscimo das descargas terrestres à medida que a distância do rio aumenta (MALLELA *et al.*, 2007). Os processos específicos envolvidos com a influência do rio, que afetam as variáveis de peixes, não podem ser identificados a partir deste estudo. As medições de salinidade de fundo não apresentaram diferenças significativas entre os grupos de locais e um fraco gradiente de turbidez foi detectado. A limitação da realização dos censos visuais a ocasiões de boa visibilidade da água podem estar relacionadas à baixa variação registrada para estes parâmetros. Entretanto, quando dados físicos não estão disponíveis, medidas simples de distância podem servir como substitutos razoáveis de processos físicos oceanográficos (KARNAUSKAS *et al.*,

2012), com o uso da distância de um recife para o próximo estuário podendo ser utilizado como um considerar a influência da intensidade de sedimentação nas assembleias (BEGER & POSSINGHAM, 2008).

Possíveis mecanismos relacionados com a correlação positiva entre a riqueza e a distância do rio incluem a redução da qualidade do habitat para assentamento, inibição da herbivoria pelo depósito dos sedimentos, e efeitos da baixa visibilidade na alimentação de planctívoros (BELLWOOD & FULTON, 2008; WENGER *et al.*, 2011, 2012) com a proximidade da foz. O aumento das descargas de sedimentos é associado com o declínio na abundância e riqueza de peixes recifais devido ao efeito indireto da perda do habitat (AIROLDI *et al.*, 2008). Podem acarretar mudanças dramáticas nas características dos bentos, como consequência do aterramento do substrato consolidado resultando na perda de habitat disponível para assentamento (SCHIEL *et al.*, 2006). A biomassa no presente estudo parece ser influenciada mais fortemente pelo gradiente de distância do rio, que foi a única covariável com efeito significativo. Os locais mais próximos da foz foram dominados por espécies de pequeno porte e baixo valor comercial, enquanto além da maior abundância, nos recifes mais distantes ocorreram espécies maiores, como os herbívoros raspadores e carnívoros. O forte efeito da distância sobre estas variáveis pode tanto ser atribuído a fatores físicos relacionados a distância quanto a inter-relação de gradientes oceanográficos e de variáveis estruturais.

Importantes diferenças na composição de espécies de grupos específicos através do gradiente de distância podem ser relacionadas a diferentes níveis de influência do rio e consequente sedimentação. A presença e abundância de peixes herbívoros tais como, *Sparisoma frondosum*, *Acanthurus chirurgus* e *Kyphosus* sp foi maior em recifes distantes da foz do rio (8 a 13 km - média da abundância de todos os peixes herbívoros em todos os locais = $5,76 \pm 0,68$ indivíduos por 40m^2) comparados com os recifes próximos (1,4 a 4,6 km - média da abundância para todos os locais = $0,45 \pm 0,08$ indivíduos por 40m^2). Diversos estudos reportaram uma redução no número de herbívoros e na pressão de herbivoria em áreas com elevada sedimentação (LETOURNEUR *et al.*, 1998; AIROLDI, 2003; BELLWOOD & FULTON, 2008; GOATLEY & BELLWOOD, 2012). Experimentos demonstram um aumento na taxa de forrageamento de herbívoros quando depósitos de sedimentos foram removidos (BELLWOOD & FULTON, 2008). Nossos resultados sugerem que a disponibilidade de alimento por si só não é o motivo para o aumento na abundância de herbívoros com a distância, uma vez que o MAE também foi a cobertura bêntica dominante (média % cobertura $> 72,71 \pm 2,5$ EP) nos recifes mais próximos da foz do rio ($< 3,3$ km da foz do rio). MAE foi considerada o item alimentar preferencial de muitas espécies de herbívoros raspadores na costa brasileira (BONALDO *et al.*, 2006; FRANCINI-FILHO *et al.*, 2009). BONALDO & BELLWOOD (2010) sugeriram que a relação negativa entre depósitos de sedimentos e taxa de herbivoria pode ser explicada pelo decréscimo no valor nutricional de MAE causados pelo elevado depósito de sedimentos. Entretanto, possíveis diferenças na composição das espécies do MAE de algas entre áreas próximas e distantes da influência do rio podem estar relacionadas com a distribuição dos peixes herbívoros observadas.

Mecanismos além da inibição da herbivoria podem estar envolvidos nos padrões espaciais detectados. O herbívoro territorialista *S. fuscus*, que ocorre em variáveis distâncias da costa e tipos de cobertura bêntica (FERREIRA *et al.*, 2004; MENDONÇA-NETO *et al.*, 2008; MEDEIROS *et al.*, 2010), apresentou baixa abundância em locais com menos de 5 km de distância da foz do rio. WENGER *et al.*

(2011) demonstraram experimentalmente que o aumento nas concentrações de sedimentos em suspensão pode afetar diretamente a escolha do local de assentamento por peixes Pomacentrídeos, que preferiram o coral vivo quando se assentando em águas claras, enquanto em condições de turbidez acima de 45 mg l⁻¹, nenhum habitat preferencial foi detectado. Espécies planctívoras (representados por *P. schomburgkii* e *C. multilineata*) também foram positivamente correlacionadas com a distância da foz do rio, padrão que pode ser ao menos parcialmente relacionado ao efeito da transparência da água. A visibilidade da água é considerada importante para peixes planctívoros que utilizam a visão para detectar seu alimento (MUSSI *et al.*, 2005; FLOETER *et al.*, 2007). Dessa maneira, mecanismos como seleção de habitats e a capacidade de detecção de presas podem estar envolvidos no uso diferenciado do gradiente por estas espécies.

Mudanças nas características do habitat relacionadas à distância geralmente incluem o aumento da profundidade e da complexidade topográfica. Um efeito significativo da interação entre a altura do substrato e a distância para a estrutura da assembleia de peixes indica que não é possível interpretar separadamente os efeitos destas covariáveis para a assembleia. A altura do substrato não aumentou regularmente com a distância, considerando que estas variáveis não foram colineares. Entretanto, diferenças na altura do substrato atingiram um máximo entre o local mais próximo (1,4 km, 34,55±0,93 cm) e o mais distante da foz do rio (13 km, 119±13,26 cm), os quais apresentaram as maiores diferenças na estrutura da assembleia, o que pode estar relacionado às interações significativas detectadas.

A altura do substrato explicou a maior percentagem do componente de variação da abundância de peixes (17,4%), e uma menor, mas significativa parte da variabilidade para a estrutura da assembleia (7,3%) e para a riqueza de espécies (10,7%). Estes resultados claramente indicam a importância da estrutura tridimensional do substrato para o aumento na abundância de peixes. Os mecanismos envolvidos no efeito da complexidade do habitat para a riqueza e abundância incluem um maior número de nichos devido ao aumento da disponibilidade de microhabitats, assim como uma maior produtividade e diversificação dos recursos para os peixes, tais como alimento, refúgio contra predação ou contra luz, e locais de descanso ou acasalamento (GARCÍA-CHARTON & PÉREZ RUZAFÁ, 2001). A importância das variáveis estruturais observada neste estudo está de acordo com estudos prévios que indicaram relações positivas entre o aumento da complexidade do habitat e o número de peixes (CHARBONNEL *et al.*, 2002; GRATWICKE & SPEIGHT, 2005; HUNTER & SAYER, 2009), e riqueza de espécies (FABI & FIORENTINI, 1994; CHARBONNEL *et al.*, 2002; GRATWICKE & SPEIGHT, 2005; HARBORNE *et al.*, 2011).

O número de refúgios, considerado aqui como o número de buracos e fendas por 0,36 m², foi de importância limitada para a riqueza de espécies, uma vez que locais com maior riqueza tiveram menor número de refúgios (0,83±0,14 e 0,37±0,09) e maior altura do substrato (106,67±11,6 e 119±13,26 cm). Grandes pedras são ideais para conferir estrutura tridimensional aos recifes, as quais aumentam a abundância total de peixes, enquanto a abundância de pedras menores entre 10 a 50 cm caracterizam um cenário favorável à disponibilidade de refúgios para peixes jovens ou pequenos (DE RAEDEMAECKER *et al.*, 2010). Espécies de pequeno porte, como os herbívoros *S. fuscus* e *S. cristata* e o predador de invertebrados móveis *Coryphopterus* spp., foram positivamente correlacionadas com o dbRDA2 que representa áreas com maior número de refúgios (variando de 2,68±0,27 a 4,11±0,3 refúgios por quadrat). (MEDEIROS *et al.*, 2010) também encontraram uma maior abundância de *S. fuscus* em áreas com

maiores quantidades de buracos, os quais eles utilizam como abrigo. A abundância de refúgios é particularmente importante para pequenos peixes que são mais susceptíveis a predação nos recifes (ALMANY & WEBSTER, 2006). Por outro lado, predadores de pequeno porte, que são capazes de ocupar áreas com muitas reentrâncias, podem se beneficiar pelo forrageamento em um microhabitat com grande disponibilidade de presas (CONI *et al.*, 2012).

Este estudo encontrou relações significativas entre a estrutura da assembleia de peixes e a cobertura benthica. As relações mais marcantes foram a dominância de distintas espécies de predadores de invertebrados vageis em áreas dominadas por macroalgas, tanto próximas (p. ex., *H. steindachneri*, *S. flaviventris*) quanto distantes (*H. poeyi*, *H. adscensionis* e *H. aurolineatum*) da foz do rio. Em áreas com baixa cobertura de macroalgas, em distâncias intermediárias da foz, foi observada uma redução na abundância de predadores de invertebrados vageis (Figura 7). As macroalgas são conhecidas por abrigarem uma maior abundância e diversidade de assembleias de invertebrados porque, dentre outros efeitos, elas fornecem maior disponibilidade de superfície para colonização pela fauna e algas epifíticas (CHEMELLO & MILAZZO, 2002; CACABELOS *et al.*, 2010), fornecendo mais alimento para predadores de invertebrados bentônicos. A cobertura benthica de habitats locais parece ser o fator determinante da abundância de grupos tróficos, enquanto processos relacionados ao gradiente de distância da foz do rio podem atuar na abundância de espécies específicas.

Apesar de relações significativas entre a estrutura da assembleia de peixes e a cobertura benthica terem sido detectadas, a influência da cobertura benthica na riqueza de espécies, abundância de peixes e biomassa parece ser de importância limitada, considerando a ação das outras covariáveis. Razões para esta falta de associação inclui a similar cobertura do substrato através dos extremos de distância. Os locais com a menor riqueza de espécies (média por transecto = 5,5 espécies) e com a maior riqueza (15 espécies) foram ambos dominados por MAE (% de cobertura – 95,23% e 79,1% a 1,4 e 13 km da foz do rio, respectivamente). O mesmo ocorreu para biomassa de peixes, a qual teve os valores médios extremos (0,68 kg e 7,54 kg) nos locais dominados por MAE (% cobertura – 60,15% a 4,4 km e 79,1% a 13 km da foz do rio, respectivamente). Isto indica que a variação na riqueza, abundância e biomassa na área estudada está mais relacionada a fatores associados à distância do que a variáveis biológicas (cobertura benthica). Distúrbios crônicos causados pelo homem às populações de peixes também podem ser uma explicação para a falta de relações entre a cobertura benthica e algumas variáveis da assembleia de peixes (KUFFNER *et al.*, 2010).

A diversidade dos grupos tróficos apresentou relações significativas com um maior número de covariáveis, com destaque para a distância, cobertura benthica e altura do substrato, além de interações significativas. Isto indica que múltiplos fatores, tanto físicos, biológicos e estruturais influenciaram os padrões de diversidade trófica das assembleias de peixes. A ação conjunta do domínio de macroalgas, baixa complexidade topográfica e influência terrígena foram relacionadas a áreas dominadas apenas por predadores de invertebrados vageis. Uma maior diversidade de grupos tróficos foi observada à medida que a distância da foz do rio aumenta e os habitats tornaram-se topograficamente complexos e com cobertura bentônica mais variável. A maior consequência para muitos ecossistemas influenciados por distúrbios antrópicos ou naturais é a homogeneização ecológica, quando múltiplas espécies especialistas ou grupos, são substituídos por poucas espécies ou grupos, mais generalistas, formando ecossistemas mais simples (MCKINNEY & LOCKWOOD, 1999; DEVICTOR *et al.*,

2008, CHONG-SENG *et al.*, 2012). Neste sentido, habitats mais complexos permitem que diferentes espécies de peixes ou grupos tróficos com diferentes preferências ecológicas em termos de alimento e abrigo coexistam na mesma assembleia local.

Poucas evidências foram encontradas para sugerir que a ação das ondas teve um amplo efeito direto na assembleia de peixes. Isto pode ser em parte devido ao relativo pequeno grau de diferença entre os locais 'expostos' e 'abrigados' com ilhas localizadas em uma enseada, com uma pequena distância para o obstáculo (continente, outra ilha) mais próximo. As distribuições de poucas espécies pareceram ser diretamente influenciadas pelo movimento da água neste estudo. Um exemplo foi a espécie planctívora *C. multilineata*, que claramente preferiu locais expostos e o herbívoro territorialista *S. fuscus* que foi mais abundante nas áreas abrigadas. Este padrão está de acordo com o reportado por (FLOETER *et al.*, 2007), que sugeriu que a habilidade de natação influenciou a abundância de *Chromis* que possui nadadeiras caudais bifurcadas mais longas que a de outros pomacentrídeos. A maior influência de fatores físicos associados ao movimento da água na distribuição de peixes planctívoros é esperada, já que o vento direciona o transporte do zooplâncton a partir de áreas oceânicas para áreas rasas (KARNAUSKAS *et al.*, 2012). Peixes com características morfológicas que os beneficiem em locais com elevada energia são geralmente bons indicadores de locais expostos.

O grau de movimento de água pode ser relacionado às diferenças na complexidade topográfica entre áreas abrigadas e expostas à ação das ondas. O depósito de sedimentos no lado abrigado das ilhas é relacionado a uma menor complexidade em relação ao lado exposto (SANTIN & WILLIS, 2007). Diferenças na altura do substrato entre áreas abrigadas e expostas aumentaram com a distância, até um máximo de 2x na ilha mais distante da foz do rio. A maior abundância de espécies carnívoras nas áreas expostas pode ser relacionada a variações na estrutura do habitat. HARBORNE *et al.* (2011) sugeriram que piscívoros podem atingir um máximo de caça entre corais de tamanhos médios a largos que oferecem cobertura suficiente para se aproximarem da presa, mas poucos refúgios para as presas se comparado aos corais mais altos. É possível hipotetizar que um mecanismo semelhante ocorra em recifes rochosos uma vez que áreas com rochas > 1m neste estudo, geralmente tiveram menor número de refúgios e maior abundância de peixes carnívoros.

O efeito significativo do período de amostragem (dois verões) foi observado para a maioria das variáveis respostas (exceto para a diversidade dos grupos tróficos), o qual explicou uma considerável proporção da variabilidade (<21%). As diferenças entre os dois períodos pode ser em parte atribuída a influência de espécies muito abundantes que geralmente deslocam-se em grandes cardumes. Isto foi indicado pela maior importância do período de amostragem para variáveis como a abundância e biomassa. Como essas variáveis condensam a informação de toda a comunidade, variações na abundância de peixes gregários em um mesmo local entre os dois anos podem acarretar as diferenças observadas entre os períodos de amostragem. Estas variações na abundância são comuns para espécies muito móveis, e esta variabilidade pode ser grande mesmo em escalas menores, de minutos a horas (WILLIS *et al.*, 2006). Entretanto, a falta de interações significativas entre o período de amostragem e as outras covariáveis indica que os padrões de relação entre as variáveis respostas e o ambiente foram consistentes para os dois anos.

As variáveis preditoras deste estudo explicaram uma grande percentagem da estimativa dos componentes de variação das variáveis respostas (soma do ECV, excluindo o período entre as amostragens e as interações: riqueza de espécies, 60,8%; abundância, 55,8%; biomassa, 59,1% e diversidade dos grupos tróficos, 74,8%). Isto indica a adequação das variáveis biológicas, estruturais e físicas escolhidas para explicar a variação dos padrões observados. Medidas de distância da costa são utilizadas para considerar a influência da exposição às ondas sobre as assembleias de peixes (FLOETER *et al.*, 2007; KARNAUSKAS *et al.*, 2012). Entretanto neste estudo, como as ilhas estão localizadas na baía da Ribeira, que é inserida em outra área abrigada, a baía da Ilha Grande, o aumento da distância para a foz dos rios não representa necessariamente um aumento da distância para a costa. Este fato, aliado as medições de aspectos da cobertura bêntica e da complexidade topográfica terem sido realizadas, indica que a distância pode melhor representar a influência de processos físicos associados à drenagem continental.

Estes resultados fornecem base empírica de como a interação de múltiplos gradientes podem afetar os padrões espaciais das assembleias de peixes. Cada variável resposta foi mais fortemente afetada por uma variável em particular (p. ex. a riqueza de espécies e a biomassa com a distância) ou por mais de uma variável (p. ex. abundância de peixes – distância e altura do substrato; diversidade dos grupos tróficos – distância, altura do substrato e cobertura bêntica). Os benefícios de se examinar as mudanças das assembleias através de definidos gradientes ambientais incluem determinar quais parâmetros da assembleia são afetados por mudanças extremas nas condições do habitat, além de identificar as relações entre espécies e grupos específicos com a estrutura dos habitats locais. Este conhecimento é fundamental para prever como mudanças ambientais provocadas tanto por distúrbios antrópicos quanto naturais podem afetar as assembleias de peixes. Devido a forte influência da distância da foz do rio na assembleia de peixes, medidas que priorizem preservar os fluxos naturais dos rios são importantes para manter a diversidade de peixes recifais em áreas costeiras.

5. CONCLUSÕES

1. A distância da foz do rio explicou a maior parte do componente de variação da maioria das variáveis respostas, mesmo considerando uma forte variação nas variáveis estruturais e biológicas através dos recifes insulares. Uma drástica redução da riqueza, abundância, biomassa e diversidade dos grupos tróficos, bem com na abundância de peixes herbívoros e planctívoros com a proximidade da foz do rio foi observada, o que indica que mecanismos associados às influências das descargas terrestres são preponderantes para estruturar as assembleias locais de cada ilha.
2. A altura do substrato pode ser considerada a segunda principal fonte de variação das assembleias de peixes, com as áreas mais planas sendo associadas com a redução na riqueza e abundância de peixes e diversidade dos grupos tróficos. Isto claramente indica a influência da estrutura tridimensional para os padrões espaciais das assembleias, com os possíveis mecanismos envolvidos incluindo a redução de nichos

disponíveis, como os locais de abrigo contra predação e descanso, bem como substrato para forrageamento.

3. Assembleias de peixes representadas por uma maior diversidade de grupos tróficos foi associada a áreas que, ou apresentam uma distribuição mais equitativa de matrizes de algas epilíticas, algas frondosas ou zoantídeos, ou que, apesar de um grupo dominante, ainda apresentam outros grupos bentônicos. Condições opostas, com uma assembleia representada quase que exclusivamente por predadores de invertebrados móveis foi característica de áreas onde as macroalgas foram praticamente a única cobertura presente.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AIROLDI, L. The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. **Oceanography and Marine Biology: an Annual Review**, v. 41, p. 161–236. 2003.

AIROLDI, L.; BALATA, D.; BECK, M.W. The Gray Zone: Relationships between habitat loss and marine diversity and their applications in conservation. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 366, n. 1-2, p. 8–15. 2008.

ALMANY, G.R.; WEBSTER, M.S. The predation gauntlet: early post-settlement mortality in reef fishes. **Coral Reefs**, v. 25, p. 19–22. 2006.

ANDERSON, M.J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, p. 32–46. 2001.

ANDERSON, M.J.; GORLEY, R.N.; CLARKE, K.R. **PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods**. Primer-E, Plymouth, UK, 2008. 214 p.

BEGER, M.; POSSINGHAM, H.P. Environmental factors that influence the distribution of coral reef fishes: modeling occurrence data for broad-scale conservation and management. **Marine Ecology Progress Series**, v. 361, p. 1–13. 2008.

BEJARANO, S.; MUMBY, P.J.; SOTHERAN, I. Predicting structural complexity of reefs and fish abundance using acoustic remote sensing (RoxAnn). **Marine Biology**, v. 158, p. 489–504. 2011.

BELLWOOD, D.R.; FULTON, C.J. Sediment-mediated suppression of herbivory on coral reefs: Decreasing resilience to rising sea-levels and climate change? **Limnology and Oceanography**, v. 53, n. 6, p. 2695–2701. 2008.

BOHNSACK, J.A.; HARPER, D.E. **Length-weight relationships of selected marine reef fishes from the southeastern United States and the Caribbean**.

- NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-215. Miami: Southeast Fisheries Center, 1988. 31 p.
- BONALDO, R.M.; BELLWOOD, D.R. Spatial variation in the effects of grazing on epilithic algal turfs on the Great Barrier Reef, Australia. **Coral Reefs**, v. 30, n. 2, p. 381–390. 2010.
- BOUCHON-NAVARRO, Y; BOUCHON C. Correlations between chaetodontid fishes and coral communities of the Gulf of Aqaba (Red Sea). **Environmental Biology of Fishes**, v. 25, p. 47–60. 1989.
- CACABELOS, E.; OLABARRIA, C.; INCERA, M.; TRONCOSO, J.S. Effects of habitat structure and tidal height on epifaunal assemblages associated with macroalgae. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 89, n. 1, p. 43–52. 2010.
- CAMILATO, V.; SIMON, T.; PINHEIRO, H.T.; PIMENTEL, C.R.; JOYEUX, J.-C. Length-weight relationships for some cryptobenthic reef fishes off Guarapari. **Journal of Applied Ichthyology**, 26: 463–464. 2010.
- CHARBONNEL, E.; SERRE, C.; RUITTON, S.; HARMELIN, J-G.; JENSEN, A. Effects of increased habitat complexity on fish assemblages associated with large artificial reef units (French Mediterranean coast). **ICES Journal of Marine Science**, v. 59, p. 208–213. 2002.
- CHEMELLO, R., MILAZZO, M. Effect of algal architecture on associated fauna: some evidence from phytal molluscs. **Marine Biology**, v. 140, p. 981 – 990. 2002.
- CHONG-SENG, K.M.; MANNERING, T.D.; PRATCHETT, M.S.; BELLWOOD, D.R.; GRAHAM, N.J. The influence of coral reef benthic condition on associated fish assemblages. **PloS one**, v. 7, n. 8, p. e42167. 2012.
- CONI, E.O.C.; FERREIRA, C.M.; MOURA, R.L.; MEIRELLES, P.M.; KAUFMAN, L.; FRANCINI-FILHO, R.B. An evaluation of the use of branching fire-corals (*Millepora* spp.) as refuge by reef fish in the Abrolhos Bank, eastern Brazil. **Environmental Biology of Fishes**, v. 96, n. 1, p. 45–55. 2012.
- DE RAEDEMAECKER, F.; MILIOU, A.; PERKINS, R. Fish community structure on littoral rocky shores in the Eastern Aegean Sea: Effects of exposure and substratum. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 90, n. 1, p. 35–44. 2010.
- DEVICTOR, V.; JULLIARD, R.; JIGUET, F. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. **Oikos**, v. 117, p. 507–514. 2008.
- DIAS, C.; BONECKER, S.L.C. Long-term study of zooplankton in the estuarine system of Ribeira Bay, near a power plant (Rio de Janeiro, Brazil). **Hydrobiologia**, v. 614, n. 1, p. 65–81. 2008.
- ENGQVIST, L. 2005. The mistreatment of covariate interaction terms in linear model analyses of behavioural and evolutionary ecology studies. **Animal Behaviour**, v. 70, p. 967–971.

- FABI, G.; FIORENTINI, L. Comparison between an artificial reef and a control site in the Adriatic Sea: analysis of four years of monitoring. **Bulletin of Marine Science**, v. 55, p. 538–558. 1994.
- FABRICIUS, K.E. Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis. **Marine pollution bulletin**, v. 50, n. 2, p. 125–46. 2005.
- FERREIRA, C.EL.; GONCALVES, J.E.A; COUTINHO, R. Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. **Environmental Biology of Fishes**, v. 61, p. 353–369. 2001.
- FERREIRA, C.E.L.; FLOETER, S.R.; GASPARINI, J.L.; FERREIRA, B.P. JOYEUX, J.C. Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. **Journal of Biogeography**, v. 31, n. 7, p. 1093–1106. 2004.
- FLOETER, S.R., KROHLING, W.; GASPARINI J.L.; FERREIRA C.E.L; ZALMON, I.R. Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. **Environmental Biology of Fishes**, v. 78, p. 147–160. 2007.
- FRANCINI-FILHO, R.B.; FERREIRA, C.M.; CONI, E.O.C.; DE MOURA, R.L.; KAUFMAN, L. Foraging activity of roving herbivorous reef fish (Acanthuridae and Scaridae) in eastern Brazil: influence of resource availability and interference competition. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 90, n 3, p. 481. 2009.
- FRANCISCO, C.N.; CARVALHO, C.N. Disponibilidade Hídrica: Da Visão Global às Pequenas Bacias Hidrográficas: O Caso de Angra dos Reis. **Revista de geociências**, v. 3, p. 53–72. 2004.
- FRIEDLANDER, A.M.; PARRISH, J.D. Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 224, p. 1–30. 1998.
- FROESE, R.; PAULY, D. Fish Base. Disponível em: <<http://www.fishbase.org>>. Acesso em: Janeiro, 2013.
- FULTON, C. J.; BELLWOOD, D.R. Wave exposure, swimming performance, and the structure of tropical and temperate reef fish assemblages. **Marine Biology**, v. 144, p. 429–437. 2004.
- FULTON, C.J.; BELLWOOD, D.R; WAINWRIGHT, P.C. Wave energy and swimming performance shape coral reef fish assemblages. **Proceedings of the Royal Society/ Biological sciences**, v. 272, p. 827–32. 2005.
- GARCÍA-CHARTON, J.A., PÉREZ RUZAFÁ, A. Spatial pattern and the habitat structure of a Mediterranean rocky reef fish local assemblage. **Marine Biology**, v. 138, p. 917–934. 2001.
- GIBRAN, F.Z.; MOURA, R.L.D. The structure of rocky reef fish assemblages across a nearshore to coastal islands' gradient in Southeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 10, n. 2, p. 369–382. 2012.

- GOATLEY, C.H.R.; BELLWOOD, D.R. Sediment suppresses herbivory across a coral reef depth gradient. **Biology letters**, (Outubro), p. 24–27. 2012.
- GOLBUU, Y.; VAN WOESIK, R.; RICHMOND, R.H.; HARRISON, P.; FABRICIUS, K.E. River discharge reduces reef coral diversity in Palau. **Marine pollution bulletin**, v. 62, p. 824–31. 2011.
- GRATWICKE, B.; SPEIGHT, M.R. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. **Journal of Fish Biology**, v. 66, p. 650–667. 2005.
- HARBORNE, A.R.; MUMBY, P.J.; FERRARI, R. The effectiveness of different meso-scale rugosity metrics for predicting intra-habitat variation in coral-reef fish assemblages. **Environmental Biology of Fishes**, v. 94, n. 2, p. 431–442. 2011.
- HUNTER, W.R., SAYER, M.D.J. The comparative effects of habitat complexity on faunal assemblages of northern temperate artificial and natural reefs. **ICES Journal of Marine Science**, v. 66, n. 4, p. 691–698. 2009.
- IGNACIO, B.L.; JULIO, L.M.; JUNQUEIRA, A.O.R.; FERREIRA-SILVA, M.A.G. Bioinvasion in a Brazilian bay: filling gaps in the knowledge of southwestern Atlantic biota. **PloS one**, v. 5, n. 9, p 1–9. 2010.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Geografia do Brasil–Região Sudeste. **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística**, v. 3, p. 1–89. 1977.
- KARNAUSKAS, M.; CHÉRUBIN, L.M.; HUNTINGTON, B.E.; BABCOCK, E.A.; THONEY, D.A. Physical forces influence the trophic structure of reef fish communities on a remote atoll. **Limnology Oceanography**, v. 57, p. 1403–1414. 2012.
- KRAJEWSKI, J.P.; FLOETER, S.R. Reef fish community structure of the Fernando de Noronha Archipelago (Equatorial Western Atlantic): the influence of exposure and benthic composition. **Environmental Biology of Fishes**, v. 92, n. 1, p. 25–40. 2011.
- KUFFNER, I.B.; GROBER-DUNSMORE, R.; BROCK, J.C.; HICKEY, T.D. Biological community structure on patch reefs in Biscayne National Park, FL, USA. **Environmental monitoring and assessment**, v. 164, p. 513–31. 2010.
- KOHLER, K.E.; GILL, S.M. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. **Computers & Geosciences**, v. 32, p. 1259–1269. 2006.
- LEGENDRE, P.; ANDERSON, M.J. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. **Ecological Monographs**, v. 69, p. 1–24. 1999.
- LETOURNEUR, Y.; KULBICKI, M.; LABROSSE, P. Spatial structure of commercial reef fish communities along a terrestrial runoff gradient in the northern lagoon of New Caledonia. **Environmental Biology of Fishes**, v. 51, p. 141–159. 1998.

- LUCKHURST, B.E.; LUCKHURST, K. Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. **Marine Biology**, v. 49, p. 317–323. 1978.
- MACIEIRA, R. M.; JOYEUX, J.-C. Length–weight relationships for rockpool fishes in Brazil. **Journal of Applied Ichthyology**, v. 1–2. 2008.
- MALCOLM, H.A.; JORDAN, A.; SMITH, S.D. Testing a depth-based habitat classification system against reef fish assemblage patterns in a subtropical marine park. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 21: 173–185. 2011.
- MALLELA, J.; ROBERTS, C.; HARROD, C.; GOLDSPINK, C.R. Distributional patterns and community structure of Caribbean coral reef fishes within a river-impacted bay. **Journal of Fish Biology**, v. 70, p. 523–537. 2007.
- MCARDLE, B.H.; ANDERSON, M.J. Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. **Ecology**, v. 82, p. 290–297. 2001.
- MCGEHEE, M.A. Correspondence between assemblages of coral reef fishes and gradients of water motion, depth, and substrate size off Puerto Rico. **Marine Ecology Progress Series**, v. 105, p. 243–255. 1994.
- MCKINNEY, M.L.; LOCKWOOD, J.L. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 14, p. 450–453. 1999.
- MEDEIROS, P.R.; GREMPEL, R.G.; SOUZA, A.T.; ILARRI, M.I.; ROSA, R.S. Non-random reef use by fishes at two dominant zones in a tropical, algal-dominated coastal reef. **Environmental Biology of Fishes**, 87: 237–246. 2010.
- MENDONÇA-NETO, J.P.; FERREIRA, C.E.L.; CHAVES, L.C.T.; PEREIRA, R.C. Influence of *Palythoa caribaeorum* (Anthozoa, Cnidaria) zonation on site-attached reef fishes. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 80, n. 3, p. 495–513. 2008.
- MUNDAY, P.L. Does variability determine geographical-scale abundances of coral-dwelling fishes? **Coral Reefs**, v. 21, p. 105–116. 2002.
- MUSSI, M.; MCFARLAND, W.N.; DOMENICI, P. Visual cues eliciting the feeding reaction of planktivorous fish swimming in a current. **Journal of Experimental Biology**, v. 208, p. 831–842. 2005.
- NOGUEIRA, C.R.; BONECKER, A.C.T.; BONECKER, S.L.C.; SANTOS, C.C. Studies of zooplankton near the Nuclear Power Plant—Angra I. Preoperational conditions (RJ-Brazil), p. 3221–3233. In MAGOON, O. (ed.), **Coastal Zone '91—Beach**, v. 4. New York: American Society of Civil Engineering, 1991.
- PERRY, C.T.; LARCOMBE, P. Marginal and non-reef-building coral environments. **Coral Reefs**, v. 22, n. 4, p. 427–432. 2003.
- SANTIN, S.; WILLIS, T.J. Direct versus indirect effects of wave exposure as a structuring force on temperate cryptobenthic fish assemblages. **Marine Biology**, v. 151, n. 5, p. 1683–1694. 2007.

SCHIEL, D.R.; WOOD, S.A.; DUNMORE, R.A.; TAYLOR, D.I. Sediment on rocky intertidal reefs: Effects on early post-settlement stages of habitat-forming seaweeds. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 331, p. 158–172. 2006.

WENGER, A.S., JOHANSEN, J.L.; JONES, G.P. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology Increasing suspended sediment reduces foraging , growth and condition of a planktivorous damselfish. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 428, p. 43–48. 2012.

WENGER, A.S.; JOHANSEN, J.L.; JONES, G.P. Suspended sediment impairs habitat choice and chemosensory discrimination in two coral reef fishes. **Coral Reefs**, 30: 879–887. 2011.

WILLIS, T.J.; BADALAMENTI, F.; MILAZZO, M. Diel variability in counts of reef fishes and its implications for monitoring. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 331, p. 1, n. 108–120. 2006.

ZUUR, A.F; IENO, E.N; SMITH, G.M. **Analysing ecological data**. Berlin: Springer Verlag, 2007, 672 p.

CAPÍTULO II

MUDANÇAS NAS ASSEMBLEIAS DE PEIXES AO LONGO DO CICLO DIÁRIO EM RECIFES ROCHOSOS DO SUDESTE DO BRASIL

RESUMO

Assembleias de peixes recifais são conhecidas por mudarem drasticamente em escalas temporais curtas em resposta a variações na luminosidade. Apesar disso, pouco foi demonstrado sobre tais variações em recifes rochosos. O objetivo deste trabalho foi avaliar a variação na assembleia de peixes recifais durante o ciclo diário, em termos da estrutura da assembleia, riqueza e abundância. Espera-se que a riqueza de espécies, abundância apresente os maiores valores durante o dia com relação à noite e que espécies noturnas compreendam entre as mais abundantes da assembleia quando todos os horários são considerados. Censos visuais foram realizados em seis diferentes horários, compreendendo o amanhecer (06:00h), manhã (08:30h), tarde (14:00h), anoitecer (17:30h) e início da noite (19:30h) e noite (21:00h) em dois recifes rochosos rasos separados por uma praia arenosa de 400 m de extensão. Adicionalmente, a contribuição para a similaridade das espécies noturnas para a assembleia de cada local foi avaliada, considerando os dados coletados durante o dia e a noite, e considerando apenas dados do dia, com o objetivo de identificar qual a participação das espécies noturnas para a assembleia total de um local. Um total de 42 espécies de peixes, pertencendo a 23 famílias foi registrado ao longo do ciclo diário, destas, 17 espécies foram comuns aos períodos diurnos e noturnos. A riqueza de espécies e a abundância de peixes foram maiores durante os horários do dia, com valores intermediários nos horários crepusculares e atingiram os menores valores durante a noite. Maiores diferenças na estrutura da assembleia foram observadas entre o período diurno e noturno. Durante a noite, as famílias Sciaenidae, representado por *Pareques acuminatus*, e Pempheridae representado por *Pempheris schomburgkii* foram mais abundantes, enquanto Haemulidae *Haemulon steindachneri*, Pomacentridae *Abudefduf saxatilis*, Chaetodontidae *Chaetodon striatus*, e Labrisomidae *Malacoctenus delalandii* foram abundantes durante o dia. Os horários crepusculares foram semelhantes entre si, sendo caracterizados por espécies tanto dos horários do dia (*H. steindachneri*, *M. acutirostris*) quanto da noite (*P. acuminatus*), refletindo esse período de transição. Considerando apenas amostragens diurnas, as duas espécies mais características do período noturno deste estudo seriam consideradas pouco abundantes ou ausentes, enquanto adotando censos visuais noturnos tais espécies estiveram entre as que mais contribuíram para a similaridade dos locais. Foi observada uma forte variação em termos de estrutura da assembleia ao longo do dia, com uma drástica redução na riqueza e abundância durante a noite. Através da realização de censos visuais noturnos pode-se obter um entendimento mais holístico da estrutura e dinâmica da assembleia de peixes e utilizar esse conhecimento em planos de monitoramento e conservação da biodiversidade destes recursos costeiros.

Palavras chaves: variações diurnas, peixes recifais, recifes rochosos rasos.

ABSTRACT

Rocky reef fish assemblages change drastically in short term temporal scales in response to changes in luminosity. However, little information is available on rocky reefs. This study aimed to assess variation in rocky reef fish assemblage, richness and abundance along the diel cycle. It is expected that richness and abundance were higher during the day period compared with the night and that nocturnal species rank among the most abundant species in the assemblages when the whole pooled diel cycle is considered. Visual census were carried out in six different time periods, comprising the sunrise (06:00h), morning (08:30h), afternoon (14:00h), sunset (17:30h), early night (19:30h) and night (21:00h) in two rocky reef separated by a 400 m long sandy beach. Additionally, the contribution to within-group similarity of the nocturnal species at each site was assessed, considering pooling data from the day and the night, and the period of the day only, aiming to identify the contribution of nocturnal species to the total assemblage of each site. A total of 42 fish species, belonging to 23 families was recorded along the diel cycle, and 17 of those species were common to both periods, day and night. Species richness and density were higher during the day, intermediary values were recorded in twilight and the lowest values during the night. The largest differences were found between the day and night periods. The families Sciaenidae, represented by *Pareques acuminatus*, and Pempheridae represented by *Pempheris schomburgkii* were more abundant during the night, whereas Haemulidae *Haemulon steindachneri*, Pomacentridae *Abudefduf saxatilis*, Chaetodontidae *Chaetodon striatus*, and Labrisomidae *Malacoctenus delalandii* were more abundant during the day. The two twilight periods had similar fish assemblages, being characterized by species from the day (*H. steindachneri*, *M. acutirostris*) and the night (*P. acuminatus*), reflecting a transitional period. Considering the diurnal samples only, the two species characteristics of the nocturnal period were low abundant or absent, whereas considering the whole the nocturnal samples, such species ranked among those that most contributed to within-group similarity to sites. A strong variation in assemblage structure was found over the diel cycle with a drastic decreasing in richness during the night. The nocturnal visual census can give a holistic knowledge of the structure and dynamic of fish assemblage and this information is suitable to be used in planning and conservation policies on biodiversity and conservation of these coastal resources.

Key words: diurnal variations, reef fishes, shallow rocky reefs.

1. INTRODUÇÃO

A estrutura e composição da assembleia de peixes recifais são conhecidas por serem influenciadas pelo ciclo diário de intensidade luminosa (SANTOS *et al.*, 2002; AZZURRO *et al.*, 2007). A distribuição dos peixes pode variar marcadamente à medida que espécies ativas durante o dia e durante a noite mudam de lugar. Peixes recifais diurnos exibem uma sequência bem definida de comportamentos que incluem a saída de abrigos noturnos durante o amanhecer, atividade alimentar durante o dia, e retorno ao abrigo durante o anoitecer (COLLETTE & TALBOLT, 1972; HOBSON, 1972; RICKEL & GENIN, 2005). Em contrapartida, peixes noturnos apresentam um comportamento críptico durante o dia, abrigando-se em fendas e tocas até o anoitecer (EBELING & BRAY, 1976). Estes comportamentos promovem diferenças diárias na estrutura da assembleia de peixes, e são atribuídos a estratégias para obtenção de alimento e para evitar a predação.

Estudos prévios têm demonstrado que as diferenças na abundância de espécies de peixes em escalas temporais curtas são determinadas pela disponibilidade de abrigo (HOBSON, 1972), a abundância da presa (GLADFELTER, 1979; CARPENTIERI *et al.*, 2005), o risco de predação (NAGELKERKEN *et al.*, 2000; HAMMERSCHLAG *et al.*, 2010) e mudanças comportamentais tais como a atividade diária (Nash 1982) e comportamentos de cardume (FREON *et al.*, 1996). Picos na atividade alimentar podem também variar ao longo do dia (POLUNIN *et al.*, 1995; FERREIRA *et al.*, 1998) e afetar a distribuição espacial (WARNER, 1995; MILAZZO *et al.*, 2005). As mudanças extremas na intensidade luminosa durante os horários crepusculares reduzem a habilidade dos peixes diurnos em detectar suas presas e também reduzem a eficiência de captura, aumentam o risco de serem predados devido a uma redução na habilidade de detecção de predadores, enquanto acuidade visual de predadores aumenta (HELFMAN 1986; DANILOWICZ & SALE, 1999; ALLEN *et al.*, 2010). Por outro lado, um fator importante que contribuiu para a atividade noturna de múltiplas espécies parece ter sido a capacidade de evitar predadores ativos durante o dia. No entanto, se a predação é menor para os peixes noturnos, a disponibilidade de determinado recurso alimentar durante a noite pode desempenhar um papel importante na determinação da sua distribuição (HOLZMAN *et al.*, 2007). Por exemplo, a atividade de peixes noturnos zooplânctívoros é conhecida por corresponder com a atividade do zooplâncton demersal. Diversos filos de zooplâncton exibem uma migração vertical com o padrão dominante de ascensão para a zona fótica durante a noite e retorno antes do amanhecer (YAHIEL *et al.*, 2005). As relações tróficas são apontadas como as principais forças na formação de padrões de atividade em peixes noturnos e diurnos com os peixes que se alimentam durante a noite sofrendo grandes modificações na visão (BOWMAKER, 1995; PARTRIDGE, 1990).

Informações ecológicas dos padrões de distribuição e uso do habitat de peixes costeiros podem ser melhoradas por amostragens e observações durante a noite habitat (CARPENTIERI *et al.*, 2005; AZZURRO *et al.*, 2007). A falta de dados sobre a composição noturna em amostragens de assembleia de peixes também pode influenciar as estimativas de abundância relativa das espécies em comparação com quando dados diurnos e noturnos são utilizados (THOMPSON & MAPSTONE, 2002), e a inclusão de amostragens noturnas em programas de monitoramento proporcionaria uma

compreensão muito mais holística das assembleias de peixes e uma melhor capacidade de gerenciá-las de forma sustentável (HARVEY *et al.*, 2012).

Na costa Brasileira, apesar de inúmeros estudos terem avaliado os padrões de distribuição de peixes recifais (FERREIRA, 2001; FLOETER *et al.*, 2007; GIBRAN & MOURA, 2012), a variação em uma escala diária ainda não foi investigada. De fato, a maioria dos dados sobre a distribuição e abundância de peixes recifais foi obtida durante censos visuais diurnos, enquanto as mudanças de curto prazo em uma escala diária são quase desconhecidas. No presente estudo mudanças ao longo do ciclo diário na composição e estrutura da assembleia de peixes recifais foram investigados em dois recifes rochosos da baía da Ilha Grande. Adicionalmente, a contribuição de espécies noturnas para a similaridade da assembleia, considerando apenas amostragens diurnas, foi comparada com amostragens realizadas durante o dia e a noite. Especificamente, este estudo objetiva determinar: (i) os padrões da composição de espécies, riqueza e a abundância da assembleia de peixes em dois recifes rochosos em escalas temporais curtas (6 horários por dia) durante um período de 72 horas; (ii) diferenças na composição de espécies e/ou abundância relativa dos membros da assembleia de peixes ao longo do dia.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado em Maio de 2010 em dois locais situados na margem continental da baía da Ilha Grande (23°04' S; 44°01' W), uma região tropical da costa sudeste do Brasil. Os recifes rochosos selecionados para a amostragem têm aproximadamente 10.000 m² cada e são separados por uma praia arenosa com 400 metros de extensão (praia Vermelha). Ambos locais apresentam condições oceanográficas semelhantes quanto à salinidade (aproximadamente 35) e temperatura (27° C), são abrigados da ação das ondas e possuem uma profundidade máxima de 5 metros na interface com o substrato arenoso. A cobertura bêntica é composta principalmente por matrizes de algas epilíticas (MAE), algas frondosas (principalmente *Sargassum* spp) e zoantídeos (principalmente *Palythoa caribaeorum*). O clima é tropical húmido, com temperatura média anual acima de 19°C e precipitação concentrada de Dezembro a Março (IBGE, 1977).

2.2. Programa de amostragem

A amostragem foi realizada durante Maio de 2010, dentro de três dias consecutivos para minimizar tendências temporais em escalas maiores, como meses e estações. Censos visuais foram realizados em áreas rasas de substratos rochosos (2 metros de profundidade) ao longo de transectos de 20 x 2 m (área de superfície total de

40 m²) paralelos à costa. Dois locais foram amostrados diariamente em seis horários fixos: 06h00h, amanhecer; 08:30h, manhã; 14:00h, tarde; 17:30h, anoitecer; 19:30h, início da noite e 21:00h, noite. Os horários de 06:00h e 17:30h compreendem os períodos de transição, nos quais os censos foram feitos durante a condição de luminosidade crepuscular. Três repetições foram realizadas em cada horário por local, totalizando 108 amostras no final dos 3 dias consecutivos (2 locais x 3 dias x 6 horários x 3 repetições). Dois mergulhadores realizaram as amostragens através do mergulho livre nos dois locais simultaneamente. Os mesmos mergulhadores realizaram os censos no mesmo local para remover tendências potenciais de observadores específicos que possam confundir as comparações temporais. Durante os horários crepusculares (06:00 e 17:30h) e noturnos (19:30 e 21:00h) a iluminação foi feita com auxílio de duas lanternas, uma de cabeça portada pelo mergulhador que realizou os censos visuais e outra de mão, utilizada por um mergulhador adicional. Durante o mês de junho de 2010, um total de 12 transectos foram realizados às 14:00h nos mesmos locais em dois dias consecutivos, seguindo a mesma metodologia adotada anteriormente. As amostragens foram realizadas em excelentes condições de visibilidade (> 6 m), durante a maré de quadratura, perto da lua crescente. O horário do nascer do sol durante o período de amostragem foi às 06:25 h e o horário do pôr do sol foi de 17:25 h.

2.3. Análises dos dados

A riqueza de espécies foi calculada através da estimativa de Bootstrap. Este procedimento foi realizado utilizando o programa EstimateS 8.2 (Colwell, 2011). Todas as espécies registradas foram agrupadas em grupos tróficos seguindo estudos prévios na costa brasileira sobre a estrutura da assembleia de peixes recifais (p. ex. FERREIRA *et al.*, 2001, 2004; FLOETER *et al.*, 2007).

Para todas as análises o transecto foi considerado o menor nível de replicação. A análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA; ANDERSON, 2001; MCARDLE & ANDERSON, 2001) foi utilizada para comparar a estrutura da assembleia de peixes, a riqueza de espécies e abundância de espécies selecionadas entre horários (6 níveis, fixos), locais (2 níveis, aleatório) e dia (3 níveis, aleatório). Fatores significativos foram seguidos por testes de comparação par a par da PERMANOVA. Quando um fator no modelo (principal efeito ou interações) não foi significativo, o valor de *P* foi maior que 0,25 e a proporção da variabilidade explicada pelo fator foi menor que 5%, nós removemos o fator da análise e reanalisamos o modelo sem os fatores excluídos seguindo ENGQVIST (2005). O teste de Homogeneidade das Dispersões Multivariadas (PERMDISP, ANDERSON, 2006) foi utilizado para testar se as dispersões multivariadas dentro de cada grupo de horário variaram entre os grupos. A técnica de ordenação análise das Coordenadas Principais (PCO, um análogo paramétrico da ordenação multidimensional) foi utilizada para visualizar os padrões multivariados através do ciclo diário revelado pela PERMANOVA. As espécies responsáveis por diferenças ao longo dos eixos do PCO foram determinadas como aquelas com frequência de ocorrência > 40% em pelo menos um dos seis horários e correlações com os dois primeiros eixos do PCO > 0,4, consideradas por apresentarem uma contribuição significativa para a separação entre os grupos (ANDERSON & WILLIS, 2003). A análise de Percentagem de Similaridade (SIMPER) foi utilizada para comparar a contribuição de espécies características do período noturno (considerando a

assembleia dos dois períodos juntos, dia - 14:00h e noite - 21:00h) com a assembleia somente do dia (14:00h) para os dois locais. Foram utilizadas 12 amostras dos períodos do dia + noite (mês de maio) e 12 amostras somente do dia (mês de junho) para estas comparações.

Diferenças na abundância de espécies diurnas, entre os horários do dia (08:30 e 14:00h) e para espécies noturnas, entre os horários da noite (19:30 e 21:00h), foram investigadas para cada local separadamente, através da comparação par a par da PERMANOVA. Os fatores horário (2 níveis, fixo) e dia (3 níveis, aleatório) foram considerados para estas análises. Os dados de assembleia de peixes, riqueza de espécies e abundância por amostra e de abundância de espécies selecionadas sofreram transformação raiz quadrada previamente às análises. Matrizes de similaridades de Bray-Curtis foram calculadas para o dado multivariado enquanto matrizes de distância Euclidiana foram utilizados para as medidas univariadas. Estas análises foram realizadas com o pacote estatístico PRIMER versão 6 + PERMANOVA (ANDERSON *et al.*, 2008).

3. RESULTADOS

3.1. Composição de espécies

Um total de 2676 indivíduos, constituídos por 43 espécies, de 23 famílias foram registrados em 108 transectos. A riqueza total de espécies observada foi maior durante o período do dia (08:30h e 14:00h, ambos com 31 espécies), tiveram os menores valores durante a noite (19:30h, 16 espécies e 21:00h, 17 espécies) e valores intermediários durante os horários crepusculares (06:00h, 22 espécies; 17:30h, 21 espécies) (Tabela II-1). Estes valores corresponderam entre 75% a 92% da estimativa de Bootstrap para cada horário. Nove espécies foram comuns a todos os horários de amostragem, 18 espécies foram comuns às assembleias dos horários do dia e da noite, enquanto os horários crepusculares também tiveram 18 espécies em comum. Em geral, as famílias mais representativas foram Haemulidae e Carangidae (cinco espécies), seguida por Serranidae (quatro espécies) e Tetraodontidae (3 espécies). Durante o dia as famílias mais abundantes foram Haemulidae (58,9%), Pomacentridae (17,8%), Labrisomidae (5,1%) e Serranidae (4,2%); durante os horários da noite foram Sciaenidae (42,5%), Haemulidae (14,3%), Chaetodontidae (13,3%) e Pempheridae (12,4%); durante o amanhecer foram Haemulidae (49,0%), Pomacentridae (9,9%), Sciaenidae (9,9%) e Chaetodontidae (8,8%); e durante o anoitecer foram Haemulidae (56,2%), Sciaenidae (13,8%), Chaetodontidae (9,8%) e Pomacentridae (5,8%).

A assembleia de peixes durante o dia teve *Haemulon steindachneri* como a espécie mais abundante, seguido por *Abudefduf saxatilis*, *Malacoctenus delalandii*, *Haemulon aurolineatum*, *Diplodus argenteus*, *Mycteroperca acutirostris* e *Chaetodon striatus*. Por outro lado, durante a noite, as espécies mais abundantes foram *Pareques acuminatus*, seguida por *C. striatus* e *Pempheris schomburgkii*. Nos horários de transição *H. steindachneri*, *P. acuminatus*, *C. striatus* e *M. acutirostris* foram abundantes às 06:00h enquanto *H. steindachneri*, *P. acuminatus* e *C. striatus* foram

abundantes às 17:30h. Estas espécies tiveram mais que 50% de frequência de ocorrência em cada local.

Numericamente, os predadores de invertebrados vágeis foram preponderantes durante os horários do dia (principalmente representados por cardumes de *H. steindachneri*), durante a noite (principalmente representados por *P. acuminatus*) e durante os horários crepusculares (representados por *P. acuminatus* e *H. steindachneri*) (Figura II-1). Onívoros (principalmente representados por *A. saxatilis*), herbívoros raspadores (principalmente representados por *S. frondosum*) e herbívoros territorialistas (representado apenas por *Stegastes fuscus*) ocorreram principalmente no amanhecer e durante os horários do dia. Predadores de invertebrados sésseis (representado apenas por *C. striatus*) e carnívoros (principalmente representados por *M. acutirostris*) foram observados durante todos horários, porém tiveram abundância relativa um pouco maior durante os horários da noite. O grupo trófico dos Planctívoros (representado apenas por *P. schomburgkii*) foi observado quase exclusivamente durante a noite (Figura II-1).

Tabela II-1. Média da abundância \pm erro padrão (indivíduos por 40m⁻²) e frequência de ocorrência (F) de cada horário de amostragem nos dois recifes rochosos estudados.

Espécies/Horários	Local 1							Local 2						
	06:00	08:30	14:00	17:30	19:30	21:00	F(%)	06:00	08:30	14:00	17:30	19:30	21:00	F(%)
<i>Haemulon steindachneri</i>	2,89 \pm 2,17	42,12 \pm 10	31,67 \pm 7,02	10,34 \pm 3,78	0,56 \pm 0,34		61,12	9 \pm 2,4	13,34 \pm 4,46	28,34 \pm 4,97	1,67 \pm 0,69	0,67 \pm 0,34	0,12 \pm 0,12	64,82
<i>Pareques acuminatus</i>	1,78 \pm 0,6			1,23 \pm 0,76	1,67 \pm 0,53	1,56 \pm 0,65	40,75	1,34 \pm 0,29	0,89 \pm 0,27	0,56 \pm 0,38	2,23 \pm 0,6	2,67 \pm 0,38	3,12 \pm 0,54	79,63
<i>Mycteroperca acutirostris</i>	1,45 \pm 0,48	1,78 \pm 0,5	0,56 \pm 0,25	0,34 \pm 0,24		0,12 \pm 0,12	38,89	0,45 \pm 0,25	3,12 \pm 0,7	1,89 \pm 0,46	0,45 \pm 0,25	0,34 \pm 0,24	0,56 \pm 0,18	57,41
<i>Chaetodon striatus</i>	0,89 \pm 0,46	1,34 \pm 0,34	1,56 \pm 0,3	1,23 \pm 0,33	0,23 \pm 0,15	0,56 \pm 0,38	55,56	1,67 \pm 0,34	2,67 \pm 0,61	1,45 \pm 0,42	1,23 \pm 0,37	1 \pm 0,24	1,23 \pm 0,28	79,63
<i>Abudefduf saxatilis</i>	0,67 \pm 0,48	15,34 \pm 3,66	4 \pm 1,96	0,56 \pm 0,18			44,45	1,12 \pm 0,49	7,45 \pm 3,11	8,34 \pm 3,23				38,89
<i>Haemulon aurolineatum</i>	0,67 \pm 0,29	0,34 \pm 0,24	1,89 \pm 1,77	0,56 \pm 0,25	0,12 \pm 0,12	0,34 \pm 0,17	29,63	0,23 \pm 0,15	6,34 \pm 5,72	1,23 \pm 0,28	0,23 \pm 0,23	0,23 \pm 0,23	0,12 \pm 0,12	35,19
<i>Stegastes fuscus</i>	0,56 \pm 0,45	1,67 \pm 0,73	0,78 \pm 0,53	0,67 \pm 0,45	0,12 \pm 0,12		22,23	0,56 \pm 0,18	1 \pm 0,29	0,89 \pm 0,36	0,23 \pm 0,15			33,34
<i>Anisotremus virginicus</i>	0,56 \pm 0,25	1,34 \pm 0,38	1,12 \pm 0,36	0,34 \pm 0,17	0,12 \pm 0,12	0,45 \pm 0,18	44,45	0,12 \pm 0,12	0,56 \pm 0,3	0,34 \pm 0,24	0,23 \pm 0,15	0,12 \pm 0,12	0,23 \pm 0,15	20,38
<i>Sphoeroides greeleyi</i>	0,56 \pm 0,18	0,67 \pm 0,29	0,45 \pm 0,18	0,23 \pm 0,15	0,12 \pm 0,12		29,63	0,45 \pm 0,18	0,34 \pm 0,17	0,12 \pm 0,12	0,56 \pm 0,56	0,23 \pm 0,15	0,56 \pm 0,56	22,23
<i>Pempheris schomburgkii</i>	0,45 \pm 0,3			0,23 \pm 0,23	1,12 \pm 0,59	1,56 \pm 0,81	18,52		0,12 \pm 0,12		0,12 \pm 0,12		0,12 \pm 0,12	5,56
<i>Sparisoma frondosum</i>	0,34 \pm 0,34	1,67 \pm 0,53	0,56 \pm 0,38						0,44 \pm 0,44	0,23 \pm 0,23				
<i>Diplodus argenteus</i>	0,23 \pm 0,23	3,78 \pm 1,52	1 \pm 1	0,12 \pm 0,12		0,12 \pm 0,12	18,52	0,56 \pm 0,56	1,67 \pm 0,69	2,89 \pm 1,05				24,08
<i>Malacoctenus delalandii</i>	0,23 \pm 0,23	3,12 \pm 0,89	1,12 \pm 0,36	0,23 \pm 0,15	0,23 \pm 0,15		35,19	0,67 \pm 0,24	2,78 \pm 0,8	4 \pm 0,85	0,12 \pm 0,12		0,23 \pm 0,15	44,45
<i>Anisotremus surinamensis</i>	0,12 \pm 0,12	0,45 \pm 0,25	0,12 \pm 0,12	0,12 \pm 0,12			11,12	0,45 \pm 0,25	0,34 \pm 0,17	0,56 \pm 0,3	0,45 \pm 0,25	0,12 \pm 0,12		24,08
<i>Orthopristis ruber</i>	0,12 \pm 0,12						1,86	0,12 \pm 0,12		0,23 \pm 0,15	0,12 \pm 0,12	0,12 \pm 0,12		9,26
<i>Pseudupeneus maculatus</i>	0,12 \pm 0,12		0,12 \pm 0,12	0,23 \pm 0,15		0,12 \pm 0,12	9,26		0,34 \pm 0,17	0,34 \pm 0,17				11,12
<i>Serranus flaviventris</i>	0,12 \pm 0,12	0,12 \pm 0,12	0,45 \pm 0,18	0,12 \pm 0,12			12,97		0,45 \pm 0,25	0,12 \pm 0,12				7,41
<i>Acanthurus coeruleus</i>		1 \pm 0,67					3,71							
<i>Acanthurus chirurgus</i>		0,23 \pm 0,15					3,71	0,12 \pm 0,12	0,12 \pm 0,12	0,34 \pm 0,34				5,56
<i>Caranx latus</i>										0,12 \pm 0,12				1,86
<i>Chilomycterus spinosus spinosus</i>									0,12 \pm 0,12	0,12 \pm 0,12			0,23 \pm 0,15	7,41
<i>Dactylopterus volitans</i>											0,12 \pm 0,12			1,86
<i>Epinephelus marginatus</i>		0,12 \pm 0,12					1,86							

Espécies/Horários	Local 1							Local 2						
	06:00	08:30	14:00	17:30	19:30	21:00	F(%)	06:00	08:30	14:00	17:30	19:30	21:00	F(%)
<i>Eucinostomus</i> sp.									0,12±0,12					1,86
<i>Gymnothorax ocellatus</i>						0,12±0,12	1,86				0,12±0,12			1,86
<i>Halichoeres poeyi</i>			0,23±0,15				3,71							
<i>Hippocampus reidi</i>			0,12±0,12				1,86							
<i>Holocentrus adscensionis</i>					0,12±0,12		1,86	0,12±0,12	0,23±0,15	0,23±0,15			0,12±0,12	11,12
<i>Kyphosus</i> spp,		0,12±0,12					1,86							
<i>Labrisomus nuchipinnis</i>								0,34±0,17	0,12±0,12	0,23±0,15	0,23±0,23			12,97
<i>Mugil</i> spp,		0,12±0,12					1,86							
<i>Mycteroperca bonaci</i>		0,12±0,12	0,12±0,12				3,71	0,45±0,25	0,23±0,23				0,12±0,12	9,26
<i>Narcine brasiliensis</i>												0,12±0,12		1,86
<i>Odontoscion dentex</i>					0,12±0,12	0,12±0,12	3,71					0,12±0,12	0,23±0,15	5,56
<i>Oligoplites</i> spp										0,34±0,17				5,56
<i>Sparisoma chrysopteron</i>								0,12±0,12						1,86
<i>Sphoeroides spengleri</i>			0,12±0,12				1,86		0,78±0,23	0,56±0,25				18,52
<i>Sphoeroides testudineus</i>								0,23±0,23		0,12±0,12				3,71
<i>Stephanolepis hispidus</i>		0,23±0,15		0,12±0,12	0,12±0,12	0,12±0,12	9,26	0,12±0,12	0,12±0,12	0,34±0,17	0,12±0,12	0,12±0,12	0,12±0,12	14,82
<i>Trachinotus carolinus</i>									0,23±0,23					1,86
<i>Trachinotus falcatus</i>									0,23±0,23	0,23±0,23				3,71
<i>Trachinotus goodei</i>										0,12±0,12				1,86

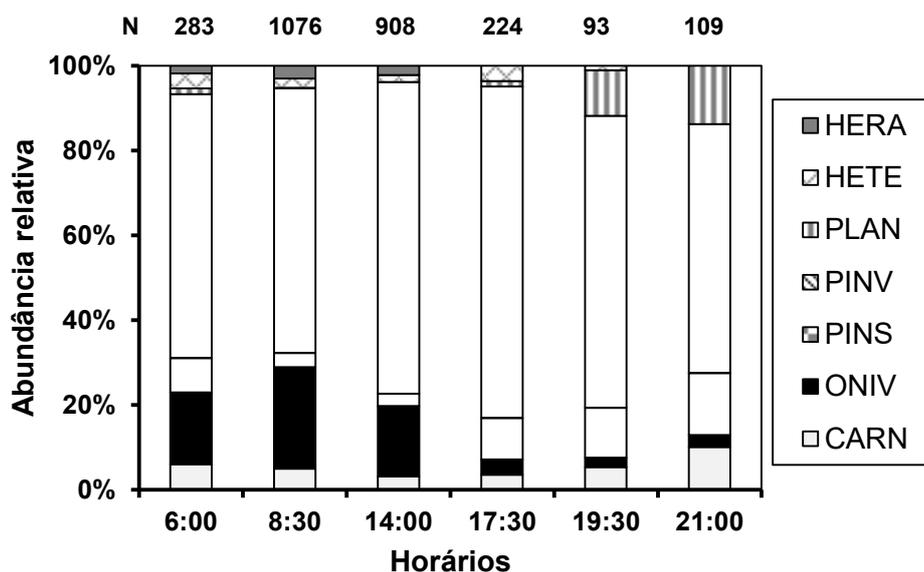


Figura II-1. Proporção relativa no número de indivíduos das categorias tróficas para os dois recifes rochosos estudados. HERA – Herbívoros raspadores; HETE – Herbívoros territorialistas; PLAN – Planctívoros; PINV – Predadores de invertebrados vágeis; PINS – Predadores de invertebrados sésseis; CARN – Carnívoros; ONIV – Onívoros. N = número total de indivíduos observados em cada horário.

3.2. Variação da assembleia de peixes com relação ao ciclo diário

A PERMANOVA foi utilizada para avaliar as diferenças na estrutura da assembleia de peixes entre os horários (fator fixo), os dias e locais (fatores aleatórios). O fator dia e suas interações não foram significativos e apresentaram proporção da variabilidade explicada negativa, assim as análises foram refeitas sem o dia. A estrutura da assembleia de peixes variou entre os horários e locais, no entanto a interação entre os fatores ‘horário’ e o ‘local’ foi significativa (Tabela II-2). Assim, comparações múltiplas par a par da PERMANOVA foram utilizadas para comparar os horários dentro de cada local para o termo horário x locais. Em ambos os locais, as assembleias de peixes variaram fortemente entre o dia (08:30 e 14:00h), a noite (19:30 e 21:00h) e os horários crepusculares (06:00 e 17:30h) ($p < 0,05$) (Tabela II-3). Entretanto, no local 1, as assembleias de peixes foram diferentes entre os seguintes horários: 08:30 x 14:00h; 17:30 x 19:30; e 17:30 x 21:00, enquanto tais diferenças não foram detectadas no local 2.

Tabela II-2. Análise multivariada permutacional da variância (PERMANOVA) baseada na matriz de dissimilaridade de Bray–Curtis para a assembleia de peixes recifais nos recifes rochosos estudados.

Fonte de variação	G.L.	SQ	MQ	Pseudo-F	P(perm)
Horário	5	87836	17567	4.5957	0.013
Local	1	9229.7	9229.7	5.2509	0.001
Ho*Lo	5	19113	3822.5	2.1747	0.001
Resíduos	96	1.69E+05	1757.8		
Total	107	2.85E+05			

Tabela II-3. Resultados das comparações par a par (PERMANOVA) da estrutura da assembleia de peixes entre os horários, realizadas para cada local separadamente.

	Horário	06:00		08:30		14:00		17:30		19:30		21:00	
		L.1	L.2										
Amanhecer	06:00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Manhã	08:30	***	***	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Tarde	14:00	***	***	*	ns	-	-	-	-	-	-	-	-
Anoitecer	17:30	ns	ns	***	***	***	***	-	-	-	-	-	-
Início da noite	19:30	*	***	***	***	***	***	***	ns	-	-	-	-
Noite	21:00	*	***	***	***	***	***	***	ns	ns	ns	-	-

L.1 = local 1 e L.2 = local 2; (*=p<0.05; **=p<0.01, ***p<0.001).

A análise de coordenadas principais (PCO) da estrutura da assembleia de peixes demonstrou uma separação clara entre as assembleias diurnas (08:30 e 14:00h) e noturnas (19:30 e 21:00h) enquanto os horários crepusculares (06:00 e 17:30h) não apresentaram um agrupamento claro (Figura II-2). A variabilidade multivariada da assembleia foi significativamente diferente entre os horários do local 1 (PERMDISP, $F_{5,48} = 9,78$, $p(\text{perm}) = 0,001$) mas não no local 2 (PERMDISP, $F_{5,48} = 2,13$, $p(\text{perm}) = 0,16$). Comparações *a posteriori* indicaram uma maior dispersão nas assembleias dos horários crepusculares e noturnos do que nos horários do dia (PERMDISP, 06:00h = $49,9 \pm 2,4$; 08:30h = $26,1 \pm 1,8$; 14h = $30,2 \pm 2,9$; 17:30h = $41,8 \pm 3,8$; 19:30h = $47,3 \pm 4,8$; 21h = $50,4 \pm 3,8$) [Média \pm EP]. Apesar de nenhuma diferença na dispersão ter sido detectada para o local 2, comparações par a par indicaram uma maior dispersão no anoitecer do que durante os dois horários do dia (PERMDISP, 17:30h = $40,7 \pm 3,8$; 14h = $26,6 \pm 1,9$).

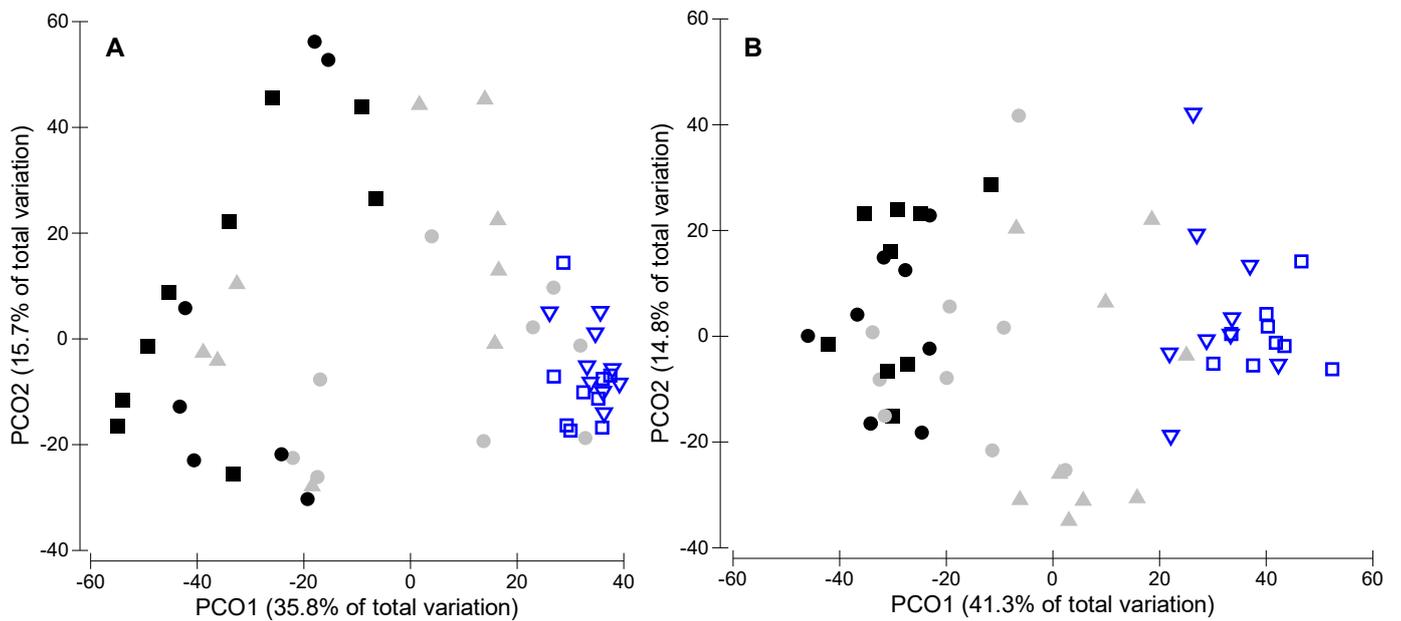


Figura II-2. Ordenações da análise de Coordenadas Principais (PCO) da assembleia de peixes do (A) local 1 e (B) local 2 demonstrando a variação através do ciclo diário. Símbolos representam os horários de amostragem: Triângulo cinza – 06:00h; triângulo invertido azul – 08:30h; quadrado azul – 14:00h; círculo cinza – 17:30h; círculo preto – 19:30h; quadrado azul – 21:00h.

As espécies responsáveis por mudanças na estrutura da assembleia de peixes foram *P. acuminatus*, *P. schomburgkii* que foram negativamente correlacionados com o eixo 1, indicando que foram claramente associados os horários do período noturno (Tabela II-4). *Malacoctenus delalandii*, *H. steindachneri*, *A. saxatilis*, *M. acutirostris*, *D. argenteus*, e *S. fuscus* foram positivamente associados com o eixo 1, indicando que foram associados com os horários do período diurno. O eixo 2 foi representado por espécies que tiveram correlação ou positiva ou negativa com o eixo 1, tais como *M. acutirostris*, *H. aurolineatum*, *P. acuminatus*, *P. schomburgkii*, o que indica que estas espécies foram associadas com os horários crepusculares (Tabela II-4).

Tabela II-4. Espécies de peixes com correlações significativas com os dois primeiros eixos (PCO1 ou PCO2) da análise de coordenadas principais (PCO) da figura II-2. Espécies com correlações negativas com PCO1 são associadas com as amostras da esquerda do diagrama do PCO e as espécies com correlações positivas com as amostras da direita.

Espécies	Local 1		Local 2	
	PCO1	PCO2	PCO1	PCO2
<i>Pareques acuminatus</i>	-0.71	-0.40	-0.72	
<i>Pempheris schomburgkii</i>	-0.32	0.43		
<i>Haemulon steindachneri</i>	0.79	-0.34	0.77	-0.42
<i>Abudefduf saxatilis</i>	0.65		0.74	
<i>Chaetodon striatus</i>	0.61			
<i>Malacoctenus delalandii</i>	0.60		0.78	
<i>Mycteroperca acutirostris</i>	0.50		0.66	0.48
<i>Diplodus argenteus</i>			0.63	
<i>Stegastes fuscus</i>			0.52	
<i>Haemulon aurolineatum</i>			0.40	0.45

3.3. Variação na contribuição de espécies noturnas

A contribuição para a similaridade das espécies características do período noturno, observadas durante o dia (14:00h) e noite (19:30h) durante o mês de maio, foram comparadas com as contribuições em amostragens realizadas apenas às 14:00h, durante o mês de junho, a fim de detectar qualquer potencial mudança na participação destas espécies para a similaridade de cada local. *Pareques acuminatus* não contribuiu para a similaridade da assembleia do local 1, quando apenas amostragens durante o dia foram consideradas, entretanto foi a segunda espécie com maior percentagem de contribuição (16,20%) para a similaridade quando amostras realizadas durante o dia e noite foram consideradas. No local 2, *P. acuminatus* apresentou uma percentagem de contribuição de 8,5% em observações realizadas somente durante o dia, enquanto foi a segunda espécie com maior percentagem de contribuição (20,1%) quando amostras do dia e noite foram consideradas. *Pempheris schomburgkii* não contribuiu para a similaridade da assembleia do local 1 durante amostragens diurnas, enquanto foi a sexta espécie com maior percentagem de contribuição (7,3%) considerando amostragens durante o dia e noite. No local 2, *P. schomburgkii* foi raramente observada.

3.4. Riqueza de espécies e abundância

A PERMANOVA realizada para a riqueza de espécies e abundância de peixes apresentou diferenças significativas para o fator horário, assim como para a interação entre horário e local, enquanto diferenças entre os locais ocorreram apenas para a riqueza de espécies (Tabela II-5). Entretanto, a média dos quadrados para o “horário”

foi maior do que aquelas para as respectivas interações e para o “local”, no caso da riqueza de espécies. Os fatores dia (para riqueza e abundância) e local (para abundância) foram removidos das análises por não serem significativos e apresentarem a proporção da explicação da variabilidade negativa. A média do número de espécies por 40m² variou fortemente, atingindo os menores valores durante os horários da noite (19:30h e 21:00h), e os maiores valores durante a manhã (08:30h) para o local 1 ou com maiores valores no horário da manhã e tarde, para o local 2 (08:30h e 14:00h). Durante o amanhecer (06:00h), o número de espécies foi similar aquele encontrado no anoitecer para o local 1 (17:30h) e foi maior do que anoitecer para o local 2 (Figura II-3).

A média da abundância teve os maiores valores durante os horários da manhã e os menores valores durante a noite e nos horários crepusculares (Figura II-3). Diferenças na abundância entre a manhã e tarde foram observadas somente no local 1, enquanto no local 2, manhã e tarde não foram diferentes. Não foram observadas diferenças significativas entre o amanhecer e o anoitecer para o local 1, enquanto a abundância foi maior às 06:00h do que às 17:30h no local 2. No local 1, as menores abundâncias foram observadas às 19:30h, enquanto no local 2, foi menor durante o anoitecer e durante os horários da noite.

Tabela II-5. Análise multivariada permutacional da variância (PERMANOVA) baseada na distância Euclidiana para a riqueza de espécies e a abundância de peixes recifais nos recifes rochosos estudados.

<i>Riqueza de espécies</i>					
Fonte de variação	G.L	SQ	MQ	Pseudo-F	P(perm)
Horário	5	16.787	3.3574	24.804	0.005
Local	1	1.3443	1.3443	15.168	0.001
Ho*Lo	5	0.67679	0.13536	1.5273	0.175
Resíduos	96	8.5079	8.86E-02		
Total	107	27.316			
<i>Densidade</i>					
Fonte de variação	G.L	SQ	MQ	Pseudo-F	P(perm)
Horário	5	490.49	98.098	17.66	0.011
Ho*Lo	5	27.775	5.5549	4.3097	0.003
Resíduos	97	125.03	1.2889		
Total	107	643.29			

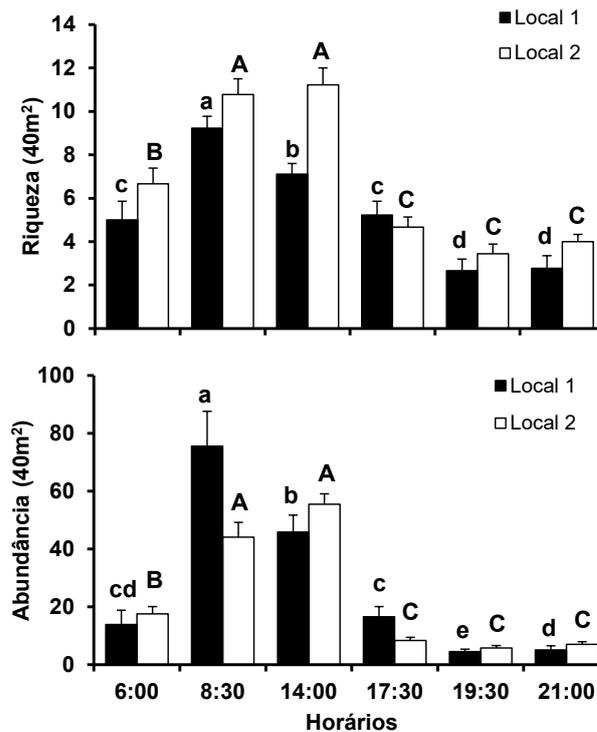


Figura II-3. Média da riqueza de espécies e abundância (indivíduos por 40 m² ± EP) durante o ciclo diário. Letras minúsculas e maiúsculas indicam as diferenças significativas segundo PERMANOVA para o local 1 e local 2, respectivamente.

3.5. Variação diurna para espécies selecionadas

A média da abundância das espécies comuns que tiveram elevada correlação com o eixo do PCO (frequência de ocorrência > 0,3 e correlações > 0,4) apresentaram o padrão comum de aumento na abundância de espécies diurnas a partir de 06:00h, atingindo um máximo às 08:30 ou 14:00h, com um decréscimo às 17:30h (Figura II-4). As únicas diferenças significativas entre as amostragens da manhã e da tarde foram observadas para *A. saxatilis* ($t = 1,15$, $p_{perm} = 0,008$) e *M. acutirostris* no local 1 ($t = 2,4$; $p_{perm} = 0,02$), que decresceram em abundância da manhã para a tarde, e para *H. steindachneri* ($t = 2,3$; $p_{perm} = 0,03$) no local 2, que teve padrão inverso. *Chaetodon striatus* e em menor escala *M. acutirostris* ainda foram observados durante a noite, porém em menores abundâncias. *Pareques acuminatus*, a espécie mais característica dos horários da noite, foi observada, desde o anoitecer, durante dos horários da noite até o amanhecer, enquanto *P. schomburgkii*, que foi raramente observada no local 2, não apresentou diferenças significativas entre os horários crepusculares e os horários da noite (Figura II-4).

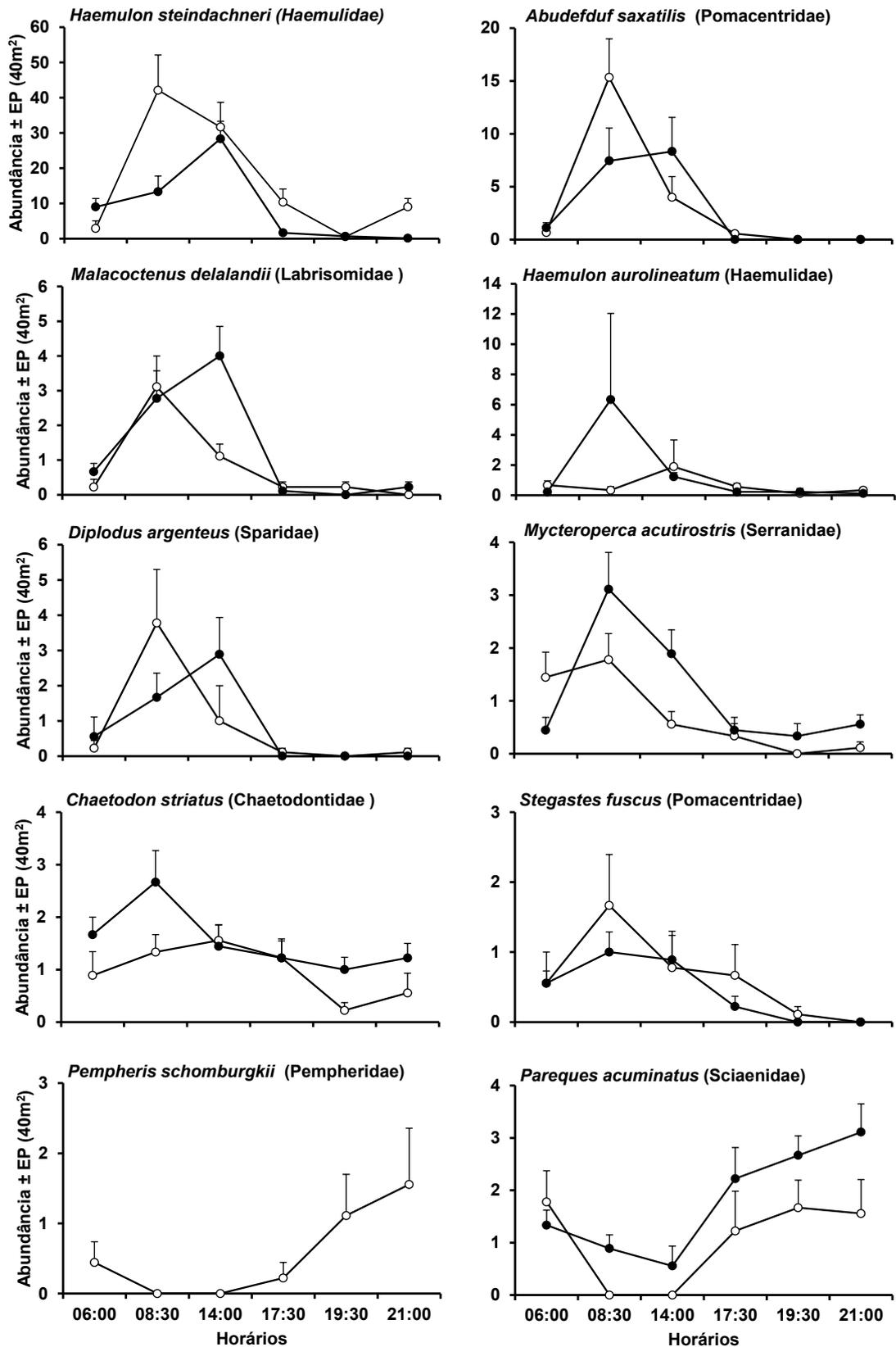


Figura II-4. Mudanças na média da abundância de espécies de peixes selecionadas com o ciclo diário em dois recifes rochosos do Sudeste do Brasil. Local 1 (círculos brancos) e local 2 (círculos pretos).

4. DISCUSSÃO

A assembleia de peixes variou consistentemente entre os períodos diurno (08:30 e 14:00h), noturno (19:30 e 21:00h) e crepuscular (06:00 e 17:30) para as medidas de composição da assembleia, riqueza de espécies e abundância. Distintas assembleias foram observadas entre os horários diurnos e noturnos, definidas devido a uma grande variação não apenas na composição, como também em termos de riqueza de espécies e abundância. Durante a noite, as famílias Sciaenidae (representado por *Pareques acuminatus*) e Pempheridae (*Pempheris schomburgkii*) tomam lugar, por exemplo, dos Haemulidae (*Haemulon steindachneri*), Pomacentridae (*Abudefduf saxatilis*), Chaetodontidae (*Chaetodon striatus*) e Labrisomidae (*Malacoctenus delalandii*) abundantes durante o dia no recife. Os horários crepusculares tiveram composição semelhante entre si, sendo caracterizado tanto por espécies dos horários do dia (*H. steindachneri*, *M. acutirostris*) quanto da noite (*P. acuminatus*), refletindo esse período de transição. Essa mistura de espécies esteve associada com a maior variação da estrutura da assembleia dos horários crepusculares, em comparação aos horários diurnos que variaram menos.

Mudanças na composição das assembleias de peixes em escalas curtas têm sido principalmente atribuídas a variações no comportamento alimentar (PIET & GURUGE, 1997; ANNESE & KINGSFORD, 2005) e a estratégias para evitar a predação (WOLTER & FREYHOF, 2004; HAMMERSCHLAG *et al.*, 2010), associadas às variações de luminosidade ao longo do dia (HOBSON, 1972; MCFARLAND *et al.*, 1979; RICKEL & GENIN, 2005). A média da riqueza de espécies e a abundância foram maiores durante os horários do dia, sofreram uma drástica redução durante a noite, e apresentaram valores intermediários durante os horários crepusculares. Apenas 21% do total de espécies registradas foram comuns a todos os horários, sendo que a maioria foi pouco abundante em pelo menos um horário. Durante a noite, em média a riqueza foi até 3,5 x menor do que durante o horário da manhã, enquanto a abundância sofreu uma redução de até 16x entre estes horários. A redução no número de espécies e indivíduos durante a noite comparados com o dia foi também documentada em outros estudos na literatura (SANTOS *et al.*, 2002; AZZURRO *et al.*, 2007; CARPENTIERI *et al.*, 2005). Entretanto, neste estudo apenas duas espécies foram consideradas abundantes no período noturno (*P. acuminatus* e *P. schomburgkii*), o que pode ser considerado abaixo do esperado para assembleias de peixes de regiões tropicais.

O total de 42 espécies registradas é inferior ao de estudos prévios em recifes rochosos próximos, na baía da Ilha Grande (57 espécies, observados por Teixeira *et al.* 2012), o que pode ser em parte devido ao período de amostragem reduzido desde estudo, concentrado em três dias consecutivos. Dez espécies foram consideradas as mais responsáveis pela discriminação entre os grupos de horários e destas, apenas duas foram características do período noturno (*P. acuminatus* e *P. schomburgkii*), o que pode ser considerado abaixo do esperado para assembleias de peixes de regiões tropicais. Levantamentos anteriores de peixes recifais na baía da Ilha Grande realizados por FERREIRA *et al.* (2007), apesar de ter tido ênfase na ictiofauna diurna, registraram espécies da família Apogonidae (p. ex. *Apogon americanos*, *Phaeoptyx pigmentaria* e *Astrapogon puncticulatus*), conhecida por reunir espécies de atividade noturna, sugerindo que o número de espécies dominantes do período noturno pode ser bem maior em outras áreas da baía. A localização no continente, onde se espera que os efeitos

antrópicos exerçam maiores influências sobre a diversidade local, pode ser um fator associado à presença de apenas duas espécies características do período noturno neste estudo.

A atividade diária de espécies de peixes é atribuída a abundância de presas e disponibilidade de abrigo (HOBSON, 1972; GLADFELTER, 1979). A atividade noturna do planctívoro *P. schomburgkii* (Pempheridae) pode estar relacionada à variação diária do zooplâncton. Isto foi indicado ANNESE & KINGSFORD (2005) que avaliando o comportamento diário de Pempheridae registraram que anfípodos, a principal presa de indivíduos adultos, foram apenas disponíveis durante a noite e concentrados em áreas rasas, enquanto larvas de decapoda, principal item de indivíduos menores, foram abundantes durante o dia e a noite. Padrões temporais de curta escala de espécies de peixes também são influenciados pela susceptibilidade de suas presas. Além da abundância de presas, sua maior susceptibilidade à predação é uma característica que pode estar relacionada à atividade diária de seus predadores. Neste estudo, *M. acutirostris* (Serranidae) apresentou maior atividade durante a manhã e em menor escala no período crepuscular, padrão consistente para os três dias consecutivos no local 1. Este padrão de atividade está de acordo com o reportado por GIBRAN (2007), que observou que esta espécie captura pequenos peixes em cardume, larva de peixes e crustáceos misidáceos durante o período crepuscular e durante a manhã. MASUDA *et al.* (2012) sugeriram que a atividade crepuscular da garoupa *Epinephelus akaara* (Serranidae) é uma adaptação à alimentação tanto de pequenos peixes, que mudam entre a atividade diurna e descanso noturno, quanto de crustáceos noturnos, que apresentam um padrão de atividade oposto. O período de baixa luminosidade durante as primeiras horas da manhã facilita a ação dos predadores, o que aliado aos movimentos de saída e/ou entrada em tocas de presas, podem contribuir para a variação observada na ocorrência do *M. acutirostris*.

O padrão de luminosidade ao longo do dia também pode afetar a distribuição de espécies de peixes através do efeito da luz na qualidade nutricional do alimento, o que pode ser pelo menos parcialmente relacionado à atividade diurna dos peixes herbívoros. A *diel feeding hypotheses* prediz que espécies podem otimizar o ganho energético alimentando-se em horários do dia em que a qualidade nutricional atinge as maiores taxas (TABORSKY & LIMBERGER, 1980). O padrão de distribuição temporal no valor nutricional de algas pode afetar as os padrões de alimentação de espécies de peixes herbívoros e assim, afetar suas abundâncias ao longo do dia no recife. ZEMKE *et al.* (2002) observaram que o padrão de aumento do valor nutricional de algas, atingindo o máximo durante o meio dia e permanecendo relativamente constante durante a tarde, foi correlacionada com o padrão diário de forrageamento de muitas espécies de peixes herbívoros marinhos. A maior abundância e riqueza de espécies durante o dia também pode ser relacionada à potencialmente um maior número de espécies de peixes utilizarem a visão para localizar alimento, encontrar parceiros e evitar predadores, enquanto um menor número de espécies possuem as adaptações necessárias à exploração do período noturno.

Diferenças no tamanho do corpo, e/ou fisiológicas (habilidade visual) e restrições ecológicas são fatores que afetam os movimentos e comportamentos de peixes noturnos. Um estudo de BOHLKE & CHAPLIN (1968) *apud* MYRBERG & FUIMAN (2002) demonstrou que espécies noturnas (membros das famílias Apogonidae, Priacanthidae, Holocentridae e Pempheridae) possuem olhos com diâmetros de 30 a 110% maiores do que espécies diurnas (famílias Chaetodontidae,

Pomacentridae, Labridae, Scaridae, Acanthuridae, Balistidae, Ostraciidae, e Tetraodontidae). Olhos maiores aumentam a habilidade de detectar pontos de luminosidade quando níveis de luz estão baixos, assim como durante a noite, em tocas ou em maiores profundidades. Também fornece maior número de fotorreceptores, o que aumenta a resolução espacial, provavelmente importante para planctívoros noturnos que possivelmente criam um contraste do zooplâncton com o fundo permitindo detectá-los (MYRBERG & FUIMAN, 2002). A visão dos peixes diurnos é provavelmente limitada pela luz no horário crepuscular. PANKHURST (1989) demonstrou que peixes noturnos e crepusculares são melhores equipados para visão escotópica (habilidade de utilizar a visão em níveis baixos de luz) do que os peixes diurnos. Entretanto, espécies noturnas podem usar outros sistemas sensoriais no escuro, através de especializações auditivas (associações da bexiga natatória com o ouvido interno) ou na linha lateral. Por exemplo, *Pareques acuminatus* (Scieanidae), a espécie mais característica do período noturno neste estudo, é considerado um especialista auditivo, demonstrando sensibilidade a faixas de alta frequência (>2,000 Hz) (TAVOLGA & WODINSKY, 1963). Essa elevada sensibilidade é particularmente importante para detecção da presa, uma vez que invertebrados produzem sons específicos que podem ser distinguidos por peixes.

Variações ocorrendo na escala dos locais (i.e. metros) significativamente contribuíram para a variabilidade entre as assembleias dos dois locais. Por exemplo, *P. schomburgkii*, abundante principalmente durante a noite no local 1 ($1,12 \pm 0,59$ indivíduos por 40m^2), foi pouco observada no local 2 ($0,12 \pm 0,12$ indivíduos por 40m^2). Essa variabilidade vai além dos propósitos deste estudo, mas pode estar relacionada principalmente a variações na abundância e tamanho de refúgios entre os locais. ANNESE & KINGSFORD, 2005 observaram que membros da família Pempheridae demonstraram uma elevada fidelidade ao local de abrigo, os quais retornaram ao mesmo abrigo por 7 semanas, enquanto outros indivíduos moveram-se para abrigos próximos (< 20m de distância). Espécies com elevado grau de especificidade a determinado abrigo podem ser altamente sensíveis a variações na complexidade do habitat, o que explicaria o caso dos dois locais deste estudo apresentarem diferenças marcantes na abundância desta espécie.

O uso de amostragens noturnas em ambientes recifais tem sido apontado como uma técnica viável para ampliar o conhecimento da estrutura de assembleias de peixes. Assim como reportado por (AZZURRO *et al.*, 2007), as lanternas utilizadas neste estudo foram adequadas para explorar visualmente o transecto e os peixes foram facilmente reconhecidos durante os levantamentos noturnos. O uso de uma largura do transecto (2 m) restrita permite uma boa visualização do transecto e a contagem dos peixes foi facilitada pela baixa abundância durante a noite e boas condições de visibilidade. A reação de algumas espécies a luz pode superestimar sua abundância, porém a natação contínua ao longo do transecto minimiza este problema.

Apesar da maior abundância de espécies diurnas do que noturnas, poucos indivíduos de espécies características do dia foram observados em abrigos durante a noite. Isto obviamente pode estar associado aos inúmeros abrigos fora da área do transecto que não foram vistoriados ou, como reportado por EBELING & BRAY (1976), a espécie que se deslocam para áreas adjacentes de substrato arenoso ou realizam técnicas mais drásticas, como enterrar-se na areia no período noturno. Uma exceção foi *Chaetodon striatus*, que apesar de ser conhecida por seu hábito diurno, foi abundante nos censos noturnos deste estudo. Esta espécie tem um amplo período de atividade diário (cerca de 11h30min), entretanto encerra sua atividade alimentar pouco antes do anoitecer (BONALDO *et al.*, 2005). A maioria dos indivíduos de *C. striatus*

observados durante a noite estava fora de tocas, porém não exercendo qualquer comportamento alimentar evidente, ou grandes deslocamentos.

Embora em uma escala espacial reduzida, este estudo indica o quanto espécies noturnas podem ser subestimadas, já que estudos de assembleias de peixes recifais geralmente adotam apenas amostragens durante o dia. As espécies noturnas *P. acuminatus* e *P. schomburgkii* seriam consideradas pouco abundantes ou ausentes caso apenas censos diurnos tivessem sido realizados, enquanto foram as mais comuns durante a noite e, mesmo considerando a assembleia dos dois períodos (dia + noite), estiveram entre as espécies com maior percentagem de contribuição para a similaridade dos locais. A subestimativa de espécies muito abundantes pode acarretar fortes tendências na avaliação da estrutura da assembleia, bem como na estrutura trófica, como seria para o grupo trófico dos planctívoros neste estudo, caso censos noturnos não tivessem sido empregados. O padrão geral de baixa densidade de planctívoros em recifes próximos à costa, por exemplo, pode ser confundido pela falta de amostragens noturnas. O papel que os peixes noturnos podem desempenhar para a dinâmica trófica de comunidades de recifes rochosos ainda é desconhecido. A falta de estudos de assembleia de peixes noturnos cria uma lacuna no conhecimento de aspectos importantes como influência do habitat para a distribuição das espécies bem como os efeitos de impactos como pesca e poluição na assembleia de peixes noturnos.

Este estudo não indicou tendências sistemáticas na avaliação das assembleias de peixes de recifes rochosos amostradas nos mesmos locais em diferentes horários do período diurno (08:30 e 14:00h), e assim concorda com estudos prévios (THOMPSON & MAPSTONE, 2002; WILLIS *et al.*, 2006). A estrutura da assembleia de peixes não diferiu entre os horários da manhã e da tarde, e embora diferenças tenham sido detectadas nas análises univariadas, estas foram dependentes do local. A riqueza de espécies e a abundância foram maiores no horário da manhã (08:30h) do que no horário da tarde (14:00h) no local 1, porém tais diferenças não foram observadas no local 2. Algumas espécies também foram consistentemente mais abundantes em um horário do período diurno, como *A. saxatilis* e *M. acutirostris* no local 1, e *H. steindachneri* no local 2, as quais decresceram em abundância da manhã para tarde. Variações sistemáticas nos padrões de atividade durante o dia de espécies muito abundantes e frequentes podem causar a redistribuição das espécies mais abundantes, gerando significantes tendências caso uma amostragem seja realizada apenas pela manhã, por exemplo (THOMPSON & MAPSTONE, 2002; WILLIS *et al.*, 2006). WILLIS *et al.* (2006) sugeriu que, como a abundância relativa de espécies selecionadas pode variar dentro dos locais em diferentes horas do dia, deveria ser uma prática padrão randomizar ou variar as amostragens com relação ao horário em determinado tratamento (p. ex. profundidade, tipo de habitat, área marinha protegida). Uma atenção maior deve ser dada às variações de espécies abundantes ao longo do dia e o quanto tais variações estão relacionadas com as características do habitat de cada local.

Este estudo demonstrou uma marcante variação na assembleia de peixes recifais ao longo do ciclo de 24 horas em termos de estrutura, riqueza de espécies e abundância. Apesar destas mudanças serem esperadas em ambientes recifais, pouco foi demonstrado em estudos na literatura sobre variações ao longo do dia, bem como entre o dia e a noite. Nesse sentido, censos visuais noturnos podem ser utilizados como uma maneira de coletar um dado mais completo. Diversos aspectos, como a efetividade de áreas marinhas protegidas sobre a assembleia de peixes noturnos, o papel dos peixes noturnos para a dinâmica trófica de comunidades de recifes rochosos foram ainda pouco

estudados. Mais estudos são necessários, com uma abordagem espacial mais ampla em recifes com diferentes habitats.

5. CONCLUSÕES

1. Foi descrita uma variação ao longo do ciclo diário na estrutura da assembleia, riqueza e abundância de espécies de peixes de recifes rochosos, o que é geralmente atribuído a mudanças comportamentais associadas a obtenção de alimentos, proteção contra a predação, mediadas pelas variações na luminosidade. A maior variabilidade da assembleia dos horários crepusculares está relacionada à natureza de transição deste período, quando espécies diurnas e noturnas se movem entre diferentes habitats no recife rochoso, procurando/deixando os abrigos.
2. As marcadas diferenças encontradas na assembleia de peixes entre o dia e a noite serve de base para sugerir que em estudos da biodiversidade de ambientes recifais devem ser realizadas também amostragens noturnas para evitar a subestimativa de espécies. A importância ecológica de espécies dominantes na comunidade pode ser minimizada quando apenas amostragens diurnas são realizadas.
3. Foram observadas variações na abundância de espécies entre os horários da manhã e da tarde, entretanto este padrão foi dependente do local. Estudos de padrões espaciais em assembleias de peixes devem considerar as variações na abundância de espécies dominantes ao longo do dia, considerando que tendências significativas podem confundir as comparações espaciais.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLEN, J.J.; MÄTHGER, L.M.; BURESCH, K.C.; FETCHKO, T.; GARDNER, M.; HANLON, R.T. Night vision by cuttlefish enables changeable camouflage. **The Journal of experimental biology**, v. 213, n. 23, p. 3953–60. 2010.

ANDERSON, M.J.; WILLIS, T.J. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. **Ecology**, v. 84, p. 511–525. 2003.

ANDERSON, M.J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, p. 32– 46. 2001.

ANDERSON, M.J. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. **Biometrics**, v. 62, n. 1, p. 245–253. 2006.

ANDERSON, M.J.; GORLEY, R.N.; CLARKE, K.R. **PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods**. Primer-E, Plymouth, UK, 2008. 214 p.

ANNESE, D.M.; KINGSFORD, M.J. Distribution, movements and diet of nocturnal fishes on temperate reefs. **Environmental Biology of Fishes**, v. 72, n. 2, p. 161–174. 2005.

AZZURRO, E.; PAIS, A.; CONSOLI, P.; ANDALORO, F. Evaluating day–night changes in shallow Mediterranean rocky reef fish assemblages by visual census. **Marine Biology**, v. 151, n. 6, p. 2245–2253. 2007.

BONALDO, R.M.; KRAJEWSKI, J.P.; SAZIMA, I. Meals for two: foraging activity of the butterflyfish *Chaetodon striatus* (Perciformes) in southeast Brazil. **Brazilian journal of biology**, v. 65, n. 2, p. 211–5. 2005.

BOWMAKER, J.K. The visual pigments of fish. **Progress in Retinal and Eye Research**, v. 15, p. 1–31. 1995.

CARPENTIERI, P.; COLLOCA, F.; ARDIZZONE, G.D. Day–night variations in the demersal nekton assemblage on the Mediterranean shelf-break. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 63, n. 4, p. 577–588. 2005.

COLLETTE, B.B.; TALBOLT, F.H. Activity patterns of coral reef fishes with emphasis on nocturnal-diurnal changeover. **Bulletin of the Natural History Museum, Los Angeles**, v. 14, p. 98–124. 1972.

COLWELL, R.K. **EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2. User's Guide and applications**. Disponível em <<http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>>. Acesso em janeiro 2011.

DANILOWICZ, B.S.; SALE, P.F. Relative intensity of predation on the French grunt, *Haemulon flavolineatum*, during diurnal, dusk, and nocturnal periods on a coral reef. **Marine Biology**, v. 133, p. 337–343. 1999.

EBELING, A.W.; BRAY R.N. Day versus night activity of reef fishes in a kelp forest off Santa Barbara, California. **Fishery bulletin**, v. 74, n. 4, p. 703–717. 1976.

ENGQVIST, L. The mistreatment of covariate interaction terms in linear model analyses of behavioural and evolutionary ecology studies. **Animal Behaviour**, v. 70, p. 967–971. 2005.

FERREIRA, C.E.L.; GONCALVES, J.E.A.; COUTINHO, R. Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. **Environmental Biology of Fishes**, v. 61, p. 353–369. 2001.

FERREIRA, C.E.L.; PERET, A.C.; COUTINHO, R. Seasonal grazing rates and food processing by tropical herbivore fishes. **Journal of Fish Biology**, v. 53, p. 222–235. 1998.

FERREIRA, C.E.L.; FERREIRA, C.G.W.; RANGEL, C.A.; MENDONÇA, J.P.; GERHARDINGER, L.C.; FILHO, A.C.; GODOY, E.A.; LUIZ JUNIOR, O.; GASPARINI, J.L. In: CREED, J.C.; PIRES, D.O. & FIGUEIREDO, M.A.O. (Orgs). **Biodiversidade marinha da Baía da Ilha Grande**. Brasília, Ministério do Meio Ambiente (Série Biodiversidade 23) p. 293–332. 2007.

FERREIRA, C.E.L.; FLOETER, S.R.; GASPARINI, J.L.; FERREIRA, B.P. JOYEUX, J.C. Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. **Journal of Biogeography**, v. 31, n. 7, p. 1093–1106. 2004.

FLOETER, S.R.; KROHLING, W.; GASPARINI J.L.; FERREIRA C.E.L; ZALMON, I.R. Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. **Environmental Biology of Fishes**, v. 78, p. 147–160. 2007.

FREON, P.; GERLOTTO, F; SORLA, M. Diel variability of school structure with species reference to transition periods. **ICES Journal of Marine Science**, v. 53, p. 459–464. 1996.

GIBRAN, F.Z.; MOURA, R.L.D. The structure of rocky reef fish assemblages across a nearshore to coastal islands' gradient in Southeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 10, n. 2, p. 369–382. 2012.

GIBRAN, F.Z. Activity, habitat use, feeding behavior, and diet of four sympatric species of Serranidae (Actinopterygii: Perciformes) in southeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 5, n. 3, p. 387–398. 2007.

GLADFELTER, W.B. Twilight migrations and foraging behaviour of the Copper Sweeper *Pempheris schomburgki* (Teleosti: Pempheridae). **Marine Biology**, v. 50, p. 109–119. 1979.

HAMMERSCHLAG, N.; HEITHAUS, M.R.; SERAFY, J.E. The influence of predation risk and food supply on nocturnal fish foraging distributions along a subtropical mangrove-seagrass ecotone. **Marine Ecology Progress Series**, v. 414, p. 223–235. 2010.

HARVEY, E.S.; BUTLER, J.J.; MCLEAN, D.L.; SHAND, J. Contrasting habitat use of diurnal and nocturnal fish assemblages in temperate Western Australia. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 426-427, p. 78–86. 2012.

HELFMAN, G.S. Fish behaviour by day, night and twilight. In: **Behaviour of Teleost Fishes** (Ed. by T. J. Pitcher), London: Chapman & Hall, 1986. p. 479–512.

HOBSON, E.S. Activity of Hawaiian reef fishes during the evening and morning transitions between daylight and darkness. **Fishery Bulletin**, v. 70, p. 715–740. 1972.

HOLZMAN, R.; OHAVIA, M.; VAKNIN, R.; GENIN, A. Abundance and distribution of nocturnal fishes over a coral reef during the night. **Marine Ecology Progress Series**, v. 342, p. 205–215. 2007.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Geografia do Brasil–Região Sudeste**. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, v. 3, p. 1–89. 1977.

MASUDA, R.; MATSUDA, K.; TANAKA, M. Laboratory video recordings and underwater visual observations combined to reveal activity rhythm of red-spotted grouper and banded wrasse, and their natural assemblages. **Environmental Biology of Fishes**, v. 95, n. 3, p. 335–346. 2012.

- MCARDLE, B.H.; ANDERSON, M.J. Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. **Ecology**, v. 82, p. 290–297. 2001.
- MCFARLAND, W.N.; OGDEN, J.C.; LYTHGOE, J.N. The influence of light on the twilight migrations of grunts. **Environmental Biology of Fishes**, v. 4, p. 9–22. 1979.
- MILAZZO, M.; BADALAMENTI, F.; VEGA FERNÁNDEZ, T.; CHEMELLO, R. Effects of fish feeding by snorkellers on the density and size distribution of fishes in a Mediterranean marine protected area. **Marine Biology**, v. 146, p. 1213–1222. 2005.
- MYRBERG, A.A.; FUIMAN, J.L.A. The Sensory World of Coral Reef Fishes. In: SALE, P.F. (ed) **Coral Reef Fishes: Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem**. Academic Press, San Diego, California, 2002. p. 123–148.
- NAGELKERKEN, I; DORENBOSCH, M; VERBERK, W.C.E.P; COCERET DA LA MORINIERE, E; VAN DER VELDE, G. Day-night shifts of fishes between shallow-water biotopes of a Caribbean bay, with emphasis on the nocturnal feeding of Haemulidae and Lutjanidae. **Marine Ecology Progress Series**, v. 194, p. 55–64. 2000.
- NASH, R.D.M. The diel behaviour of small demersal fish on soft sediments on the west coast of Scotland using a variety of techniques: with special reference to *Lesueurigobius friesii* (Pisces; Gobiidae). **Marine Ecology**, v. 3, p. 161–178. 1982.
- PANKHURST, N.W. The relationship of ocular morphology to feeding modes and activity periods in shallow marine teleosts from New Zealand. **Environmental Biology of Fishes**, v. 26, n. 3, p. 201–211. 1989.
- PARTRIDGE, J.C. The colour sensitivity and vision of fishes. In: HERRING, P.J.; CAMPBELL, A.K.; WHITFIELD, M.; MADDOCK, L. (Eds.). **Light and Life in the Sea**. Cambridge University Press, 1990. p. 167–184.
- PIET, G.J.; GURUGE, W. Diel variation in feeding and vertical distribution of ten co-occurring fish species: consequences for resource partitioning. **Environmental Biology of Fishes**, v. 50, p. 293–307. 1997.
- POLUNIN, N.V.C; HARMELIN-VIVIEN; GALZIN, M.R. Contrasts in algal food processing among five herbivorous coral-reef fishes. **Journal of Fish Biology**, 47: 455–465. 1995.
- RICKEL, S.; GENIN, A. Twilight transitions in coral reef fish: the input of light-induced changes in foraging behaviour. **Animal Behaviour**, v. 70, n. 1, p. 133–144. 2005.
- SANTOS, M.; MONTEIRO, C.C.; GASPAR, M.B. Diurnal variations in the fish assemblage at an artificial reef. **ICES Journal of Marine Science**, v. 59, p. 32–35. 2002.
- TABORSKY, M; LIMBERGER, D. The activity rhythm of *Blennius sanguinolentus* Pallus: an adaptation to its food source? **Pubblicazioni Della Stazione Zoologica di Napoli. Section I: Marine Ecology**, v. 1, p. 143–153. 1980.
- TAVOLGA, W.N.; WODINSKY, J. Auditory capacities in fishes. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 126, p. 179–239. 1963.

TEIXEIRA, T.P.; NEVES, L.M.; ARAÚJO, F.G. Thermal impact of a nuclear power plant in a coastal area in southeastern Brazil: effects of heating and physical structure on benthic cover and fish communities. **Hydrobiologia**, v. 684, p. 161–175. 2012.

THOMPSON, A.A.; MAPSTONE, B.D. Intra-versus inter-annual variation in counts of reef fishes and interpretations of long-term monitoring studies. **Marine Ecology Progress Series**, v. 232, p. 247–257. 2002.

WARNER, R.R. Large mating aggregations and daily long-distance spawning migrations in the bluehead wrasse, *Thalassoma bifasciatum*. **Environmental Biology of Fishes**, v. 44, p. 337–345. 1995.

WILLIAMS, D.M. Patterns and processes in the distribution of coral reef fishes. In: SALE, P.F. (ed) **The ecology of fishes on coral reefs**. Academic, San Diego, 1991. p. 437–474.

WILLIS, T.J.; BADALAMENTI, F.; MILAZZO, M. Diel variability in counts of reef fishes and its implications for monitoring. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 331, n. 1, p. 108–120. 2006.

WOLTER, C.; FREYHOF, J. Diel distribution patterns of fishes in a temperate large lowland river. **Journal of Fish Biology**, v. 64, p. 632–642. 2004.

YAHIEL, R.; YAHIEL, G.; BERMAN, T.; JAFFE, J.S.; GENIN, A. Diel pattern with abrupt crepuscular changes of zooplankton over a coral reef. **Limnology and Oceanography**, v. 50, n. 3, p. 930–944. 2005.

ZEMKE-WHITE, W.L.; CHOAT, J.H.; CLEMENTS, K.C. A re-evaluation of the diel feeding hypothesis for marine herbivorous fishes. **Marine Biology**, v. 141, n. 3, p. 571–579. 2002.

CAPÍTULO III

RELAÇÕES ENTRE HETEROGENEIDADE DO HABITAT E A BETA DIVERSIDADE DE ASSEMBLEIAS DE PEIXES RECIFAIS EM PEQUENAS ESCALAS ESPACIAIS

RESUMO

A heterogeneidade do habitat, definido como a diversidade de elementos estruturais em determinada escala espacial, é conhecida por influenciar diferentes componentes da diversidade de espécies. O objetivo principal deste estudo foi examinar as relações entre a heterogeneidade do habitat e a variação na composição de espécies (beta diversidade) da assembleia de peixes, e investigar as relações entre a beta diversidade e riqueza e diversidade de espécies (diversidade alfa) de costões rochosos situados em diferentes áreas da baía da Ilha Grande. Foram testadas as hipóteses de que (1) existe uma associação positiva entre a heterogeneidade do habitat e a beta diversidade e (2) que áreas com habitats mais heterogêneos, com maior beta diversidade, suportam uma maior diversidade alfa. Estes componentes da diversidade da assembleia de peixes (diversidade beta e alfa) e do habitat (heterogeneidade do habitat) foram avaliados em pequenas escalas espaciais, entre transectos de uma mesma área. Quatro áreas foram estabelecidas na baía da Ilha Grande: as áreas de 1 a 3 são compostas por duas ilhas, enquanto a área 4 localiza-se no continente, onde dois costões rochosos foram selecionados. Em cada área, 24 transectos foram amostrados, totalizando 96 transectos. As áreas diferiram quanto a média da composição das assembleias (baseado na análise canônica de coordenadas principais) e quanto a heterogeneidade da composição da comunidade e heterogeneidade do habitat (baseado no teste de homogeneidade das dispersões). Relações positivas significativas foram detectadas entre a heterogeneidade do habitat e a beta diversidade. A área com habitat mais homogêneo e de menor variação na composição da assembleia entre os transectos foi dominada por organismos tridimensionalmente pouco complexos (zoantídeos), enquanto as áreas que apresentaram algas frondosas, matrizes de algas epilíticas (MAE) e zoantídeos com uma percentagem de cobertura mais equitativa, tiveram a maior heterogeneidade do habitat e beta diversidade. Para todas as medidas de diversidade alfa utilizadas, a área com habitat mais heterogêneo e com maior beta diversidade, apresentou uma diversidade alfa maior do que a área com habitat mais homogêneo e de menor beta diversidade. Entretanto, as relações positivas entre a beta diversidade e a diversidade alfa foram significativas apenas para a riqueza de espécies, e não para a estimativa da riqueza e a diversidade de Shannon. Dessa maneira, foi sugerido que os zoantídeos atuam como agentes homogeneizadores do habitat e podem promover uma menor variação na composição de espécies em escalas curtas. Por outro lado, estruturas que conferem maior complexidade ao habitat, como as macroalgas, contribuem para maior beta diversidade. Além disso, outros fatores como as diferenças nas distâncias das áreas para a costa e as diferenças nos níveis de interferências humanas podem ter mascarado as relações entre a beta diversidade e a diversidade alfa através das áreas. Estes resultados podem contribuir para o entendimento de processos que atuam em pequena escala, entre transectos individuais, para os componentes da diversidade das assembleias de peixes de recifes rochosos.

Palavras chaves: diversidade beta, dispersão multivariada, pequena escala, recifes rochosos.

ABSTRACT

Habitat heterogeneity, defined as a measure of diversity among structural elements in a given spatial scale, is known to influence different component of species diversity. The main aim of this study was to examine relationship between habitat heterogeneity and changes in fish species composition (beta diversity) and to assess relationship between beta diversity and species richness and diversity (alfa diversity) in rocky reefs in different areas of Ilha Grande bay. The tested hypotheses are that (1) there is a positive association between habitat heterogeneity and beta diversity, and (2) areas with more heterogeneous habitats, and higher beta diversity, support higher alfa diversity. These components of fish assemblage diversity (alfa and beta diversity) and habitat (habitat heterogeneity) were assessed in small spatial scales, using transect in a given area. Four areas were selected in Ilha Grande bay: areas 1 to 3 encompass two islands each, whereas area 4 was located in the continent, where two rocky reefs were selected. Twenty-four transect were performed in each area, totaling 96 transects. The areas differed in species composition (based on principal coordinates canonical analysis), in the heterogeneity of the community composition, and in the habitat structure (based on test of homogeneity of dispersion). Significant positive relationship was detected between habitat heterogeneity and beta diversity. The area with more homogenous habitat and lower variation in assemblage composition was dominated by little three-dimensionally complex organisms (zoanths), whereas areas that had fleshy algae, turf and zoanths in a more even percent cover, had higher habitat heterogeneity and higher beta diversity. For all examined measures of alfa diversity, the area with more heterogeneous habitat and higher beta diversity had higher alfa diversity compared with areas of more homogenous habitat and lower beta diversity. However, significant positive relationship between beta and alfa diversity was found for species richness only, not for the estimative of species richness or Shannon diversity. Therefore, it is suggested that zoanths act as agent for habitat homogenization and can promote a lower variation in species composition in short spatial scales. On the other hand, structures that promote higher habitat complexity, such as macroalgae, contribute to higher beta diversity. Moreover, other factors such as differences in distances of the sites from the coast and differences in degree of human interferences may have masked relationship between alfa and beta diversity in the areas. These results can contribute to understanding of the process that act in small scale to the components of diversity of rocky reef fish assemblages.

Key words: beta diversity, multivariate dispersion, small-scale, rocky reefs.

1. INTRODUÇÃO

A distribuição das espécies que habitam ambientes recifais é frequentemente heterogênea. A diversidade de elementos estruturais do habitat (heterogeneidade do habitat) pode afetar a variação na composição (beta diversidade) e na abundância das espécies entre unidades amostrais de uma determinada área (ELLINGSEN & GRAY, 2002; CRAMER & WILLIG, 2005). O aumento na heterogeneidade do habitat em uma pequena escala, entre transectos ou locais, aumenta a disponibilidade de nichos e assim pode promover a biodiversidade local (TOOHEY *et al.*, 2007). Uma vez que a biodiversidade é fortemente relacionada à diversidade de habitats (HEWITT *et al.*, 2009; PÉREZ-MATUS & SHIMA, 2010), estudos sobre as relações entre a heterogeneidade do habitat e as assembleias de peixes podem aprimorar o entendimento da ameaça da homogeneização dos habitats à biodiversidade.

A beta diversidade é proximamente relacionada com o grau de similaridade e heterogeneidade ambiental (BECKING *et al.*, 2006; HARBORNE *et al.*, 2006; DE VOOGD *et al.*, 2006), devido a muitas espécies apresentarem requerimentos específicos de condições de habitat (HENRY *et al.*, 2010). Relações positivas entre a heterogeneidade do habitat e a beta diversidade têm sido documentadas em ambientes terrestres e marinhos (MACARTHUR, 1965, ELLINGSEN & GRAY, 2002, HEWITT *et al.*, 2005). DOWNES *et al.* (1998) em um estudo sobre a influência da heterogeneidade do habitat sobre a diversidade de macroinvertebrados, encontraram diferenças marcantes na composição de assembleias entre substratos com grandes fendas e aqueles sem tais estruturas. HARBORNE *et al.* (2006), modelando a beta diversidade em recifes de corais, demonstraram que o aumento da variação da profundidade incorpora uma série de diferentes comunidades bentônicas aumentando a beta diversidade. Nesse sentido, avaliar as relações da beta diversidade com características do habitat é importante para identificar componentes do habitat geradores de heterogeneidade e entender e conservar padrões de biodiversidade.

Estudos sobre a partição da diversidade em diferentes escalas espaciais demonstraram que uma significativa variabilidade da riqueza e diversidade da assembleia de peixes ocorre em pequenas escalas espaciais, entre transectos individuais (ANDERSON & MILLAR, 2004; RODRÍGUEZ-ZARAGOZA *et al.*, 2011). RODRÍGUEZ-ZARAGOZA *et al.* (2011) encontraram que a beta diversidade entre os transectos de um local apresentou a maior contribuição para a riqueza de espécies de peixes recifais entre os locais. Isto demonstra a importância de processos atuando em pequena escala na estruturação das assembleias de um local. Variações em escalas locais na cobertura de corais, complexidade topográfica e disponibilidade de refúgios são os principais fatores relacionados à variação na composição e diversidade de espécies de peixes recifais (ARIAS-GONZÁLEZ *et al.*, 2006; RODRÍGUEZ-ZARAGOZA *et al.*, 2011). A distribuição heterogênea destes componentes do habitat em escalas espaciais pequenas pode promover variações na composição das espécies de peixes (HARBORNE *et al.*, 2011), permitir a coexistência de diferentes taxas e assim promover a diversidade alfa (local) de uma determinada área. Habitats mais heterogêneos apresentam maior disponibilidade de nichos que podem ser explorados por espécies com diferentes características. Assim, seria esperado que a beta diversidade e a diversidade alfa fossem positivamente correlacionadas através de um gradiente de aumento da heterogeneidade do habitat.

Um modelo teórico proposto por (ELLINGSEN & GRAY, 2002) prediz que a diversidade gama (regional) pode aumentar com a maior beta diversidade, mesmo que a diversidade alfa seja relativamente similar em áreas ambientalmente heterogêneas e homogêneas. Em áreas heterogêneas, a beta diversidade é relativamente alta. Combinando duas amostras destas áreas heterogêneas acarretaria um aumento na riqueza de espécies; assim, quando muitas amostras de áreas heterogêneas são combinadas, a riqueza de espécies de uma região (diversidade gama) aumenta consideravelmente. Por outro lado, em áreas ambientalmente homogêneas as diferenças na composição de espécies entre as amostras são baixas. Neste caso, combinar duas amostras permite apenas um pequeno acréscimo na riqueza de espécies, e mesmo combinando todas as amostras, o aumento na diversidade gama seria menor. Neste sentido, a diversidade gama aumentaria com a maior beta diversidade, mesmo que a diversidade alfa não aumente (ELLINGSEN & GRAY, 2002).

As diferenças na beta diversidade entre áreas podem ocorrer tanto devido a variações na heterogeneidade do habitat quanto às distâncias espaciais entre as unidades amostrais de cada área (HEINO *et al.*, 2013). Grandes distâncias espaciais entre os locais de uma área podem promover a variação na composição de espécies, devido à limitação a dispersão tornar-se a força mais importante quanto maior as distâncias geográficas. Nesse sentido, eliminar ou minimizar esse efeito pode ser útil na avaliação das causas das diferenças na beta diversidade entre diferentes áreas.

A beta diversidade foi definida no presente estudo como a variação espacial em escalas pequenas (entre transectos) da composição da assembleia de peixes dentro de uma área (conjunto de recifes próximos localizados na baía da Ilha Grande), enquanto a diversidade alfa foi considerada a riqueza e diversidade de espécies de cada área. A beta diversidade foi medida como a média da dissimilaridade entre os transectos (ANDERSON *et al.*, 2006) dentro de uma área. Essa técnica tem a vantagem sobre a medida original de WHITTAKER (1960), pois pode ser utilizada para testar se existem diferenças na beta diversidade entre áreas ou grupos, através teste multivariado de homogeneidade das dispersões. Foi assumido que, as menores distâncias geográficas entre os transectos de uma área favorecem a uma menor variação na composição de espécies devido à ausência (ou restrição) da limitação à dispersão. Os objetivos deste estudo foram: 1) avaliar a variação na assembleia de peixes recifais e na heterogeneidade do habitat através de quatro áreas da baía da Ilha Grande; 2) relacionar a variação na composição de espécies e na abundância com a heterogeneidade do habitat; 3) avaliar as relações entre a diversidade beta e a diversidade alfa através das áreas; 4) identificar as variáveis do habitat que foram significantes para a variação das assembleias de peixes entre as áreas. Testou-se a hipótese de que existe uma associação positiva entre a heterogeneidade do habitat e a beta diversidade. Também foi hipotetizado que áreas com habitats mais heterogêneos, com maior beta diversidade, suportam uma maior diversidade alfa.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado em recifes rochosos na Baía da Ilha Grande (23°04'36 S; 44°01'18W), um sistema costeiro considerado oligotrófico no sudeste do Brasil. A baía da

Ilha Grande abrange uma área de aproximadamente 1,000 km² e contém cerca de 350 ilhas rodeadas por águas rasas (geralmente não mais que 8 m de profundidade) (Ignacio et al. 2010) e uma costa irregular. Recifes marginais (*sensu* PERRY & LARCOMBE, 2003) caracterizam a área, compostos por rochas graníticas que se estendem até a interface com o substrato arenoso. O clima da região é tropical úmido, com uma média anual de temperatura acima de 19°C e chuvas concentradas de Dezembro a Março (IBGE, 1977). A temperatura da água varia de 20°C a 31°C, enquanto a salinidade varia de 29 a 36 (DIAS & BONECKER, 2008). As massas de água locais são influenciadas pelos ventos e marés com uma média de amplitude de 1,6 m (NOGUEIRA *et al.*, 1991).

Quatro áreas foram estabelecidas na baía da Ilha Grande para este estudo. As áreas de 1 – 3 são compostas por duas ilhas, enquanto a área 4 localiza-se no continente, onde dois costões rochosos foram selecionados (Figura III-1). A média da profundidade destas áreas variou de 5 a 8 metros na interface entre o substrato rochoso e a areia. A maior distância entre as áreas é de \cong 9 km (entre as áreas 2 e 4) e as distâncias entre as os recifes rochosos de cada área variaram de \cong 0,5 a 1 km. Apenas os locais abrigados da ação das ondas em cada área foram amostrados. Os locais foram agrupados em uma mesma área devido à proximidade espacial, e por apresentarem condições ambientais semelhantes, quanto à exposição a ondas, salinidade e temperatura, profundidade máxima na interface com o substrato arenoso, distância da costa, e interferência humana. A área 4 apresenta uma atividade turística e imobiliária mais intensa, devido a sua localização no continente.

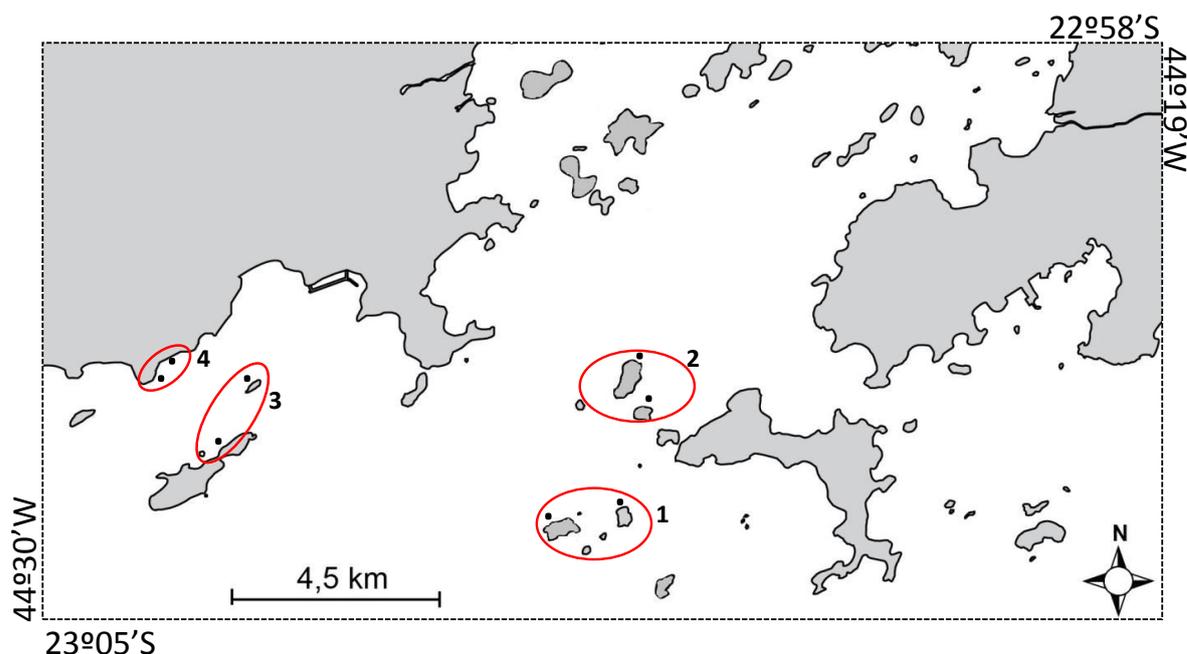


Figura III-1. Mapa da área de estudo com indicação das quatro áreas dos recifes rochosos estudados. Os pontos indicam os locais de cada área onde foram realizadas as amostragens.

2.2. Programa de amostragem

As amostragens de peixes e de variáveis do habitat foram realizadas em junho de 2010. Durante esse período as descargas dos rios são típicas do inverno e não influenciaram as amostragens. Censos visuais subaquáticos foram realizados através do mergulho autônomo ao longo de transectos de 20 m de comprimento e 2 m de largura (40 m²) em profundidades de 3 a 5 metros. Em cada área, 24 transectos foram amostrados, 12 em cada uma das duas ilhas das áreas de 1 – 3, e 12 em cada recife rochoso da área 4, totalizando 96 transectos. Em cada transecto, os censos visuais foram realizados em duas etapas. Na primeira vez, o observador registrou as espécies da coluna d'água, e na segunda vez, realizou a busca em tocas e fendas para observar as espécies crípticas. A unidade amostral, número de peixes por 40 m², foi definida como a soma das espécies observadas na coluna d'água e as crípticas. As amostragens foram realizadas com tempo bom e condições oceanográficas estáveis, entre 9:00 e 14:00 h, durante a maré de quadratura, perto da lua crescente.

O desenho amostral foi elaborado para avaliar o efeito da heterogeneidade do habitat sobre a variabilidade da assembleia de peixes. Foram realizadas 20 fotografias em cada transecto de 40m² (total de 480 fotografias por área) para avaliar tanto a complexidade estrutural quanto a cobertura bêntica. Para a obtenção das fotos foi utilizada a câmera digital PowerShot G9 (Cannon) com caixa estanque WP-DC21 presa a um *quadrat* de PVC, permitindo amostrar uma área de 0,36m² de substrato em cada foto. A complexidade estrutural foi medida em duas escalas: para uma menor escala o número de buracos e fendas de cada *quadrat* foi considerado, enquanto para uma maior escala de complexidade, a altura do substrato foi estimada. O número de buracos e fendas de cada fotografia foi contado. Apesar de diferentes medidas de buracos e fendas terem sido registradas, todas as categorias foram agrupadas em uma única medida chamada “número de refúgios”. A altura do substrato foi registrada no campo, estimando a altura média das rochas localizadas na mesma posição que cada foto foi retirada, utilizando a altura do *quadrat* como referência para a estimativa.

As imagens também foram analisadas para estimar a percentagem da cobertura bêntica utilizando o programa Coral Point with Excel Extensions—CPCe 3.4 (KOHLENER & GILL, 2006) plotando 20 pontos aleatórios em cada imagem, e identificando o substrato sob cada um dos pontos. Os organismos bentônicos expressados como a percentagem de cobertura bêntica foram agrupados em 12 categorias, porém foram utilizadas as categorias mais representativas das áreas estudadas para a avaliação da heterogeneidade do habitat. Estas foram: **Coral maciço** – representado principalmente pelo coral escleractínio *Mussismilia hispida*; **Zoantídeos** – representado por *Palythoa caribaeorum* e *Zoanthus sociatus*; **MAE** (matriz de algas epilíticas)– compreende uma matriz de pequenas macroalgas pertencendo principalmente às ordens Corallinales, Ceramiales e outras algas filamentosas verdes e vermelhas; **Alga frondosa** – principalmente *Sargassum* spp, e **Alga calcárea incrustante** e **esponja**.

2.3. Análises dos dados

2.3.1 - Coeficientes utilizados para os dados biológicos e da estrutura do habitat

Os coeficientes de Bray–Curtis (para dados de abundância) e de Sørensen (para dados de presença/ausência) foram utilizados para calcular matrizes de dissimilaridade dos dados das assembleias de peixes de cada área. Os dados de presença/ausência também foram analisados com a distância de Hellinger (LEGENDRE *et al.*, 2005) e os dados de abundância com a distância de Hellinger (LEGENDRE & GALLAGHER, 2001), similaridade de Gower, e similaridade de Gower excluindo zeros duplos (Gower exc. 0-0) (ANDERSON *et al.*, 2008). As comparações utilizando os coeficientes de Bray–Curtis e Sørensen foram enfatizadas nos resultados, entretanto em todas as análises foram aplicadas as medidas de distância ou similaridade descritas acima. A dissimilaridade de Bray–Curtis é apontada como adequada para análises de dados quantitativos, porque evita o problema dos zeros duplos, varia de 0 para assembleias totalmente similares até 100 para assembleias totalmente dissimilares, e não é afetada por mudanças nas unidades de medidas (CLARKE & WARWICK, 2001). ANDERSON *et al.* (2006) recomendaram o uso de diversas medidas de dissimilaridade para enfatizar tanto mudanças nas composições, quanto mudanças nas abundâncias. Esta recomendação partiu de resultados que demonstraram que comparações das dispersões entre grupos podem revelar diferentes padrões e pela falta de um consenso sobre qual a medida mais adequada para avaliar a dispersão multivariada. No presente estudo, em todas as análises foram utilizadas diferentes medidas de dissimilaridade para certificar que os resultados obtidos, sobre a natureza da heterogeneidade na composição de espécies (beta diversidade) ou sobre dispersões baseadas na estrutura da assembleia, são robustos e não para analisar as especificidades de cada medida utilizada.

A distância Euclidiana foi utilizada para os dados de estrutura do habitat (dados de percentagem de cobertura, número de refúgios e altura do substrato/cm). Os dados de abundância sofreram a transformação raiz quadrada para diminuir o peso das espécies mais abundantes e as variáveis do habitat foram log transformadas, para minimizar a dispersão do dado, e normalizados para padronizar a contribuição de variáveis medidas como percentagem de cobertura e aquelas medidas em diferentes escalas.

2.3.2 - Diferenças entre as áreas na estrutura da assembleia e estrutura do habitat

A análise Canônica das Coordenadas Principais (CAP; ANDERSON & WILLIS, 2003) foi utilizada para avaliar se existem diferenças na assembleia de peixes (dados de abundância e de presença/ausência) e nas variáveis do habitat (dados de percentagem de cobertura, número de refúgios e altura do substrato/cm) entre as quatro áreas. Esta análise pode ser baseada em qualquer distância ou medida de dissimilaridade, a qual dispõe os pontos da nuvem de dados multivariados tendo como referência grupos definidos a priori (ANDERSON & WILLIS, 2003). Para todas as análises, foram considerados os transectos dentro de cada área (total de 24 transectos por área). O procedimento *leave-one-out* foi utilizado para alocar os transectos na correta classificação dos grupos e para testar por diferenças entre as áreas na assembleia de peixes utilizando permutações aleatórias. Foram utilizadas 999 permutações para testar a hipótese nula de que os centroides das áreas não diferem.

2.3.3 - Diferenças na heterogeneidade da assembleia de peixes e na heterogeneidade do habitat

O teste de Homogeneidade das Dispersões Multivariadas (PERMDISP, Anderson, 2006) foi utilizado para testar se as dispersões multivariadas dentro de cada área diferem entre as áreas. Este método, proposto por (ANDERSON *et al.*, 2006), permite que a beta diversidade (se baseada em dados de presença/ausência) ou a variação da estrutura da assembleia (se baseada em dados de abundância), seja medida para um grupo de unidades amostrais em uma dada área como, a média da distância (ou dissimilaridade) de cada unidade individual para o centroide do grupo. PERMDISP em seguida utiliza a análise de variância F-estatístico para comparar as diferenças entre os grupos, na distância das observações para o centroide de cada grupo. A hipótese nula testada foi de que a dispersão biológica (beta diversidade ou a variação na estrutura da assembleia) dentro das áreas não difere entre as áreas. Também foi testada a hipótese nula de que a dispersão do habitat dentro das áreas (heterogeneidade do habitat) não difere entre as áreas. A média para a distância do centroide do grupo foi utilizada como uma medida de heterogeneidade do habitat em cada área.

2.3.4 - Relações entre a beta diversidade e a heterogeneidade do habitat

Regressões foram realizadas para testar a hipótese nula de que a média da distância dos dados biológicos para o centroide, calculado pelo PERMDISP (beta diversidade ou a variação da estrutura da assembleia) e a média da distância dos dados do habitat para o centroide (heterogeneidade do habitat) não são relacionados através das áreas.

2.3.5 - Relações entre a beta diversidade e a diversidade alfa

A diversidade alfa foi considerada para cada área como: a riqueza de espécies observada, de acordo com a terminologia de GRAY (2000); a média da diversidade de Shannon de cada área (H') e a estimativa de Bootstrap da riqueza de espécies. O método de Bootstrap foi realizado para estimar a riqueza de espécies de cada área e, curvas cumulativas de espécies foram realizadas para verificar se valores assintóticos foram atingidos para cada área. Este procedimento foi realizado utilizando o programa EstimateS 8.2 (COLWELL, 2011). Regressões foram realizadas para testar a hipótese nula de que a diversidade alfa e a média da distância dos dados de presença/ausência para o centroide calculado pelo PERMDISP (beta diversidade) não são relacionadas através das áreas.

2.3.6 - Relações entre a assembleia de peixes e as variáveis de habitat

As relações entre as variáveis da estrutura do habitat e a assembleia de peixes foram avaliadas através do modelo de regressão linear baseada na distância (*DistLM*) e visualizadas através da análise de redundância baseada em distância (*dbRDA*). As matrizes respostas foram baseadas nos coeficientes de distância descritos acima. Os modelos foram construídos utilizando a *forward selection* das variáveis de habitat explanatórias e os valores do coeficiente de determinação (adj. R^2) foram utilizados para comparações em todas as análises do *DistLM*.

As análises CAP, PERMDISP e dbRDA foram realizadas com o uso do pacote estatístico PRIMER versão 6 + PERMANOVA (Clarke & Gorley, 2006; Anderson et al., 2008).

3 – RESULTADOS

3.1 – Estrutura do habitat

A estrutura do habitat variou consideravelmente dentro e entre as áreas (tabela III-1). A média e o desvio padrão da percentagem de cobertura de matrizes de algas epilíticas (MAE) de algas, algas frondosas e zoantídeos variaram consideravelmente entre as áreas. Na área 2, a cobertura de zoantídeos predominou, enquanto na área 4, a cobertura bêntica apresentou maior variação, com os três principais grupos (MAE, algas frondosas e zoantídeos) apresentando médias mais elevadas. A altura do substrato variou mais dentro das áreas 3 e 4, com os respectivos desvios padrões correspondendo a 54% e 51% da média, respectivamente, enquanto nas áreas 1 e 2, os desvios padrões foram cerca de 27% e 28% da média. O número de refúgios variou mais dentro das áreas 1, 2 e 3 (desvios padrões entre 80 e 100% do valor da média), e apresentou a menor variação na área 4 (desvio padrão = de 35% da média) (Tabela III-1).

Tabela III-1. Média (\pm desvio padrão) das variáveis do habitat através dos costões rochosos das quatro áreas.

Variável	Área 1	Área 2	Área 3	Área 4
Alga calcária incrustante	1,12 \pm 3,97	0,71 \pm 3,06	0,35 \pm 1,77	0,83 \pm 3,93
MAE	46,38 \pm 33,35	18,25 \pm 18,55	41,46 \pm 39,12	23,10 \pm 25,78
Alga frondosa	16,41 \pm 24,11	7,00 \pm 17,14	2,48 \pm 11,18	40,45 \pm 34,94
Coral maciço	0,19 \pm 1,20	0,29 \pm 1,75	0,26 \pm 1,45	0,38 \pm 2,50
Zoantídeos	34,69 \pm 37,03	65,11 \pm 30,73	36,24 \pm 36,63	21,65 \pm 34,58
Esponjas	1,11 \pm 3,20	4,33 \pm 7,70	0,48 \pm 2,14	1,75 \pm 4,53
Refúgios	5,58 \pm 5,74	9,20 \pm 7,27	5,47 \pm 4,10	6,71 \pm 2,43
Altura do substrato	47,07 \pm 13,27	43,76 \pm 12,16	72,74 \pm 39,51	69,30 \pm 35,49

3.2 - Riqueza de espécies

A diversidade alfa baseada na riqueza de espécies, apresentou o maior valor na área 4 (44 espécies), seguida da área 3 (42 espécies) e área 1 (39 espécies), com o menor valor observado na área 2 (30 espécies). Estes valores corresponderam entre 87% a 93% da estimativa de Bootstrap para cada área. As curvas cumulativas de espécies para cada área demonstraram um maior sinal de estabilização até valores assintóticos para as áreas 1 e 2, enquanto as áreas 3 e 4 não apresentaram um sinal de estabilização (Figura III-2).

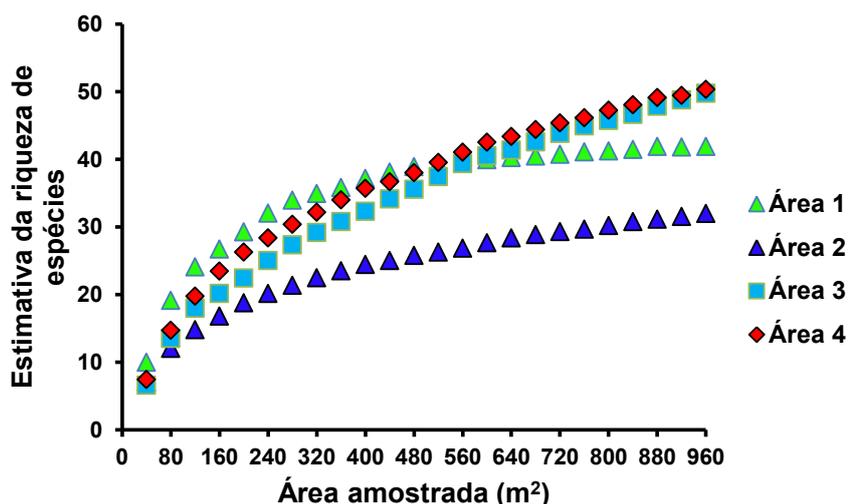


Figura III-2. Curva cumulativa de espécies para o total da área amostrada. O estimador de Bootstrap foi utilizado baseado em 50 aleatorizações.

3.3 - Diferenças entre as áreas na estrutura da assembleia e estrutura do habitat

A análise da assembleia de peixes baseada nos coeficientes de Bray-Curtis e de Sørensen (Figura III-3A, B) produziram padrões semelhantes daquele observado com os dados de habitat na Análise Canônica das Coordenadas Principais (CAP) (Figura III-3C). A composição da assembleia diferiu entre as áreas na CAP, com similares sucessos de classificação com relação ao tipo de dado analisado e medida de distância utilizada (Tabela III-2). Uma grande variação na heterogeneidade do habitat foi observada no diagrama do CAP, com os transectos dentro das áreas sendo distribuídos amplamente ao longo do espaço da ordenação (Figura III-3C). As condições do habitat foram significativamente diferentes entre as áreas de acordo com o CAP (Tabela III-2).

Tabela III-2. Sumário dos resultados da Análise Canônica de Coordenadas Principais (CAP) para as diferenças nas assembleias de peixes (medida com dados de abundância ou presença/ausência) e na estrutura do habitat entre as áreas. As análises foram realizadas utilizando diferentes medidas de distância. *Trace* = soma dos autovalores canônicos, *delta* = o primeiro autovalor. Valores de *P* (entre parênteses) foram baseados em 999 permutações.

Medida	% de classificações corretas	Trace (<i>p</i>)	Delta (<i>p</i>)
Abundância (Bray-Curtis)	67	1,21 (0,001)	0,63 (0,001)
Presença/ausência (Sørensen)	63	1,26 (0,001)	0,61 (0,001)
Abundância (Hellinger)	74	1,33 (0,001)	0,67 (0,001)
Presença/ausência (Hellinger)	69	2,46 (0,001)	0,92 (0,001)
Abundância (Gower)	64	1,16 (0,001)	0,64 (0,001)
Abundância (Gower excluindo zeros duplos)	69	1,98 (0,001)	0,83 (0,001)
Habitat (Euclidean)	73	1,34 (0,001)	0,59 (0,001)

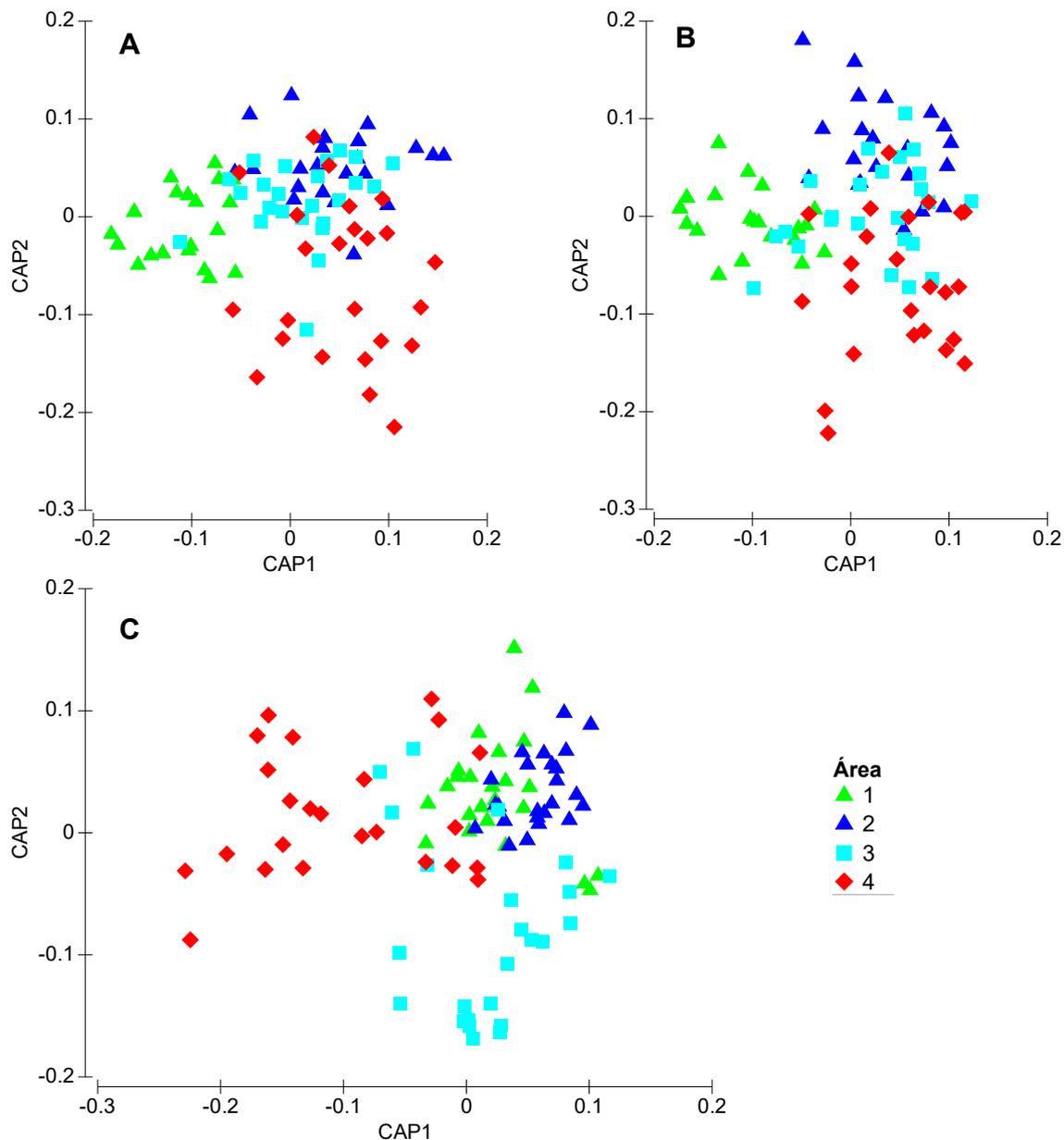


Figura III-3. Diagramas de ordenação da Análise Canônica das Coordenadas Principais (CAP) dos dados de abundância (coeficiente de Bray-Curtis) (A), dados de presença/ausência da assembleia de peixes (coeficiente de Sørensen) (B) e dados da estrutura do habitat (distância Euclidiana) (C).

3.4 - Diferenças na heterogeneidade da assembleia de peixes e na heterogeneidade do habitat

Diferenças na heterogeneidade do habitat foram observadas entre as 4 áreas ($F = 9,44$, $p < 0,001$). (Tabela III-3). A heterogeneidade do habitat entre as áreas, medida pela média da distância Euclidiana para o centroide do grupo, variou de 1,77 a 2,62. A área 4 teve uma maior variação do habitat, enquanto a área 2 apresentou uma variabilidade menor do que quaisquer outras áreas. Diferenças significativas da heterogeneidade do habitat para cada par

de áreas foi observada, exceto para a área 1, que não foi diferente da área 3 (comparações par a par, $P > 0,5$).

A heterogeneidade da assembleia de peixes também variou significativamente entre as áreas, tanto para a estrutura da assembleia ($F = 16,52$, $P < 0,001$) quanto para a beta diversidade ($F = 11,38$, $P < 0,001$). A estrutura da assembleia variou de 32,84 a 50,34 (dados de abundância, média de Bray-Curtis da distância para o centroide do grupo), e a beta diversidade variou de 32,51 a 47,1 (dados de presença/ausência, média de Sørensen da distância para o centroide do grupo). A variação na estrutura da assembleia de peixes e na beta diversidade diferiu significativamente entre as áreas baseado em todas as medidas de distância (Tabela III-3).

Tabela III-3. Média da distância para o centroide do grupo para os dados da assembleia de peixes e de estrutura do habitat em cada área. As análises de PERMDISP foram baseadas na abundância ou presença/ausência das espécies de peixes e dados da estrutura do habitat. Valores de F e de P foram obtidos dos testes das dispersões multivariadas entre as áreas (999 permutações).

Áreas	Abundância (Bray-Curtis)	Presença/ausência (Sørensen)	Abundância (Hellinger)	Presença/ausência (Hellinger)	Abundância (Gower)	Abundância (Gower excluindo zeros duplos)	Habitat (Euclideana)
1	40,42	40,04	0,66	0,72	8,92	37,29	2,34
2	32,84	32,51	0,56	0,65	4,76	28,58	1,77
3	42,89	42,00	0,68	0,74	6,29	34,92	2,23
4	50,34	47,1	0,77	0,79	7,20	35,07	2,62
F	16,52	11,38	17,84	11,63	7,46	8,32	9,44
p	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,002	0,001

3.5 - Relações entre a beta diversidade e a heterogeneidade do habitat

Relações significativas foram observadas entre a média das distâncias para o centroide do grupo de dados da assembleia de peixes e a média das distâncias para o centroide do grupo de dados do habitat (Tabela III-4, Figura III-4A, B). As relações positivas entre a heterogeneidade do habitat e a beta diversidade foram significativas para todos os coeficientes de distância utilizados. Relações positivas entre a variabilidade da estrutura da assembleia de peixes e a heterogeneidade do habitat foram observadas para os coeficientes de Bray-Curtis e Hellinger, mas não para Gower e Gower excluindo zeros duplos. A menor heterogeneidade do habitat observada da área 2, foi associada com a menor variação da estrutura da assembleia e a menor beta diversidade, enquanto a área 4 apresentou padrão oposto (Figura III-4).

Tabela III-4. Regressões para as relações entre a heterogeneidade do habitat (média da distância Euclidiana para o centroide do grupo) e a variação na estrutura da assembleia peixes (dados de abundância) e a beta diversidade (dados de presença/ausência).

Coefficiente de distância	<i>F</i>	<i>R</i> ²	<i>p</i>
Abundância (Bray-Curtis)	20,3	0,91	0,04
Presença/ausência (Sørensen)	27,7	0,93	0,03
Abundância (Hellinger)	30,4	0,93	0,03
Presença/ausência (Hellinger)	25,4	0,92	0,03
Abundância (Gower)	2,1	0,52	0,2
Abundância (Gower excluindo zeros duplos)	4,2	0,68	0,17

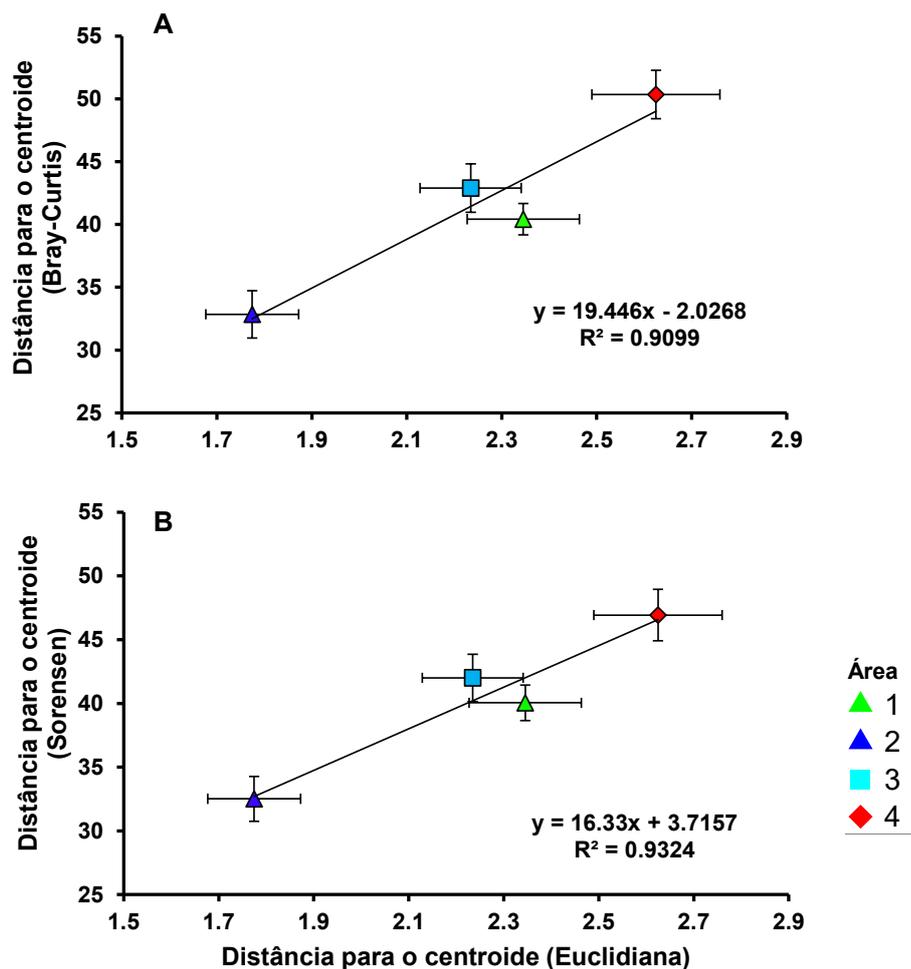


Figura III-4. Relações entre a heterogeneidade do habitat (distância Euclidiana) e a variação da estrutura da assembleia de peixes baseada na dissimilaridade de Bray-Curtis (abundância) (A) e beta diversidade baseada na dissimilaridade de Sørensen (presença/ausência) (B) medida como a média das distâncias dos transectos para seu grupo centroide (análise de PERMDISP).

3.5 - Relações entre a beta diversidade e a diversidade alfa

Relações positivas significativas foram observadas entre a riqueza de espécies e a beta diversidade, baseada nos coeficientes de Sørensen e Hellinger (Tabela III-5; Figura III-5 A). Entretanto, as relações positivas observadas entre a estimativa de Bootstrap da riqueza de espécies e a diversidade de Shannon com a beta diversidade não foram significativas para nenhum dos dois coeficientes utilizados (Tabela III-5; Figura III-5B, C).

Tabela III-5. Regressões para as relações entre a diversidade alfa [riqueza de espécies observada, estimativa de Bootstrap da riqueza de espécies e diversidade de Shannon (H')] e a beta diversidade (dados de presença/ausência).

Diversidade alfa	Coeficiente (β diversidade)	F	R^2	p
Riqueza de espécies	Sørensen	36,67	0,95	0,02
Riqueza de espécies	Hellinger	32,62	0,94	0,02
Estimativa Bootstrap	Sørensen	16,63	0,89	0,05
Estimativa Bootstrap	Hellinger	16,16	0,88	0,06
Diversidade (H')	Sørensen	0,91	0,31	0,43
Diversidade (H')	Hellinger	0,93	0,32	0,43

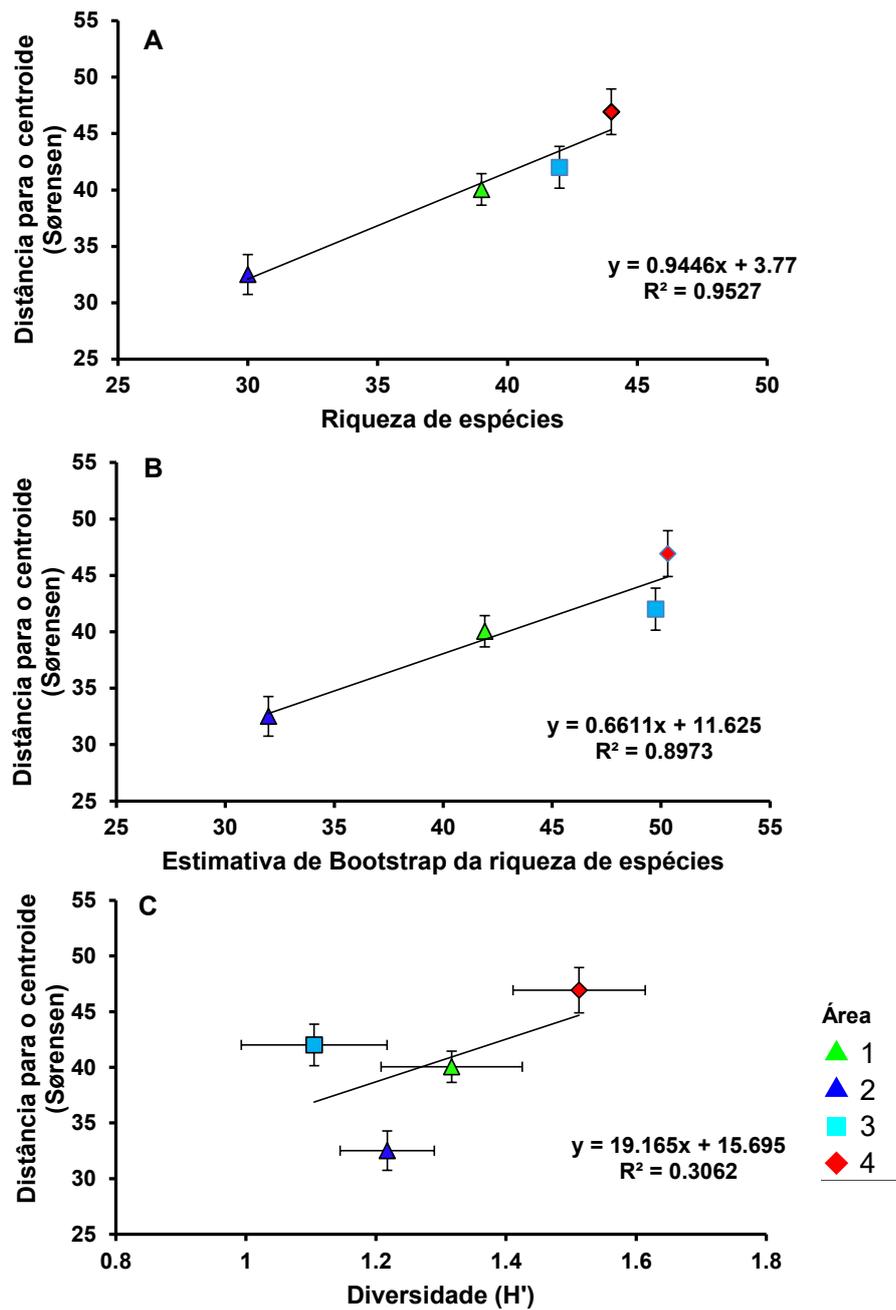


Figura III-5. Relações entre a diversidade alfa baseadas na riqueza de espécies observada (A), estimativa de Bootstrap da riqueza de espécies (B), diversidade de Shannon (H') (C) e a beta diversidade, baseada na dissimilaridade de Sørensen (presença/ausência) e medida como a média das distâncias dos transectos para o seu grupo centroide (análise de PERMDISP).

3.6 - Relações entre a assembleia de peixes e as variáveis de habitat

O modelo de regressão linear baseada na distância (*DistLM*) indicou relações significativas entre a assembleia de peixes e as variáveis de habitat (Tabela III-6, Figura III-6A, B). As variáveis explanatórias significantes variaram dependendo da medida de distância utilizada, porém MAE e zoantídeos apareceram na maioria dos modelos. A medida de Gower excluindo os zeros duplos foi o pior modelo e tanto Bray-Curtis utilizando dados de abundância, quanto Sørensen, com dados de presença ausência, tiveram o melhor desempenho com relação à variação explicada pelas variáveis da estrutura do habitat.

Tabela III-6. Sumário dos modelos finais da regressão linear baseada na distância (*DistLM*) explicando a variação da estrutura da assembleia de peixes através das áreas.

Medida utilizada	Variáveis do habitat selecionadas no modelo	Pseudo-F	R ²	p
Abundância (Bray-Curtis)	MAE, Zoantídeos, Coral maciço, Número de refúgios	2,11	0,14	0,02
Presença/ausência (Sørensen)	MAE, Zoantídeos, Coral maciço, Altura do substrato	2,04	0,14	0,03
Abundância (Hellinger)	MAE, Zoantídeos, Coral maciço	2,43	0,10	0,002
Presença/ausência (Hellinger)	MAE, Zoantídeos	3,04	0,07	0,001
Abundância (Gower)	Número de refúgios, MAE, Coral maciço	2,10	0,10	0,03
Abundância (Gower excluindo zeros duplos)	Número de refúgios, MAE	2,47	0,05	0,001

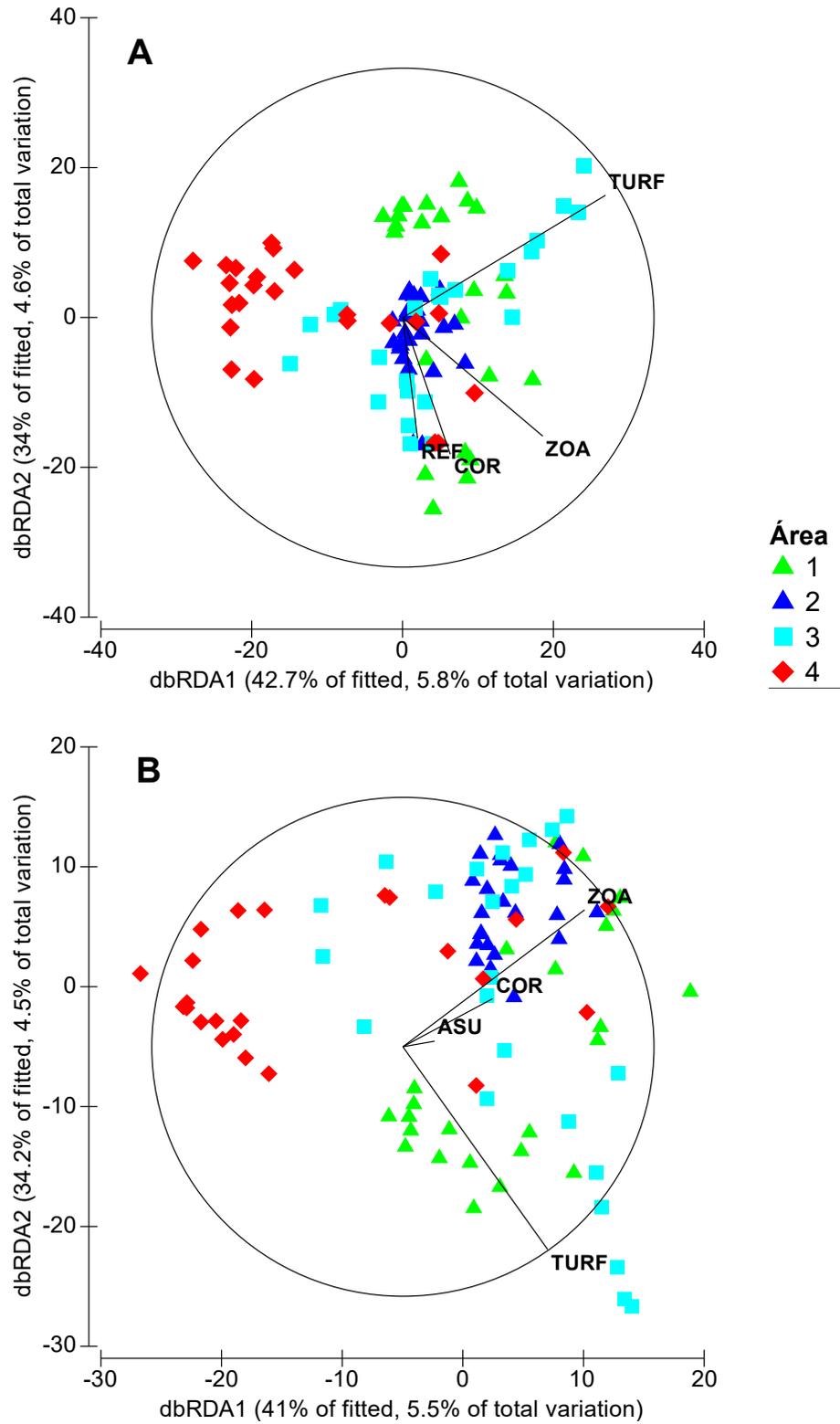


Figura III-6. Diagrama de ordenação da dbRDA da dissimilaridade de Bray-Curtis (dados de abundância) (A) e da dissimilaridade de Sørensen (dados de presença/ausência) (B) como matrizes resposta. ZOA, zoantídeos; COR, coral maciço; REF, número de refúgios; ASU, altura do substrato.

4. DISCUSSÃO

Este estudo corrobora com a ideia de que ambientes recifais são muito heterogêneos em diferentes escalas espaciais. A estrutura do habitat variou tanto entre os transectos de uma mesma área quanto entre diferentes áreas. Esta variabilidade foi claramente observada pela dispersão dos transectos no diagrama de ordenação e pelas diferenças detectadas pelo PERMDISP. Neste estudo, a heterogeneidade do habitat de cada área foi avaliada na escala dos transectos. Dessa maneira, áreas com transectos que exibem menor dominância de um grupo bentônico específico ou que alternam a dominância entre transectos são mais heterogêneas, enquanto transectos sucessivos onde predominam um único grupo bentônico configuram áreas mais homogêneas. Além da cobertura benthica, características estruturais do habitat, como a alternância entre substratos tridimensionalmente complexos para substratos planos, são importantes agentes da heterogeneidade. Variações no grau de heterogeneidade entre as áreas foram associadas estes fatores, com a área mais homogênea (área 4) sendo dominada por zoantídeos, com uma pequena variação na altura do substrato, enquanto a área mais heterogênea (área 2), foi aquela com uma percentagem mais equitativa de zoantídeos, algas frondosas e MAE e com a altura do substrato mais variável. Processos governados pelas características das espécies (p. ex. crescimento, predação, diferenças na mortalidade) e/ou processos aleatórios (p.ex. dispersão espacialmente limitada) são conhecidos por produzir comunidades heterogêneas que variam através de gradientes espaciais (BORCARD *et al.*, 1992; DRAY *et al.*, 2006; HENRY *et al.*, 2010).

A variação espacial na estrutura da assembleia e na composição de espécies (beta diversidade) dentro de cada área foi diferente entre as áreas. Além disso, a beta diversidade através das áreas foi positivamente relacionada com a heterogeneidade do habitat, independentemente da medida de dissimilaridade utilizada. Uma maior variação na composição de espécies foi observada para a área 4, que apresenta a menor dominância de um grupo bentônico específico, enquanto a área 2, com elevada cobertura de zoantídeos (65,11%±30,73, representados pela *Palythoa caribaeorum* e *Zoanthus sociatus*) apresentou uma menor beta diversidade. Os zoantídeos não contribuem para gerar a complexidade, e quando cobrem grandes porções do substrato impedem mais vigorosamente que outros organismos se estabeleçam (MUELLER & HAYWICK, 1995; HAYWICK & MUELLER, 1997), reduzindo assim a heterogeneidade do habitat. Nesse sentido, a dominância de organismos tridimensionalmente pouco complexos (zoantídeos) parece ter contribuído para a menor beta diversidade, enquanto a composição de espécies variou mais fortemente em uma área com cobertura que confere maior complexidade (algas frondosas), intercaladas com outras coberturas (como zoantídeos e MAE).

As espécies de peixes variam em resposta da presença/ausência de macroalgas, as quais podem suportar diferentes espécies de peixes recifais (PÉREZ-MATUS & SHIMA, 2010). As estruturas vegetativas das macroalgas podem fornecer uma série de 'serviços' para peixes, como alimento (ou locais de alimentação) e refúgio para peixes pequenos ou de médio porte contra potenciais predadores (MEDEIROS *et al.*, 2010). A importância das algas também pode variar com a ontogenia ou dependendo das condições ambientais locais (grau de exposição às ondas e presença de predadores) (STENECK *et al.*, 2002; CHRISTIE *et al.*, 2007). As áreas com os extremos de heterogeneidade do habitat deste estudo variaram quanto à percentagem de cobertura de algas frondosas (área 2 - 7,00±17,14%; área 4- 40,45±34,94%), sugerindo a importância das macroalgas para a beta diversidade em uma pequena escala.

Diversos mecanismos podem estar envolvidos na relação positiva entre a heterogeneidade do habitat e a variação da estrutura e composição de espécies em escalas espaciais curtas (entre transectos de uma mesma área). Agregações intraespecíficas de espécies podem existir devido a partição do recurso, interações biológicas e limitações do habitat físico (VEECH *et al.*, 2003), dispondo as espécies de maneira particular dentro de cada local (RODRÍGUEZ-ZARAGOZA *et al.*, 2011). Espécies podem exibir uma preferência a determinado tipo de estrutura, que quando compartimentalizada pode fornecer obstáculos para a ampla distribuição de peixes sedentários ou territoriais em um recife, gerando variações na composição em uma pequena escala. A complexidade estrutural também promove uma estrutura mais compartimentalizada pelo decréscimo das interações entre os subgrupos. Estudos demonstram que obstáculos interferem os movimentos das presas e dos predadores e podem acarretar uma menor taxa de ataque (encontros entre predadores e presas) e menores taxas de interferência (encontros entre predadores) (HAUZY *et al.*, 2010). A variabilidade ambiental é considerada a principal causa da diversidade biológica e transfere esta diversidade para a diversidade alfa a partir da beta diversidade (LOREAU, 2000).

Apesar da área 4 (com maior heterogeneidade do habitat e beta diversidade) ter apresentado uma maior diversidade alfa do que a área 2 (habitat mais homogêneo, com menor beta diversidade), relações positivas significativas com a diversidade beta foram observadas apenas para a riqueza de espécies. O menor valor de r^2 registrado para as relações entre a beta diversidade e a diversidade de Shannon demonstra que as relações significativas encontradas tiveram forte influência das espécies raras. Outros fatores, como as diferenças nas distâncias das áreas para a costa e as diferenças nos níveis de interferências humanas causadas por atividades turísticas, por exemplo, podem ser mais influenciadores da diversidade alfa de cada área do que a heterogeneidade do habitat. Além disso, processos locais, como a competição e a predação, são conhecidos por influenciarem a riqueza de espécies local (LAWTON, 1999).

Distúrbios descentralizados causados pela influência humana podem ser agentes da heterogeneidade do habitat em pequenas escalas espaciais. Dinâmicas assíncronas de manchas individuais de habitat podem produzir heterogeneidade em níveis de distúrbios baixos, com a formação de mosaicos de habitats com diferentes estágios sucessionais (HEWITT *et al.*, 2010). Um aumento na heterogeneidade do habitat em uma pequena escala foi associado à visitação por mergulhadores em cavernas submarinas, onde as áreas onde a atividade de mergulho é proibida apresentaram organismos bentônicos mais homogêneamente distribuídos do que em áreas onde a visitação é permitida (GUARNIERI *et al.*, 2012). Nesse sentido, a maior heterogeneidade do habitat observada nesse estudo para a área localizada no continente pode ter um componente não medido diretamente relacionado à interferência humana.

As mudanças potenciais na heterogeneidade em pequenas escalas podem ser um sintoma de uma perda da biodiversidade em andamento, como resultado de baixos níveis de distúrbios humanos (FRASCHETTI *et al.*, 2001). Estes distúrbios quando não aleatórios podem aumentar a heterogeneidade na distribuição de organismos sensíveis, podendo afetar a biodiversidade através do desaparecimento de determinados táxas (GUARNIERI *et al.*, 2012). DORNELAS *et al.* (2006) demonstrou que habitats adjacentes podem apresentar marcantes diferenças na comunidade, decrescendo então a escala na qual a heterogeneidade deve ser considerada importante para a biodiversidade. Mesmo dentro de áreas aparentemente homogêneas em uma pequena escala (como em substratos inconsolidados), foi observada uma heterogeneidade nas distribuições de espécies, de forma que a homogeneização destes habitats pode impor uma ameaça à diversidade gama (HEWITT *et al.*, 2010). Tais mudanças na beta diversidade dentro de um site podem ter importantes implicações na avaliação de potenciais

trocas de regimes, entre estados de habitats heterogêneos, com maior diversidade de espécies, a estados depauperados, com estrutura do habitat e composição de espécies mais homogênea (GUARNIERI *et al.*, 2012).

Também foram encontradas diferentes estruturas da assembleia entre as áreas. Essas diferenças foram evidentes tanto com dados de abundância quanto com dados de presença/ausência, apesar de sobreposições entre as áreas terem sido observadas. As coberturas de MAE e zoantídeos foram as variáveis apontadas pela maioria dos modelos como responsáveis pela variação das assembleias entre as áreas. A baixa percentagem de explicação dos modelos (5 – 14%) pode ser relacionada à ausência de gradientes ambientais marcantes entre as áreas, com os mesmos grupos de organismos bentônicos presentes nas diferentes áreas. Demonstra também que mesmo em áreas situadas fora de marcantes gradientes ambientais, podem ser observadas significativas variações na heterogeneidade do habitat e na beta diversidade em menores escalas.

Este estudo indica que mesmo em escalas de dezenas de metros, para organismos móveis, a composição da assembleia de peixes como um todo pode variar e que essa variação pode ser associada à heterogeneidade do habitat. Uma associação positiva entre a beta diversidade e a heterogeneidade do habitat foi observada, que pode ser atribuída principalmente à presença de zoantídeos como agentes homogeneizadores da estrutura do habitat. Estudos futuros que priorizem determinar a influência da heterogeneidade do habitat em pequenas escalas (entre transectos) na determinação da diversidade espacial da assembleia de peixes em escalas maiores (locais e regionais) podem ser importantes para avaliar a ameaça da homogeneização de habitats, ainda em estágios iniciais, para a biodiversidade.

5. CONCLUSÕES

1. A estrutura do habitat e a assembleia de peixes variaram amplamente entre os transectos de uma mesma área. Apesar desta variação, transectos dentro de uma mesma área foram mais prováveis de terem condições de habitat e composição das assembleias semelhantes do que transectos de diferentes áreas. Isto suporta a ideia que ambientes recifais são muito heterogêneos em múltiplas escalas espaciais.
2. A heterogeneidade da estrutura assembleia de peixes e da composição (beta diversidade) foi positivamente correlacionada com a heterogeneidade do habitat em uma pequena escala (entre transectos). A cobertura de zoantídeos predominou em áreas com menor heterogeneidade do habitat, o que foi relacionado à menor beta diversidade em escalas menores.
3. Relações positivas entre a beta diversidade e a diversidade alfa foram observadas através das áreas, entretanto foram significativas apenas com o uso da riqueza de espécies. Outros fatores como, as distâncias das áreas para a costa e as diferenças nos níveis de interferências humanas causadas por atividades turísticas, podem ser mais influenciadores da diversidade alfa de cada área do que a heterogeneidade do habitat.

4. A estrutura e composição da assembleia de peixes diferiu entre as 4 áreas, e as variáveis que mais contribuíram para tais variações foram matrizes de algas epilíticas, zoantídeos, e em menor extensão coral maciço. Isto indica que, mesmo apresentando uma baixa contribuição para a complexidade topográfica, e de estarem presentes em todas as áreas, estes grupos bentônicos apresentaram uma significativa importância como agentes da heterogeneidade entre e dentro de diferentes áreas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDERSON, M.J.; MILLAR, R.B. Spatial variation and effects of habitat on temperate reef fish assemblages in northeastern New Zealand. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 305, n. 2, p. 191–221. 2004.

ANDERSON, M.J.; ELLINGSEN, K.E.; MCARDLE, B.H. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. **Ecology letters**, v. 9, n. 6, p. 683–93. 2006.

ANDERSON, M.J.; WILLIS, T.J. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. **Ecology**, v. 84, p. 511–525. 2003.

ANDERSON, M.J.; GORLEY, R.N.; CLARKE, K.R. **PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods**. Primer-E, Plymouth, UK, 2008. 214 p.

ARIAS-GONZÁLEZ, J.E.; DONE, T.J.; PAGE, C.A.; CHEAL, A.; KININMONTH, S.; GARZA-PÉREZ, J.R. Towards reef scape ecology: relating biomass and trophic structure of fish assemblages to habitat at Davies Reef, Australia. **Marine Ecology Progress Series**, v. 320, p. 29–41. 2006.

BECKING, L.E.; CLEARY, D.F.R.; DE VOOGD, N.J.; RENEMA, W. DE BEER, M.; VAN SOEST, R.W.M.; HOEKSEMA, B.W. Beta diversity of tropical marine benthic assemblages in the Spermonde Archipelago, Indonesia. **Marine Ecology**, v. 27, p. 76–88. 2006.

BORCARD, D.; LEGENDRE, P.; DRAPEAU, P. Partialling out the spatial component of ecological variation. **Ecology**, v. 73, p. 1045–1055. 1992.

CHRISTIE, H.; JØRGENSEN, N.M.; NORDERHAUG, K.M. Bushy or smooth, high or low; importance of habitat architecture and vertical position for distribution of fauna on kelp. **Journal of Sea Research**, v. 58, p. 198–208. 2007.

CLARKE, R.T.; GORLEY, R.N. **Primer v6**. PrimerE, Plymouth. 2006.

CLARKE, K.R.; WARWICK, R.M. **Change in marine communities. An approach to statistical analysis and interpretation**. PRIMER-E Ltd., Plymouth, UK. 2001.

COLWELL, R.K. **EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2. User's Guide and applications**. Disponível em <<http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>>. Acesso em janeiro 2011.

CRAMER, M.J.; WILLIG, M.R. Habitat heterogeneity, species diversity and null models. **Oikos**, v. 108, p. 209–218. 2005.

- DIAS, C.; BONECKER, S.L.C. Long-term study of zooplankton in the estuarine system of Ribeira Bay, near a power plant (Rio de Janeiro, Brazil). **Hydrobiologia**, v. 614, n. 1, p. 65–81. 2008.
- DORNELAS, M; CONNOLLY, S.R.; HUGHES, T.P. Coral reef diversity refutes the neutral theory of biodiversity. **Nature**, v. 400, p. 80–82. 2006.
- DOWNES, B.J.; LAKE, P.S.; SCHREIBER, E.S.G.; GLAISTER, A. Habitat structure and regulation of local species diversity in a stony, upland stream. **Ecological Monographs**, v. 68, p. 237–257. 1998.
- DRAY, S.; LEGENDRE, P.; PERES-NETO, P.R. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbor matrices (PCNM). **Ecological Modelling**, v. 196, p. 483–493. 2006.
- ELLINGSEN, K.E.; GRAY, J.S. Spatial patterns of benthic diversity: is there a latitudinal gradient along the Norwegian continental shelf? **Journal of Animal Ecology**, v. 71, p. 373–389. 2002.
- FRASCHETTI, S.; BIANCHI, C.N.; TERLIZZI, A.; FANELLI, G; MORRI, C.; BOERO, F. Spatial variability and human disturbance in shallow subtidal hard substrate assemblages: a regional approach. **Marine Ecology Progress Series**, v. 212, p. 1–12. 2001.
- GRAY, J.S. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 250, p. 23–49. 2000.
- GUARNIERI, G.; TERLIZZI, A.; BEVILACQUA, S.; FRASCHETTI, S. Increasing heterogeneity of sensitive assemblages as a consequence of human impact in submarine caves. **Marine Biology**, v. 159, n. 5, p. 1155–1164. 2012.
- HARBORNE, A.R.; MUMBY, P.J.; FERRARI, R. The effectiveness of different meso-scale rugosity metrics for predicting intra-habitat variation in coral-reef fish assemblages. **Environmental Biology of Fishes**, v. 94, n. 2, p. 431–442. 2011.
- HARBORNE, A.R.; MUMBY, P.J.; ZYCHALUK, K.; HEDLEY, J.D.; BLACKWELL, P.G. Modeling the beta diversity of coral reefs. **Ecology**, v. 87, n. 11, p. 2871–81. 2006.
- HAUZY, C.; TULLY, T.; SPATARO, T.; PAUL, G.; ARDITI, R. Spatial heterogeneity and functional response: an experiment in microcosms with varying obstacle densities. **Oecologia**, v. 163, n. 3, p. 625–36. 2010.
- HAYWICK, D.W.; MUELLER, E.M. Sediment retention in encrusting *Palythoa* spp. – a biological twist to a geological process. **Coral Reefs**, v. 16, p. 39–46. 1997.
- HENRY, L.A.; DAVIES, A.J.; ROBERTS, M.J. Beta diversity of cold-water coral reef communities off western Scotland. **Coral Reefs**, v. 29, n. 2, p. 427–436. 2009.
- HEWITT, J.E.; THRUSH, S.E.; HALLIDAY, J.; DUFFY, C. The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. **Ecology**, v. 86, p. 1619–1626. 2005.
- HEWITT, J.; THRUSH, S.; LOHRER, A.; Townsend, M. A latent threat to biodiversity: consequences of small-scale heterogeneity loss. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 5, p. 1315–1323. 2010.

IGNACIO, B.L.; JULIO, L.M.; JUNQUEIRA, A.O.R.; FERREIRA-SILVA, M.A.G. Bioinvasion in a Brazilian bay: filling gaps in the knowledge of southwestern Atlantic biota. **PloS one**, v. 5, n. 9, p. 1–9. 2010.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Geografia do Brasil–Região Sudeste**. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, v. 3, p. 1–89. 1977.

HEINO, J.; GRÖNROOS, M.; ILMONEN, J.; KARHU, T.; NIVA, M.; PAASIVIRTA, L. Environmental heterogeneity and β diversity of stream macroinvertebrate communities at intermediate spatial scales. **Freshwater Science**, v. 32, p. 142–154.

LAWTON, J.H. Are there general laws in ecology? **Oikos**, v. 84, p. 177–192. 2013. 1999.

LEGENDRE, P.; BORCARD, D.; PERES-NETO, P.R. Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. **Ecological Monographs**, v. 75, p. 435–450. 2005.

LOREAU, M. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. **Oikos**, v. 91, p. 3–17. 2000.

KOHLER, K.E.; GILL, S.M. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. **Computers & Geosciences**, v. 32, p. 1259–1269. 2006.

MACARTHUR, R.H. Patterns of species diversity. **Biological Review**, v. 40, p. 510–533. 1965.

MEDEIROS, P.R.; GREMPEL, R.G.; SOUZA, A.T.; ILARRI, M.I.; ROSA, R.S. Non-random reef use by fishes at two dominant zones in a tropical, algal-dominated coastal reef. **Environmental Biology of Fishes**, v. 87, p. 237–246. 2010.

MUELLER, E.; HAYWICK, D.W. Sediment assimilation and calcification by the Western Atlantic reef zoanthid, *Palythoa caribaeorum*. **Bulletin de l'Institut Océanographique**, v. 14, p. 89–100. 1995.

NOGUEIRA, C.R.; BONECKER, A.C.T.; BONECKER, S.L.C.; SANTOS, C.C. Studies of zooplankton near the Nuclear Power Plant—Angra I. Preoperational conditions (RJ-Brazil), p. 3221–3233. In MAGOON, O. (ed.), **Coastal Zone '91—Beach**, v. 4. New York: American Society of Civil Engineering, 1991.

PÉREZ-MATUS, A.; SHIMA, J.S. Disentangling the effects of macroalgae on the abundance of temperate reef fishes. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 388, n. 1-2, p. 1–10. 2010.

PERRY, C.T.; LARCOMBE, P. Marginal and non-reef-building coral environments. **Coral Reefs**, v. 22, n. 4, p. 427–432. 2003.

RODRÍGUEZ-ZARAGOZA, F.A.; CUPUL-MAGAÑA, A.L.; GALVÁN-VILLA, C.M.; RÍOS-JARA, E.; ORTIZ, M.; ROBLES-JARERO, E.G.; LÓPEZ-URIARTE, E.; ARIAS-GONZÁVEZ, J.E. Additive partitioning of reef fish diversity variation: a promising marine biodiversity management tool. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 8, p. 1655–1675. 2011.

STENECK, R.S.; GRAHAM, M.H.; BOURQUE, B.J.; CORBETT, D.; ERLANDSON, J.M.; ESTES, J.A.; TEGNER, M.J. Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. **Environmental Conservation**, v. 29, p. 436–459. 2002.

TOOHEY, B.D.; KENDRICK, G.A.; HARVEY, E.S. Disturbance and reef topography maintain high local diversity in *Ecklonia radiata* kelp forests. **Oikos**, v. 116, p. 1618–1630. 2007.

VEECH, J.A.; CRIST, T.O.; SUMMERVILLE, K.S. Intraspecific aggregation decreases local species diversity of arthropods. **Ecology**, v. 84, p. 3376–3383. 2003.

VOOGD, N.; DE CLEARY, D.F.R.; HOEKSEMA, B.W., NOOR, A.; VAN SOEST, R.W.M. Sponge beta diversity in the Spermonde Archipelago, SW Sulawesi, Indonesia. **Marine Ecology Progress Series**, v. 309, p. 131–142. 2006.

WHITTAKER, R.H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, v. 30, p. 279–338. 1960.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os padrões espaciais das assembleias de peixes com relação ao habitat local e em escalas temporais curtas foram avaliados neste estudo. Diferenças na composição e estrutura da assembleia foram observadas ao longo de marcantes gradientes espaciais (como a distância da foz de rios), e temporais (entre os horários do dia). Variações também foram observadas dentro e entre áreas situadas fora de marcantes gradientes ambientais. Como esperado, as variáveis de habitat medidas explicaram uma maior percentagem da variação da assembleia de peixes quando condicionadas a um gradiente ambiental marcante, em comparação com as quatro áreas onde os padrões de beta diversidade foram avaliados. As assembleias mudaram drasticamente ao longo do ciclo diário, principalmente entre os horários crepusculares, do dia e da noite. Estes resultados reforçam a ideia que as assembleias de peixes recifais são muito heterogêneas em múltiplas escalas, o que pode ser relacionado à elevada complexidade e heterogeneidade do habitat destes sistemas.

Uma medida da distância de cada local para a foz de um rio explicou a maior parte dos componentes de variação dos parâmetros da assembleia de peixes, mesmo considerando as mudanças nas variáveis locais do habitat (cobertura bêntica e complexidade topográfica). Dessa maneira, a distância pode constituir uma importante medida para considerar a influência de processos físicos oceanográficos na estruturação das assembleias de peixes. Os padrões da assembleia, como a drástica redução da abundância de peixes herbívoros com a proximidade da foz do rio indicam que a distância pode ser importante para considerar a influência de descargas de rios sobre as comunidades recifais. A cobertura bêntica, a altura do substrato e o número de refúgios explicaram uma significativa parte da variabilidade na assembleia de peixes. A redução da complexidade estrutural foi associada com a redução na riqueza e abundância de peixes, com os possíveis mecanismos envolvidos incluindo a redução de nichos disponíveis, como os locais de abrigo contra predação e descanso, bem como substrato para forrageamento.

A cobertura bêntica dos recifes rochosos estudados variou entre áreas dominadas por macroalgas ou por zoantídeos, entretanto foram observadas áreas com uma cobertura mais equitativa destes grupos bentônicos. Habitats heterogêneos tiveram uma maior cobertura de macroalgas, enquanto as áreas mais homogêneas foram dominadas por zoantídeos. Essa heterogeneidade do habitat foi positivamente associada com a variação na composição da assembleia (beta diversidade) entre transectos de uma mesma área. Estudos devem considerar a heterogeneidade do habitat como um importante preditor da variação das assembleias de peixes, e não apenas as percentagens de cobertura dos grupos bentônicos. O teste de Homogeneidade das Dispersões Multivariadas (PERMDISP) constitui uma importante ferramenta nessa avaliação.

A avaliação da complexidade do habitat é um problema multivariado, já que diversos aspectos da estrutura e composição dos habitats devem ser considerados em sua avaliação. O tempo necessário para a realização das medições em campo é um dos principais problemas na avaliação de variáveis estruturais do habitat. Neste estudo, a complexidade topográfica em uma menor escala foi avaliada através da contagem do número de refúgios por quadrat, sendo gerado um número considerável de repetições (60 fotografias por local – capítulo I; 480 fotografias por área – capítulo III). Com isso, um conjunto significativo de dados foi levantado a partir de um tempo reduzido em campo. O número de refúgios foi positivamente associado com a abundância de espécies de pequeno porte, apesar de não ter sido relacionado com a riqueza de espécies e abundância de peixes.

A altura do substrato foi estimada em campo, como uma medida de complexidade topográfica. Mostrou-se eficaz como variável explanatória dos padrões espaciais da assembleia, e pode ser relacionada com a estrutura tridimensional dos costões, importante para aumentar a área superficial para fixação de organismos bentônicos e substrato para alimentação, abrigo e reprodução de peixes recifais. As áreas compostas por pedras grandes, geralmente maiores que 1m de altura, tiveram os menores números de refúgios. Essa relação negativa foi mais marcante entre as áreas protegidas e abrigadas da ação das ondas nas ilhas mais distantes da foz do rio, tanto que estas variáveis não foram colineares dentro do critério utilizado (correlação < 0,7). Em trabalhos futuros, poderiam ser avaliadas as influências da interação entre a complexidade topográfica em uma maior escala (p. ex., a altura do substrato) e a complexidade em escalas menores (p. ex., número de refúgios) sobre as assembleias de peixes. Quatro categorias poderiam ser geradas a partir dessa interação, desde áreas com elevada complexidade em ambas as escalas até áreas pouco complexas nas duas escalas, uma vez que podem afetar as assembleias de peixes (p. ex. composição, estrutura de tamanho e grupos tróficos) de maneira diferenciada.

Este estudo representou uma descrição inicial da variação das assembleias através do ciclo diário. A riqueza de espécies e a abundância de peixes foram maiores durante os horários do dia, com valores intermediários nos horários crepusculares e atingiram os menores valores durante a noite. Diferenças na abundância de espécies dominantes foram observadas entre os horários da manhã e tarde, porém este padrão foi dependente do local. Censos visuais noturnos devem ser utilizados como uma maneira de coletar um dado mais completo. Diversos aspectos, como a efetividade de áreas marinhas protegidas sobre a assembleia de peixes noturnos, o papel dos peixes noturnos para a dinâmica trófica de comunidades de recifes rochosos ainda são desconhecidos. A influência da disponibilidade de abrigos diurnos para a abundância de peixes noturnos e suas relações com a cobertura bêntica são ainda pouco estudados.

Os três capítulos abordaram as relações das assembleias de peixes com variáveis físicas, biológicas e estruturais e variações temporais de curto prazo. As assembleias apresentaram variações em escalas espaciais curtas (de transectos até poucos km),

demonstrando que ilhas separadas a 4 km, por exemplo, podem apresentar marcadas diferenças no habitat e na estrutura, composição e heterogeneidade das assembleias de peixes. Dessa maneira, ações de conservação e manejo de recifes rochosos devem ser localmente determinadas para serem efetivas na função a que se propõem. O declínio na biodiversidade de recifes costeiros tem sido observado em todo o mundo, e para sua conservação é importante identificar os fatores que determinam a distribuição de seus organismos expansivamente. Esse trabalho apresentou uma contribuição nesse sentido, uma vez que identificou variáveis importantes para a estruturação das assembleias em escalas locais.

UFRRJ
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA
ANIMAL

TESE

**Estrutura e diversidade das assembleias de peixes
recifais na Baía da Ilha Grande: importância de variáveis
físicas, da estrutura do habitat e variações temporais de
curto prazo**

Leonardo Mitrano Neves

2013



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**ESTRUTURA E DIVERSIDADE DAS ASSEMBLEIAS DE
PEIXES RECIFAIS NA BAÍA DA ILHA GRANDE:
IMPORTÂNCIA DE VARIÁVEIS FÍSICAS, DA ESTRUTURA
DO HABITAT E VARIAÇÕES TEMPORAIS DE CURTO
PRAZO**

LEONARDO MITRANO NEVES

**Sob a Orientação do Professor
Francisco Gerson Araújo**

Tese Submetida à Coordenação do
Curso de Pós-Graduação em Biologia
Animal da Universidade Federal Rural
do Rio de Janeiro, como requisito
parcial para obtenção do grau de
Doutor em Ciências.

Seropédica

Abril de 2013

597.098153

N518e

T

Neves, Leonardo Mitrano, 1981-

Estrutura e diversidade das assembléias de peixes recifais na Baía da Ilha Grande: importância de variáveis físicas, da estrutura do habitat e variações temporais de curto prazo / Leonardo Mitrano Neves - 2013.

117 f. : il.

Orientador: Francisco Gerson Araújo.

Tese (doutorado) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal.

Inclui bibliografia.

1. Peixe - Grande, Ilha, Baía da (RJ) - Teses. 2. Peixe - Ecologia - Grande, Ilha, Baía da (RJ) - Teses. 3. Habitat (Ecologia) - Teses. 4. Biodiversidade - Teses. I. Araújo, Francisco Gerson, 1954-. II. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal. III. Título.

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

LEONARDO MITRANO NEVES

Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutor em Ciências**, no Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal.

TESE APROVADA EM 30/04/2013.

Prof. Francisco Gerson Araújo Dr. (UFRRJ)
(Orientador)

Prof. Ronaldo Bastos Francini-Filho Dr. (UFPB)

Prof. Fernando Zaniolo Gibran Dr. (UFABC)

Prof. Cassiano Monteiro Neto Dr. (UFF)

Prof. Ricardo Coutinho Dr. (IEAPM)

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Dr. Francisco Gerson Araújo, pela orientação, confiança, por ter me apoiado na mudança de área e por tudo que eu tenho aprendido com ele durante estes dez anos de laboratório.

Muito obrigado a todos que ajudaram nas saídas de campo deste trabalho. Em especial ao graduando Victor Mosqueira, sempre disponível para ir ao campo, pelas fotografias do substrato; ao pescador e amigo Alexandre, pelos ensinamentos sobre o mar, ao mestrando Tailan Moretti que cedeu seu tempo e barco para a última coleta, sempre disposto a ajudar com muito bom humor, ao doutorando Hamilton Hissa Pereira pela ajuda com as fotos, ao Dr. Marcus Rodrigues da Costa e ao graduando Sérgio, que também ajudaram nas fotos, a doutoranda Taynara Pontes Franco e ao graduando Rodrigo Cumplido, pela grande ajuda nos censos noturnos.

Agradeço ao Dr. Guilherme Henrique Pereira Filho e a graduanda Letícia de Assis pela análise das fotografias da cobertura bêntica; ao doutorando Alex Iacone pela rápida e eficiente elaboração do mapa do capítulo I. Ao Carlos e Sandra da 'Frade Divers' pelas facilidades no aluguel dos equipamentos; a Carol e Daniel da 'Elite Dive Center', disponibilizando equipamentos, pelo curso avançado além da amizade e mergulhos sensacionais na baía da Ilha Grande.

Agradeço ao CNPq pela bolsa de doutorado no país e a CAPES pela bolsa de doutorado sanduíche.

Agradeço a oportunidade concedida pelo Dr. Peter J. Mumby de vivenciar o trabalho de sua equipe do MSEL na Universidade de Queensland, poder aprender análises que em parte foram aplicadas neste estudo, além de conceitos novos que serão muito úteis para trabalhos futuros. A Rosanna Griffith-Mumby pelo carinho e atenção com que nos recebeu no laboratório; Ao pós-doutorando Juan Carlos Ortiz, por disponibilizar do seu tempo para ensinar boa parte das análises que foram utilizadas neste trabalho e ajuda na elaboração do modelo do capítulo I; ao Dr. Alastair Harborne por ter ensinado os cálculos de exposição às ondas, que embora não terem sido aplicados neste estudo serão úteis para trabalhos futuros; A Dr^a. Renata Ferrari, pelos comentários sobre a tese e pelo quarto em Brisbane; e a todos do MSEL que de maneira direta ou indireta contribuíram para que eu aprendesse coisas novas. Agradeço também aos amigos com que dividimos a casa, Sylvaine, Betiana, Mauro e Ben, por todas as dicas e companheirismo.

Aos grandes amigos que fiz no laboratório: Bianca de Freitas Terra, sempre disponível a me ajudar desde o início da graduação, pelas horas de estudo, incentivo, conselhos, uma pessoa muito especial de quem me orgulho muito de ser amigo; ao Hamilton Hissa Pereira, pelas trocas de ideias, presença em trabalhos de campo memoráveis, sempre conduzindo suas atividades com tranquilidade e inteligência. Marcus Rodrigues da Costa, meu co-orientador durante toda a graduação, agradeço por todos os ensinamentos no trabalho de laboratório e no campo, pelos conselhos e oportunidades que ampliaram meus horizontes. A Taynara Pontes Franco que tive o prazer de acompanhar desde a iniciação científica e que se tornou uma grande amiga, por sua companhia sempre divertida e agradável. A Ana Paula, sempre disposta a ajudar, pelos seus conselhos e amizade.

A minha sogra, Áurea, por ter deixado que transformássemos sua casa em um laboratório desde o mestrado, com barco, carreta, cilindros, blocos, rede molhada, cheiro de peixe e formol, bombonas; sempre ajudando na limpeza do material de campo e no preparo de refeições deliciosas. Também a Alessandra, pela ajuda na primeira saída de campo e também colocando a casa em ordem depois das coletas. Ao Rafael pela ajuda com na preparação da infraestrutura para o campo.

A todos do Laboratório, da geração antiga e mais nova, como Márcio, André Pessanha, Márcia, Joaquim, Ruan, Cláudio, Wagner, Maila, Débora, Alex, Pablo, Eduardo, Benjamim, Iracema, Paulo, Deca e Rodrigo Neves, Leo, Geisa, Evelyn, Igor com quem compartilhei tantos momentos nesse laboratório.

Aos meus pais, Rosa e Pedro, que sempre me incentivaram a trabalhar com o que eu gosto, pelos ensinamentos, amor, e apoio em tudo; a Patrícia, minha irmã querida por sempre enfatizar a segurança no mergulho, por toda atenção nesse período, e ao meu sobrinho Erick, pela alegria e motivação que representa da necessidade de cuidarmos do ambiente para as gerações futuras.

Agradeço a minha esposa Tatiana, com quem tenho compartilhado e realizado sonhos, por me apoiar em tudo e por ter participado de todas as etapas deste trabalho.

RESUMO

NEVES, Leonardo Mitrano. **Estrutura e diversidade das assembleias de peixes recifais na Baía da Ilha Grande: importância de variáveis físicas, da estrutura do habitat e variações temporais de curto prazo.** 2013. 104p. Tese (Doutorado em Biologia Animal). Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2013.

As assembleias de peixes recifais variam através de gradientes de mudanças extremas nas condições ambientais, tanto espaciais (ao longo de gradientes de distância da foz de rios) quanto em escalas temporais curtas (ao longo do ciclo diário de intensidade luminosa). Além disto, variações em resposta ao nível de heterogeneidade do habitat também podem ocorrer, mesmo entre recifes rochosos situados fora de intensos gradientes ambientais. Entender como as assembleias de peixes respondem a tais mudanças é fundamental para identificar variáveis determinantes dos padrões espaciais e prever como impactos de grande e pequena intensidade podem afetar os padrões de diversidade. Os principais objetivos deste estudo foram: (1) determinar a influência de variáveis físicas (distância da foz do rio e exposição a ondas), biológicas (cobertura bêntica) e estruturais (altura do substrato e número de refúgios) na estruturação das assembleias de peixes, riqueza de espécies, abundância, biomassa e diversidade dos grupos tróficos; (2) avaliar as mudanças ao longo do ciclo diário na composição e estrutura da assembleia de peixes recifais; (3) relacionar a variação na composição de espécies (beta diversidade) com a heterogeneidade do habitat, para uma pequena escala (entre transectos de uma mesma área), e as relações entre a beta diversidade e medidas de diversidade alfa (riqueza de espécies, estimativa da riqueza e diversidade de Shannon). Para tal, censos visuais subaquáticos foram realizados (1) em costões rochosos da baía da Ilha Grande, em ilhas localizadas através de um gradiente de distância da foz de rios; (2) em seis diferentes horários, compreendendo o amanhecer (06:00h), manhã (08:30h), tarde (14:00h), anoitecer (17:30h) e início da noite (19:30h) e noite (21:00h) em dois recifes rochosos rasos; e (3) em transectos de quatro áreas para avaliar diversidade beta. Avaliações da estrutura do habitat (cobertura bêntica e complexidade topográfica) foram realizadas (para objetivos 1 e 3). A distância da foz do rio explicou entre 12,4% a 38,2% da estimativa dos componentes de variação (ECV) da PERMANOVA de todas as variáveis respostas analisadas, desempenhando um papel principal nos padrões espaciais da assembleia de peixes. Diferenças entre recifes próximos e distantes da foz atingiram um máximo de até 4,5x para a riqueza, 11x para a biomassa e 10x para a abundância. A altura do substrato foi positivamente relacionada com a abundância de peixes, riqueza de espécies e diversidade dos grupos tróficos (ECV entre 7,3% a 17,4%), enquanto o número de refúgios foi associado positivamente com a abundância de espécies de pequeno porte, como *Stegastes fuscus*, *Emblemariopsis signifer* e *Scartella cristata*. O efeito da cobertura bêntica foi significativo em determinar os padrões espaciais da estrutura da assembleia de peixes e da diversidade dos grupos tróficos (ECV = 8% e 10%, respectivamente), porém não foram observadas influências significativas da cobertura bêntica na riqueza de espécies, biomassa e abundância. A exposição às ondas teve um efeito significativo apenas para a estrutura da assembleia de peixes (ECV = 10%). As assembleias de peixes variaram drasticamente ao longo do ciclo diário. A riqueza de espécies e a abundância de peixes foram maiores durante os horários do dia, com valores intermediários nos horários crepusculares e atingiram os menores valores durante a noite. Maiores diferenças na estrutura da assembleia foram observadas entre o período diurno e noturno. Durante a noite, as famílias Sciaenidae, representado por *Pareques acuminatus*, e Pempheridae

representado por *Pempheris schomburgkii* foram mais abundantes, enquanto Haemulidae *Haemulon steindachneri*, Pomacentridae *Abudefduf saxatilis*, Chaetodontidae *Chaetodon striatus*, e Labrisomidae *Malacoctenus delalandii* foram abundantes durante o dia. Os horários crepusculares foram semelhantes entre si, sendo caracterizados por espécies tanto dos horários do dia (*H. steindachneri*, *M. acutirostris*) quanto da noite (*P. acuminatus*), refletindo esse período de transição. Relações positivas significativas foram detectadas entre a heterogeneidade do habitat e a beta diversidade. A área com habitat mais homogêneo e de menor variação na composição da assembleia foi dominada por organismos tridimensionalmente pouco complexos (zoantídeos), enquanto a áreas que apresentaram algas frondosas, matriz de algas epilíticas (MAE) e zoantídeos com uma percentagem de cobertura mais equitativa, tiveram a maior heterogeneidade do habitat e beta diversidade. Para todas as medidas de diversidade alfa utilizadas, a área com habitat mais heterogêneo e com maior beta diversidade, apresentou uma diversidade alfa maior do que a área com habitat mais homogêneo e de menor beta diversidade. Entretanto, as relações positivas entre a beta diversidade e a diversidade alfa foram significativas apenas para a riqueza de espécies, e não para a estimativa da riqueza e a diversidade de Shannon. Este estudo demonstrou que variações nas assembleias em escalas espaciais e temporais curtas (desde entre transectos até 10 km, e ao longo do ciclo diário) podem ser atribuídas a mudanças na estrutura dos habitats locais, tanto na composição dos organismos bentônicos dominantes quanto na heterogeneidade do habitat e podem ser associadas a características comportamentais principalmente associadas a estratégias de obtenção de alimento e proteção contra predação.

Palavras-chave: ictiofauna, mudanças ambientais extremas, ciclo diário, diversidade beta.

ABSTRACT

NEVES, Leonardo Mitrano. **Structure and diversity of rocky reef fish assemblages of the Ilha Grande bay: importance of physical variables, habitat structure and short term temporal changes.** 2013. 104p. Tese (Doutorado em Biologia Animal). Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2013.

Rocky reef fish assemblages change along extreme environmental conditions gradients; both spatial (across gradients of distance from the river mouths) and short term temporal (diel cycle of light intensity). Moreover, changes in connection to habitat heterogeneity can occur, even for tropical rocky reefs with a more homogenous habitat structure. Knowledge of the way that fish assemblages respond to these changes is fundamental to identify the variables that determine spatial patterns and to predict how impacts in great or low intensity can affect diversity. The main aims of this study were: (1) to determine influence of physical (distance from river mouth and wave exposure), biological (benthic cover) and structural (substratum height and number of shelters) variables in structuring fish assemblages, species richness, abundance, biomass and trophic groups diversity; (2) to assess diel changes in composition and structure of fish assemblages; (3) to relate changes in species composition (beta diversity) with habitat heterogeneity for a small scale (among transects in a given area), and the relationship between beta and alfa diversity (species richness, richness estimation and Shannon diversity). Subaquatic visual census were carried out in Ilha Grande coastal reefs, encompassing (1) islands distributed along a spatial gradient of distance from river mouth; (2) six different time periods, i.e., sunrise (06:00h), morning (08:30h), afternoon (14:00h), sunset (17:30h), early night (19:30h) and night (21:00h) in two shallow coastal reef; and (3) in transect in four areas to assess beta biodiversity. Habitat structure (benthic cover and topographic complexity) assessment was performed (objectives 1 and 3). The distance from river mouth explained from 12.4% to 38.2% of the estimated components of variation (ECV) of PERMANOVA for all analyzed response variables, playing a major role in determining spatial patterns of fish assemblages. Differences between reefs close and far from river mouth reached a maximum of 4.5x for richness, 11x for biomass and 10x for abundance. The substrate height was positively related to fish abundance, species richness and trophic groups diversity (ECV between 7.3 % and 17.4%), whereas the number of shelters was positively associated to small-sized species abundance such as *Stegastes fuscus*, *Emblemariopsis signifer* and *Scartella cristata*. Benthic cover had significant influence to determine spatial pattern in fish assemblage structure and diversity of trophic groups (ECV = 8% and 10%, respectively), but not in species richness, biomass and fish abundance. Wave exposure had significant influence on fish assemblage structure only (ECV = 10%). The fish assemblage changes drastically along diel cycle. Species richness and fish abundance were at the highest during the period of the day with intermediary values at twilight periods, and at the lowest during the night. The highest difference in assemblage structure was found between the periods of the day and the night. The families Sciaenidae, mainly represented by *Pareques acuminatus*, and Pempheridae represented by *Pempheris schomburgkii* were more abundant during the night, whereas Haemulidae *Haemulon steindachneri*, Pomacentridae *Abudefduf saxatilis*, Chaetodontidae *Chaetodon striatus*, and Labrisomidae *Malacoctenus delalandii* were more abundant during the day. The twilight periods were similar in assemblage structure, and had as characteristic species of the day (*H. steindachneri*, *M. acutirostris*) and the night (*P. acuminatus*), reflecting a transitional period. Significant positive relationship was detected between habitat heterogeneity and beta diversity. The area with more

homogeneous habitat and low variation in fish assemblage was dominated by little three-dimensionally complex organisms (zoanthids), while areas that had fleshy algae, *turf* and zoanthids with a more even percentage cover had higher heterogeneity and beta diversity. For all measures of examined alfa diversity, the area with more heterogeneous habitat and with the highest beta diversity had the highest alfa diversity compared with areas with more homogenous habitat e lowest beta diversity. However, positive relationship between alfa and beta diversity was significant for species richness, but not for estimate of richness and Shannon index. This study demonstrated that changes in assemblages in spatial and short term (from transects to 10 km, and diel cycle) scales may be attributed to changes in local habitat structure, both composition of dominant benthic organisms and habitat heterogeneity and can be associated to behavioral characteristics mainly related to strategies of food acquirement and protection against predation.

Key words: ichthyofauna, extreme environmental changes, diel cycle, beta diversity.

SUMÁRIO

1-INTRODUÇÃO GERAL	1
2-REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	6

CAPÍTULO I

RESUMO	12
ABSTRACT	13
1-INTRODUÇÃO	14
2-MATERIAIS E MÉTODOS	15
2.1 - Área de estudo	15
2.2 - Programa de amostragem	17
2.3 - Análises dos dados	19
2.3.1 - Organização das matrizes de dados	19
2.3.2- Relações entre as matrizes de dados	20
2.3.3 - Associações entre as covariáveis e a assembleia de peixes	20
3 - RESULTADOS	21
3.1 - Variáveis ambientais	21
3.2 - Cobertura bêntica e complexidade topográfica	21
3.3 - Composição de espécies	24
3.4 - Relações entre as covariáveis e as variáveis respostas univariadas.....	30
3.5 - Relações entre as covariáveis e a assembleia de peixes	32
3.6 - Padrões da distribuição dos grupos tróficos	35
3.7 - Padrões de distribuição de espécies selecionadas	37
4 - DISCUSSÃO	40
5 - CONCLUSÕES	45
6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	46

CAPÍTULO II

RESUMO	53
ABSTRACT	54
1 - INTRODUÇÃO	55
2 - MATERIAIS E MÉTODOS	56

2.1 - Área de estudo	56
2.2 - Programa de amostragem	56
2.3 - Análises dos dados	57
3 - RESULTADOS	58
3.1 - Composição de espécies	58
3.2 - Variação da assembleia de peixes com relação ao ciclo diário	62
3.3 - Variação na contribuição de espécies noturnas	65
3.4 - Riqueza de espécies e abundância	65
3.5 - Variação diurna para espécies selecionadas	67
4 - DISCUSSÃO	69
5 - CONCLUSÕES	73
6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	73

CAPÍTULO III

RESUMO	79
ABSTRACT	80
1 - INTRODUÇÃO	81
2 - MATERIAIS E MÉTODOS	82
2.1 - Área de estudo	82
2.2 - Programa de amostragem	84
2.3 - Análises dos dados	84
2.3.1 - Coeficientes utilizados para os dados biológicos e da estrutura do habitat	84
2.3.2 - Diferenças entre as áreas na estrutura da assembleia e estrutura do habitat	85
2.3.3 - Diferenças na heterogeneidade da assembleia de peixes e na heterogeneidade do habitat	85
2.3.4 - Relações entre a beta diversidade e a heterogeneidade do habitat.....	86
2.3.5 - Relações entre a beta diversidade e a diversidade alfa	86
2.3.6 - Relações entre a assembleia de peixes e as variáveis de habitat.....	86
3 - RESULTADOS	87
3.1 – Estrutura do habitat	87
3.2 - Riqueza de espécies	87
3.3 - Diferenças entre as áreas na estrutura da assembleia e estrutura do habitat.....	88
3.4 - Diferenças na heterogeneidade da assembleia de peixes e na heterogeneidade do habitat.....	89

3.5 - Relações entre a beta diversidade e a heterogeneidade do habitat	90
3.5 - Relações entre a beta diversidade e a diversidade alfa	92
3.6 - Relações entre a assembleia de peixes e as variáveis de habitat	94
4 - DISCUSSÃO	96
5 – CONCLUSÕES.....	98
6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	99
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	102

1. INTRODUÇÃO GERAL

Os recifes rochosos constituem habitats com elevada biodiversidade e produtividade que abrigam uma grande diversidade de espécies de peixes e invertebrados. Apresentam uma grande biomassa e produção primária de microfitobentos e de macroalgas, funcionando como locais de alimentação, crescimento e reprodução de um grande número de espécies (GUIMARAENS & COUTINHO, 1996; FERREIRA *et al.*, 1998). Os ambientes recifais rochosos podem apresentar elevada heterogeneidade do habitat, devido a grande diversidade de elementos estruturais, tanto bióticos (invertebrados sésseis, macroalgas) quanto abióticos (rugosidade, declividade, número de fendas e tocas) (GARCÍA-CHARTON *et al.*, 2004; ERIKSSON *et al.*, 2006; KOVALENKO *et al.*, 2012), que interagem para formar mosaicos de habitat caracterizados por uma grande complexidade tridimensional. Variações na diversidade, tamanho e densidade destes elementos estruturais produzem descontinuidades entre manchas de habitat que acarretam mudanças na composição e abundância das espécies de peixes.

Um dos principais objetivos em ecologia é identificar os fatores que influenciam a distribuição dos organismos em diferentes escalas espaciais. Em escalas locais, características físicas do habitat interagem com processos oceanográficos e geográficos de grande/média escala para gerar a complexidade. Em pequenas escalas espaciais, não apenas processos físicos, mas também biológicos têm papéis fundamentais na definição da complexidade do habitat (revisado por TOKESHI & ARAKAKI, 2011). A estrutura de assembleias locais, sob uma perspectiva determinística, é ditada pelo *pool* de espécies regional, assim como regulada por fatores locais (NIU *et al.*, 2012). Espécies compõem uma determinada comunidade local porque estão presentes no *pool* regional e possuem características que permitem sua ocorrência em uma dada localidade e sua coexistência com outras espécies na comunidade (WEBB *et al.*, 2006).

Em escalas locais, diferenças nas variáveis físicas, como a exposição a ondas e sedimentação; biológicas, como a cobertura bêntica e estruturais, como a complexidade topográfica são responsáveis pelas variações nas assembleias de peixes recifais (FLOETER *et al.*, 2007; MENDONÇA-NETO *et al.*, 2008). O grau de variação das assembleias de peixes em escalas locais depende, pelo menos em parte, da intensidade com que fatores físicos de influenciam diretamente as espécies e/ou promovem mudanças nos habitats locais, em aspectos como a composição dos elementos estruturais e complexidade. Estudos têm demonstrado que exposição às ondas é um importante fator físico para a distribuição e abundância de peixes em ambientes recifais (MCGEHEE, 1994; FULTON *et al.*, 2005; SANTIN & WILLIS, 2007; KRAJEWSKI & FLOETER, 2011). Os efeitos das mudanças na exposição podem ser manifestados nas assembleias de peixes pela influência direta do estresse mecânico ou pela influência indireta, através da modificação da estrutura do habitat ou disponibilidade de alimento (SANTIN & WILLIS, 2007). Espécies que ocorrem em áreas com maior exposição podem apresentar reduções na bexiga natatória e modificações nas nadadeiras para minimizar o deslocamento pela turbulência e ação das ondas (FULTON & BELLWOOD, 2005). Influências indiretas na disponibilidade de alimento incluem a variação de detritos nas matrizes de algas epilíticas entre e dentro de zonas recifais com diferentes níveis de exposição às ondas (WILSON *et al.*, 2003). Como esses detritos constituem uma importante fonte nutricional para peixes, sua variação pode acarretar diferenças nos padrões espaciais encontrados.

As variáveis oceanográficas físicas são raramente medidas em trabalhos que exploram seus efeitos sobre as assembleias de peixes. Quando dados físicos não estão disponíveis, medidas simples de distância podem servir para indicar a influência de processos oceanográficos (KARNAUSKAS *et al.*, 2012). Métricas tais como a distância de um local para a costa, para a foz de rios, para rampas de acesso a barcos, têm explicado uma percentagem significativa da variação nos padrões de abundância de peixes (STUART-SMITH *et al.*, 2008; FLOETER *et al.*, 2007; FORCADA *et al.*, 2008; NGUYEN & PHAN, 2007; BEGER & POSSINGHAM, 2008; GOLBUU *et al.*, 2011). Estas medidas de distância são utilizadas para descrever, pelo menos parcialmente, a influência de fatores físicos como a exposição às ondas, influência da sedimentação, ou para considerar influências antropogênicas na distribuição de espécies de peixes. Em costões rochosos de ilhas localizadas em uma enseada impactada por rios, a distância da foz para cada local, pode indicar a influência de fatores associados às descargas terrestres (p. ex. sedimentação) sobre a comunidade recifal. Entretanto, o uso da distância para determinada fonte de distúrbio pode estar associado a outros fatores, como poluentes de origem terrígena e pressão de pesca e por isso não substituem as medidas reais de poluição ou sedimentação para responder perguntas do efeito de processos específicos.

Mudanças das comunidades recifais ao longo de gradientes de distância da foz de rios podem ser relacionadas aos efeitos diretos e indiretos das descargas terrestres. Com a proximidade da foz, os níveis de nutrientes nos recifes aumentam (inorgânico e matéria orgânica particulada), decrescem os níveis de luz devido ao aumento da turbidez e aumentam as taxas de sedimentação (FABRICIUS, 2005). Sedimentos inorgânicos inertes podem afetar organismos de recifes rochosos através do aterramento, reduzindo a disponibilidade de luz, oxigênio e nutrientes; pelo desgaste causado por sedimentos móveis, que podem danificar ou remover todo o organismo ou parte dele; e através de mudanças das características físicas do substrato, que podem ocorrer devido à substituição de um substrato rochoso estável por partículas instáveis e resultar em perda de habitat disponível para o assentamento (revisado por AIROLDI, 2003). Os efeitos do depósito de sedimentos sobre a biota de recifes rochosos incluem a mortalidade de invertebrados bentônicos, através do aterramento e sufocamento, inibição do assentamento e recrutamento, pelo efeito negativo sobre a germinação, inibição da herbivoria, sendo observados uma escassez de grandes herbívoros (como ouriços do mar e peixes) e pequenos herbívoros (anfípodos, isópodos e pequenos gastrópodes) em áreas com grandes níveis de sedimentação (AIROLDI, 2003).

As assembleias de peixes parecem ser particularmente sensíveis, com o aumento da deposição de sedimentos e da turbidez associados com o decréscimo da abundância e diversidade de peixes recifais, devido ao efeito indireto da perda de habitat (WENGER *et al.*, 2012). Estudos prévios demonstram que a diversidade e a biomassa de peixes recifais foram reduzidas com a proximidade da foz de rios (MALLELA *et al.*, 2007). O aumento dos sedimentos em suspensão podem afetar diretamente aspectos biológicos da ictiofauna como a habilidade de assentamento, aquisição de alimento, crescimento e mortalidade (WENGER *et al.*, 2011, 2012). Estudos experimentais demonstraram que espécies planctívoras gastaram mais tempo para encontrar alimento e consumiram uma menor quantidade de alimento em tratamentos com maiores quantidades de sedimentos em suspensão. Essa menor aquisição de alimento foi associada com uma redução significativa no crescimento dos jovens e fator de condição. Tratamentos com maiores sedimentos em suspensão foram também associados a uma maior mortalidade (WENGER *et al.*, 2012). Efeitos diretos e indiretos dos sedimentos, e da estrutura do habitat local (cobertura bêntica e complexidade topográfica) podem ser

responsáveis pela variação da assembleia de peixes através do gradiente de distância da foz de rios.

Diversos estudos realizados com peixes recifais demonstram a importância da complexidade do habitat para a distribuição espacial das populações, tanto em recifes de corais (ROBERTS & ORMOND, 1987; TOLIMIERI, 1995; FRIEDLANDER & PARRISH, 1998; MCCLANAHAN & ARTHUR, 2001) quanto em recifes rochosos (JONES, 1988; LEVIN & HAY, 1996; GARCÍA-CHARTON & PEREZ-RUZAFÁ, 2001). Habitats mais complexos geralmente apresentam uma maior abundância e número de espécies de peixes (GRATWICKE & SPEIGHT, 2005; HARBORNE *et al.*, 2011). Estruturas complexas oferecem mais abrigos ou refúgios tais como tocas, cavernas e fendas os quais fornecem proteção contra predadores, competidores, correntes e forte incidência da luz, assim como locais para reprodução e forrageamento (MÉNARD *et al.*, 2007). A arquitetura do substrato é crucial para o assentamento e/ou mobilidade dos organismos e para a disponibilidade de alimento. As áreas com elevada complexidade do habitat podem ser importantes para o processamento de nutrientes devido ao redirecionamento da turbulência da água para organismos bentônicos, permite áreas com menor movimentação da água, e o aumento da área superficial para colonização e aumento da produtividade (revisado por KOVALENKO *et al.*, 2012).

Recifes rochosos fornecem substrato para macroalgas e invertebrados sésseis os quais juntamente com as características topográficas, resultam em uma elevada complexidade do habitat (GUIDETTI & BOERO, 2004; ERIKSSON *et al.*, 2006). No entanto, a importância destes componentes bióticos e estruturais para a distribuição de espécies de peixes varia entre diferentes sistemas. Em ambientes onde os organismos bentônicos conferem uma maior complexidade ao habitat (p. ex. corais arborescentes em recifes de corais ou florestas de macroalgas do gênero *Laminaria* em recifes rochosos temperados), assim como entre áreas onde o habitat varia marcadamente (entre recifes dominados por macroalgas ou dominados por corais) seria esperado que variações na cobertura bêntica exercessem uma maior influência na distribuição das espécies do que em recifes rochosos com estrutura mais homogênea, nos quais as macroalgas (p.ex. *Sargassum* spp) representam a principal cobertura. Entretanto, mesmo em recifes rochosos onde a cobertura bêntica parece ter uma menor contribuição para a complexidade do habitat, mudanças na composição de organismos dominantes e na heterogeneidade do habitat (diversidade de componentes estruturais em determinada escala espacial) podem afetar os padrões de diversidade das assembleias de peixes recifais.

A heterogeneidade do habitat é uma importante influência dos padrões e processos ecológicos afetando a distribuição das espécies e a diversidade e composição das comunidades (TEWS *et al.*, 2004; HEWITT *et al.*, 2005). A teoria prediz que habitats estruturalmente complexos podem aumentar a disponibilidade de nichos e as formas de exploração dos recursos ambientais, e assim aumentar a diversidade de espécies (BAZZAZ, 1975). Apesar de a biodiversidade ser frequentemente considerada como tendo uma relação positiva com a heterogeneidade do habitat, esta relação é dependente da escala (RODRÍGUEZ-ZARAGOZA *et al.*, 2011; HEINO *et al.*, 2013). Padrões locais (diversidade alfa) e regionais (diversidade gama) na riqueza de espécies e a variabilidade na composição de espécies entre unidades amostrais de uma dada área (beta diversidade) têm sido relacionados com a heterogeneidade do habitat em estudos teóricos e empíricos (LOREAU, 2000; ANDERSON *et al.*, 2006; HEINO *et al.*, 2013). Porém, não existe uma regra em ecologia sobre como definir a escala espacial de uma comunidade local (LOREAU, 2000). Poucos estudos avaliaram as relações entre a heterogeneidade em escalas locais (entre

transectos de uma mesma área) e a variação na composição de espécies (beta diversidade). Estudos demonstram que existe uma dependência mútua da diversidade local e regional através da beta diversidade (SRIVASTAVA, 1999). Dessa maneira, avaliar a influência da heterogeneidade do habitat nas relações entre a diversidade alfa e beta em escalas locais pode ser importante para compreender os mecanismos que controlam a diversidade em múltiplas escalas espaciais.

A composição e estrutura de assembleias de peixes variam marcadamente em escalas temporais curtas, devido às mudanças comportamentais das espécies em relação ao ciclo diário de intensidade luminosa (AZZURRO *et al.*, 2007). A importância ecológica de variações diurnas de peixes marinhos está relacionada a estratégias que maximizem o sucesso na obtenção de alimento, que aumentem a proteção contra predadores e que permitam a obtenção de um alimento com maior qualidade energética (EBELING & BRAY, 1976; HOBSON, 1972; LEVY, 1990; ZEMKE-WHITE *et al.*, 2002). Pode ter surgido também como uma adaptação para partilha de recursos (PIET & GURUGE, 1997), e como resultado de uma competição passada (CONNELL, 1980). Enquanto tais variações têm sido documentadas em estuários (PESSANHA *et al.*, 2003; GRIFFITHS, 2001; CASTILLO-RIVERA *et al.*, 2010) e rios (WOLTER & FREYHOF, 2004; SACCOL-PEREIRA & FIALHO, 2010), poucos estudos foram realizados com peixes de recifes rochosos (AZZURRO *et al.*, 2007). Em ambientes recifais é esperado que a riqueza e a abundância de espécies de peixes diminuam durante a noite, entretanto pouco se sabe sobre tais variações ao longo do ciclo de 24h, entre horários do período do dia, crepusculares e durante a noite. Comparações dentro do mesmo período (manhã x tarde) permitem também explorar possíveis tendências caso amostragens sejam realizadas apenas pela manhã, por exemplo. Censos visuais durante a noite podem destacar espécies que seriam consideradas pouco importantes para a estrutura da assembleia caso apenas amostragens diurnas fossem realizadas. Poucos estudos têm sido realizados com assembleias de peixes recifais noturnos, o que pode estar associado a questões logísticas e desafios associados com a amostragem, como o uso de aparatos de iluminação artificial (AZZURRO *et al.*, 2007). Devido à falta de estudos que englobem assembleias noturnas, o entendimento dos efeitos diretos e indiretos da proteção contra pesca, o papel dos peixes noturnos para a dinâmica trófica dos ecossistemas são amplamente restritos a assembleias diurnas.

A baía da Ilha Grande, localizada no sul do estado do Rio de Janeiro, apresenta inúmeros recifes rochosos com elevada riqueza de espécies de organismos bentônicos e de peixes recifais, configurando uma área de relevante interesse ecológico (CREED *et al.*, 2007). Uma elevada riqueza de espécies de peixes recifais foi registrada em levantamentos prévios na baía. FERREIRA *et al.* (2007) observaram 174 espécies de peixes em censos visuais realizados em 43 locais na baía. Entretanto, apesar de apresentar inúmeros recifes rochosos, os estudos de assembleias de peixes recifais nesta baía ainda são escassos. Estudos prévios sobre a ictiofauna recifal incluem a avaliação da descarga termal da Usina Nuclear de Angra dos Reis (TEIXEIRA *et al.*, 2009, 2012) e levantamentos realizados na baía da Ribeira (ANDREATA *et al.*, 2002). A potencial ameaça às comunidades recifais na baía da Ilha Grande incluem um estaleiro, um terminal petrolífero, e um porto comercial, assim como duas usinas nucleares (Angra I e II). Mesmo com esses empreendimentos, a baía não é considerada um ecossistema intensamente impactado, sem poluições significativas na qualidade da água como metais pesados (FRERET-MEURER *et al.*, 2010).

Na baía da Ilha Grande, existem recifes rochosos insulares situados ao longo de um gradiente de condições oceanográficas e sujeitos a diferentes características locais do habitat. Este cenário fornece uma boa oportunidade para avaliar a influência de fatores atuando em

pequena escala (poucos metros, relacionadas p. ex. cobertura bântica, complexidade topográfica e heterogeneidade do habitat) e em média escala (centenas de metros, relacionadas a variáveis físicas como exposição a ondas e fatores relacionados à distância da foz de rios) nos padrões espaciais da estrutura, composição e diversidade das assembleias de peixes recifais. A exposição às ondas varia dentro da mesma ilha entre áreas desprotegidas e abrigadas do vento, a influência de descargas de rios decresce à medida que a distância da foz do rio aumenta, os quais podem influenciar diretamente as assembleias de peixes locais e indiretamente, pelas modificações na comunidade bentônica e na complexidade topográfica. A falta de estudos das variações de peixes recifais em escalas temporais curtas, aliado a presença de recifes rochosos de fácil acesso na baía, foram os fatores motivadores para descrever as mudanças das assembleias de peixes ao longo do dia. Neste contexto, esse trabalho foi dividido em três capítulos:

- Capítulo I: Influências das variáveis físicas e da estrutura do habitat nas assembleias de peixes recifais.
- Capítulo II: Mudanças nas assembleias de peixes ao longo do ciclo diário em recifes rochosos do sudeste do Brasil.
- Capítulo III: Relações entre heterogeneidade do habitat e β diversidade de assembleias de peixes recifais em pequenas escalas espaciais.

2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

- AIROLDI, L. The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. **Oceanography and Marine Biology: an Annual Review**, v. 41, p. 161–236. 2003.
- ALFRED, W.E.; BRAY, R.N. Day versus night activity of reef fishes in a kelp forest off Santa Barbara, California. **Fishery Bulletin**, v. 74, n. 4, p. 703–717. 1976.
- AZZURRO, E.; PAIS, A.; CONSOLI, P.; ANDALORO, F. Evaluating day–night changes in shallow Mediterranean rocky reef fish assemblages by visual census. **Marine Biology**, v. 151, n. 6, p. 2245–2253. 2007.
- BAZZAZ, F.A. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. **Ecology**, v. 56, p. 485–488. 1975.
- BEGER, M.; POSSINGHAM, H.P. Environmental factors that influence the distribution of coral reef fishes: modeling occurrence data for broad-scale conservation and management. **Marine Ecology Progress Series**, v. 361, p. 1–13. 2008.
- CASTILLO-RIVERA, M.; ZÁRATE-HERNÁNDEZ, R.; ORTIZ-BURGOS, S.; ZAVALA-HURTADO, J. Diel and seasonal variability in the fish community structure of a mud-bottom estuarine habitat in the Gulf of Mexico. **Marine Ecology**, v. 31, n. 4, p. 633–642. 2010.
- CONNELL, J.H. Diversity and the co-evolution of competitors, or the ghost of competition past. **Oikos**, v. 35, p. 131–138. 1980.
- CONNELL, S.D.; ANDERSON, M. J. Predation by fish on assemblages of intertidal epibiota: effects of predator size and patch size. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 241, p. 15–29. 1999.
- CREED, J.C.; OLIVEIRA, A.E.S.; PIRES, D.O.; FIGUEIREDO, M.A.O.; FERREIRA, C.E.L. *et al.* RAP Ilha Grande – um levantamento da biodiversidade: histórico e conhecimento da biota; p. 43-63; In J.C. CREED, D.O. PIRES & M.A.O. FIGUEIREDO (ed.). Biodiversidade Marinha da Baía da Ilha Grande. Brasília, DF. MMA/SBF. 2007.
- ERIKSSON, B.K.; RUBACH, A.; HILLEBRAND, H. Biotic habitat complexity controls species diversity and nutrient effects on net biomass production. **Ecology**, v. 87, n. 1, 246–54. 2006.
- FERREIRA, C.E.L.; PERET, A.C; COUTINHO, R. Seasonal grazing rates and food processing by tropical herbivore fishes. **Journal of Fish Biology**, v. 53, n. 222–235. 1998.
- FERREIRA, C.E.L.; FERREIRA, C.G.W.; RANGEL, C.A.; MENDONÇA, J.P.; GERHARDINGER, L.C.; FILHO, A.C.; GODOY, E.A.; LUIZ JUNIOR, O.; GASPARINI, J.L. In: CREED, J.C.; PIRES, D.O. & FIGUEIREDO, M.A.O. (Orgs). **Biodiversidade marinha da Baía da Ilha Grande**. Brasília, Ministério do Meio Ambiente (Série Biodiversidade 23) p. 293-332. 2007.

- FLOETER, S.R.; KROHLING, W.; GASPARINI J.L.; FERREIRA C.E.L; ZALMON, I.R. Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil : the influence of exposure and benthic cover. **Environmental Biology of Fishes**, v. 78, p. 147–160. 2007.
- FORCADA, A.; BAYLE-SEMPERE, J.T.; VALLE, C.; SÁNCHEZ-JEREZ, P. Habitat continuity effects on gradients of fish biomass across marine protected area boundaries. **Marine environmental research**, v. 66, n. 5, p. 536–47. 2008.
- FRERET-MEURER, N.V.; ANDREATA, J.V.; MEURER, B.C.; MANZANO, F.V.; BAPTISTA, M.G.S.; TEIXEIRA, D.E.; LONGO, M.M. Spatial distribution of metals in sediments of the Ribeira Bay, Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brazil. **Marine pollution bulletin**, v. 60, n. 4, p. 627–629. 2010.
- FRIEDLANDER, A.M.; PARRISH, J.D. Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 224, p. 1–30. 1998.
- FULTON, C.J.; BELLWOOD, D.R. Wave exposure, swimming performance, and the structure of tropical and temperate reef fish assemblages. **Marine Biology**, v. 144, p. 429–437. 2004.
- FULTON, C.J.; BELLWOOD, D.R.; WAINWRIGHT, P.C. Wave energy and swimming performance shape coral reef fish assemblages. **Proceedings of the Royal Society/ Biological sciences**, v. 272, p. 827–832. 2005.
- GARCÍA-CHARTON, J.A.; PÉREZ-RUZAFÁ, A.; SÁNCHEZ-JEREZ, P.; BAYLE-SEMPERE, J.T.; REÑONES, O.; MORENO, D. Multi-scale spatial heterogeneity, habitat structure, and the effect of marine reserves on Western Mediterranean rocky reef fish assemblages. **Marine Biology**, v. 144, p. 161–182. 2004.
- GARCÍA-CHARTON, J.A.; PÉREZ RUZAFÁ, A. Spatial pattern and the habitat structure of a Mediterranean rocky reef fish local assemblage. **Marine Biology**, v. 138, p. 917– 934. 2001.
- GOLBUU, Y.; VAN WOESIK, R.; RICHMOND, R.H.; HARRISON, P.; FABRICIUS, K.E. River discharge reduces reef coral diversity in Palau. **Marine pollution bulletin**, v. 62, p. 824–31. 2011.
- GRATWICKE, B.; SPEIGHT, M.R. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. **Journal of Fish Biology**, v. 66, p. 650–667. 2005.
- GRATWICKE, B.; SPEIGHT, M.R. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. **Journal of Fish Biology**, v. 66, p. 650–667. 2005.
- GRIFFITHS, S.P. Diel variation in the seagrass ichthyofaunas of three intermittently open estuaries in south-eastern Australia : implications for improving fish diversity assessments. **Fisheries Management and Ecology**, v. 8, p. 123–140. 2001.

GUIDETTI, P.; BOERO, F. Desertification of Mediterranean rocky reefs caused by date-mussel, *Lithophaga lithophaga* (Mollusca: Bivalvia), fishery: effects on adult and juvenile abundance of a temperate fish. **Marine Pollution Bulletin**, v. 48, p. 978–982. 2004.

GUIMARAENS, M.A.; COUTINHO R. Spatial and temporal variation of benthic marine algae at Cabo Frio upwelling region, Rio de Janeiro, Brazil. *Aquatic Botany*, v. 52, p. 283–299. 1996.

HEINO, J.; GRÖNROOS, M.; ILMONEN, J.; KARHU, T.; NIVA, M.; PAASIVIRTA, L. Environmental heterogeneity and β diversity of stream macroinvertebrate communities at intermediate spatial scales. **Freshwater Science**, v. 32, p. 142–154. 2013.

HOBSON, E.S. Activity of Hawaiian reef fishes during the evening and morning transitions between daylight and darkness. **Fishery Bulletin**, v. 70, p. 715–740. 1972.

JONES, G.P. Ecology of rocky reef fish of north-eastern New Zealand: a review. **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research**, v. 22, p. 445–462. 1988.

KARNAUSKAS, M.; CHÉRUBIN, L.M.; HUNTINGTON, B.E.; BABCOCK, E.A.; THONEY, D.A. Physical forces influence the trophic structure of reef fish communities on a remote atoll. **Limnology Oceanography**, v. 57, p. 1403–1414. 2012.

KOVALENKO, K.E.; THOMAZ, S.M.; WARFE, D.M. Habitat complexity : approaches and future directions. **Hydrobiologia**, v. 685, p. 1–17. 2012.

KRAJEWSKI, J.P.; FLOETER, S.R. Reef fish community structure of the Fernando de Noronha Archipelago (Equatorial Western Atlantic): the influence of exposure and benthic composition. **Environmental Biology of Fishes**, v. 92, n. 1, p. 25–40. 2011.

LEVIN, P.S.; HAY, M.E. Responses of temperate reef fishes to alterations in algal structure and species composition. **Marine Ecology Progress Series**, v. 134, p. 37–47. 1996.

LOREAU, M. Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. **Ecology Letters**, v. 3, n. 2, p.73–76. 2000.

LUCKHURST, B.E.; LUCKHURST, K. Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. **Marine Biology**, v. 49, p. 317–323. 1978.

MALLELA, J.; ROBERTS, C.; HARROD, C.; GOLDSPINK, C.R. Distributional patterns and community structure of Caribbean coral reef fishes within a river-impacted bay. **Journal of Fish Biology**, v. 70, p. 523–537. 2007.

MCCLANAHAN, T.R.; ARTHUR, R. The effect of marine reserves and habitat on populations of east African coral reef fishes. **Ecological Applications**, v. 11, p. 559–569. 2001.

MCGEHEE, M.A. Correspondence between assemblages of coral reef fishes and gradients of water motion, depth, and substrate size off Puerto Rico. **Marine Ecology Progress Series**, v. 105, p. 243–255. 1994.

MÉNARD, A.; TURGEON, K.; KRAMER, D.L. Selection of diurnal refuges by the nocturnal squirrelfish, *Holocentrus rufus*. **Environmental Biology of Fishes**, v. 82, n. 1, p. 59–70. 2007.

MENDONÇA-NETO, J.P.; FERREIRA, C.E.L.; CHAVES, L.C.T.; PEREIRA, R.C. Influence of *Palythoa caribaeorum* (Anthozoa, Cnidaria) zonation on site-attached reef fishes. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 80, n.3, p. 495–513. 2008.

NGUYEN, L.; PHAN, H. Distribution and factors influencing on structure of reef fish communities in Nha Trang Bay Marine Protected Area, South-Central Vietnam. **Environmental Biology of Fishes**, v. 82, n. 3, p. 309–324. 2007.

PESSANHA, A.L.M.; ARAÚJO, F.G.; AZEVEDO, M.C.C.; GOMES, I.D. Diel and seasonal changes in the distribution of fish on a southeast Brazil sandy beach. **Marine Biology**, v. 143, n. 6, p. 1047–1055. 2003.

PIET, G.J.; GURUGE, W. Diel variation in feeding and vertical distribution of ten co-occurring fish species: consequences for resource partitioning. **Environmental Biology of Fishes**, v. 50, p. 293–307. 1997.

ROBERTS, C.M.; ORMOND, R.F.G. Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. **Marine Ecology Progress Series**, v. 41, p. 1–8. 1987.

RODRÍGUEZ-ZARAGOZA, F.A.; CUPUL-MAGAÑA, A.L.; GALVÁN-VILLA, C.M.; RÍOS-JARA, E.; ORTIZ, M.; ROBLES-JARERO, E.G.; LÓPEZ-URIARTE, E.; ARIAS-GONZÁVEZ, J.E. Additive partitioning of reef fish diversity variation: a promising marine biodiversity management tool. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 8, p. 1655–1675. 2011.

SACCOL-PEREIRA, A.; FIALHO, C.B. Seasonal and diel variation in the fish assemblage of a Neotropical delta in southern Brazil. **Iheringia, Série Zoológica**, v. 100, p. 169–178. 2010.

SANTIN, S.; WILLIS, T.J. Direct versus indirect effects of wave exposure as a structuring force on temperate cryptobenthic fish assemblages. **Marine Biology**, v. 151, n. 5, p. 1683–1694. 2007.

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

STUART-SMITH, R.D.; BARRETT, N.S.; CRAWFORD, C.M.; FRUSHER, S.D.; STEVENSON, D.G.; EDGAR, G.J. Spatial patterns in impacts of fishing on temperate rocky reefs: Are fish abundance and mean size related to proximity to fisher access points? **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 365, n. 2, p. 116–125. 2008.

TEIXEIRA, T.P.; NEVES, L.M.; ARAÚJO, F.G. Thermal impact of a nuclear power plant in a coastal area in southeastern Brazil: effects of heating and physical structure on benthic cover and fish communities. **Hydrobiologia**, v. 684, p. 161–175. 2012.

TEIXEIRA, T.P.; NEVES, L.M.; ARAÚJO, F.G. Effects of a nuclear power plant thermal discharge on habitat complexity and fish community structure in Ilha Grande Bay, Brazil. **Marine Environmental Research**, v. 68, n. 4, p. 188–195. 2009.

TEWS, J.; BROSE, U.; GRIMM, V.; TIELBÖRGER, K.; WICHMANN, M.C.; SCHWAGER, M.; JELTSCH, F. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. **Journal of Biogeography**, v. 31, p. 79–92. 2004.

TOLIMIERI, N. Effects of microhabitat characteristics on the settlement and recruitment of a coral reef fish at two spatial scales. **Oecologia**, v. 102, p. 52–63. 1995.

WEBB, C.O.; LOSOS, J.B.; AGRAWAL, A.A. Integrating phylogenies into community ecology. **Ecology**, v. 87, p. 1–2. 2006.

WENGER, A.S.; JOHANSEN, J.L.; JONES, G.P. Increasing suspended sediment reduces foraging, growth and condition of a planktivorous damselfish. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 428, p. 43–48. 2012.

WENGER, A.S.; JOHANSEN, J.L.; JONES, G.P. Suspended sediment impairs habitat choice and chemosensory discrimination in two coral reef fishes. **Coral Reefs**, v. 30, p. 879–887. 2011.

WILSON, S.K; BELLWOOD, D.R; CHOAT, J.H; FURNAS, M.J. Detritus in the epilithic algal matrix and its use by coral reef fishes. *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review*, v. 41, p. 279–309. 2003.

WOLTER, C.; FREYHOF, J. Diel distribution patterns of fishes in a temperate large lowland river. **Journal of Fish Biology**, v. 64, p. 632–642. 2004.

ZEMKE-WHITE, W.L.; CHOAT, J.H.; CLEMENTS, K.C. A re-evaluation of the diel feeding hypothesis for marine herbivorous fishes. **Marine Biology**, v. 141, n. 3, p. 571–579. 2002.

CAPÍTULO I

INFLUÊNCIAS DAS VARIÁVEIS FÍSICAS E DA ESTRUTURA DO HABITAT NAS ASSEMBLEIAS DE PEIXES RECIFAIS

RESUMO

Comunidades de recifes mudam naturalmente ao longo de gradientes de distância da foz de rios, associadas a diferenças na estrutura do habitat e nas variáveis físicas. O entendimento dos fatores que determinam a distribuição espacial de espécies é fundamental para o planejamento de medidas efetivas de conservação para ecossistemas. Neste estudo, relações entre a assembleia de peixes e variáveis físicas e da estrutura do habitat foram avaliadas em 16 costões rochosos de 8 ilhas situadas ao longo de um gradiente de distância da foz do rio (13 km) na Baía da Ilha Grande, RJ. A hipótese a ser testada é de que assembleias de peixes de recifes insulares diferem devido à combinação de variáveis físicas (incluindo a influência da proximidade do rio e exposição às ondas) e a estrutura do habitat. Dois locais em cada ilha foram amostrados, nos lados protegidos e expostos à ação das ondas, respectivamente. A análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) foi utilizada para determinar a influência de variáveis físicas (distância da foz do rio e exposição a ondas), biológicas (cobertura bêntica) e estruturais (altura do substrato e número de refúgios) na estruturação das assembleias de peixes, riqueza de espécies, abundância, biomassa e diversidade dos grupos tróficos. A estrutura da assembleia de peixes variou em três distintos grupos, sendo (1) um grupo de locais mais distantes da foz do rio, com maior altura do substrato e predomínio de macroalgas (matriz de algas epilíticas - MAE, e algas frondosas); (2) locais com distância intermediária da foz, com maior número de refúgios e predomínio de zoantídeos; e (3) locais próximos à foz, com menor complexidade topográfica e predomínio de macroalgas. A percentagem da estimativa do componente de variação na PERMANOVA indicou que a distância da foz do rio foi a variável mais importante em determinar os padrões espaciais da estrutura da assembleia de peixes (22,6%), na riqueza de espécies (35,9%), biomassa (38,2%) e diversidade dos grupos tróficos (31,4%), sendo a segunda variável mais importante para a abundância (12,4%). Recifes distantes da foz do rio tiveram as maiores riquezas (4,5 x), biomassa (11 x) e a abundância de peixes (10 x) do que os recifes próximos. A exposição às ondas teve um efeito significativo apenas para a estrutura da assembleia de peixes (10%). O aumento da altura do substrato teve maior importância para a abundância de peixes (17,4%), que também explicou uma significativa parte (7,3 %) da variabilidade na estrutura da assembleia, riqueza (10,7%) e diversidade dos grupos tróficos (13,2%). O número de refúgios foi importante para a estrutura da assembleia, sendo associado positivamente com a abundância de espécies de pequeno porte, como *Stegastes fuscus*, *Emblemariopsis signifer* e *Scartella cristata*. O efeito da cobertura bêntica foi significativo em determinar os padrões espaciais da estrutura da assembleia de peixes e da diversidade dos grupos tróficos, porém não foram observadas influências significativas da cobertura bêntica, na riqueza de espécies, biomassa e abundância. A proximidade da foz do rio foi a variável mais importante em prever os padrões espaciais da assembleia de peixes, associada com o declínio na riqueza e biomassa, redução da diversidade dos grupos tróficos e menor abundância de herbívoros. Mesmo com forte variação destes parâmetros devido à distância, uma significativa variabilidade foi ainda atribuída à complexidade topográfica e a cobertura bêntica. Devido a forte influência da distância da foz do rio na assembleia de peixes, medidas que priorizem preservar os fluxos naturais dos rios são importantes para manter a diversidade de peixes recifais em áreas costeiras.

Palavras-chave: gradiente ambiental, ecologia de peixes, complexidade do habitat, recifes rochosos.

ABSTRACT

Reef communities change naturally along gradients of distance from the river mouth, which are associated to differences in habitat structure and in physical variables. Detailed understanding of the factors determining the spatial distribution of species is of primary importance for resource managers designing effective conservation measures for ecosystems. In this study, the relationship between fish assemblage, physical variables and habitat structure were assessed in 16 rocky reefs of 8 islands along a gradient of distance from the river mouth (13 km) in the Ilha Grande Bay, RJ. The raised hypothesis is that rocky reef fish assemblages change due to the combination of physical (including the distance from river mouth and wave exposure) and habitat structure variables. Two sites at each selected island were sampled in the protected and wave exposed sides, respectively. Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) was used to determine the influence of physical (distance from the river mouth and wave exposure), biological (benthic cover) and structural (substratum height and number of refuges) variables on fish assemblage structure, richness, abundance, biomass and fish trophic group diversity. Fish assemblage structure change in three different groups, with (1) a group formed by the most distant from the river mouth sites, with the highest substratum height and dominance of macroalgae (turf and fleshy algae); (2) sites from intermediary distance from the river mouth, with the highest number of refuges and dominance of zoanthids; and (3) sites nearest to the river mouth, with the least topographic complexity and dominance of macroalgae. The estimated components of PERMANOVA variation indicated that the distance from the river mouth was the most important variable to determine spatial patterns of fish assemblage structure (22.6%), species richness (35.9%), biomass (38.2%) and trophic group diversity (31.4%), and the second most important variable for fish abundance (12.4%). Reefs far from the river mouth had the highest richness (4.5 x), biomass (11 x) and fish abundance (10 x) than the nearest reefs. Wave exposure had a significant effect on fish assemblage structure only. Increasing in substratum height was important for fish abundance (17.4%) that explained a significant part (7.3%) of assemblage structure variability, richness (10.7%) and trophic group diversity (13.2%). The number of refuges was important for assemblage structure, and was positively associated to small-sized fish species, such as *Stegastes fuscus*, *Emblemariopsis signifer* and *Scartella cristata*. Benthic cover had a significant effect on fish assemblage structure and trophic group diversity, but not on species richness, biomass and abundance. The closeness of the river mouth was important to predict spatial pattern of fish assemblage, associated with decreased richness and biomass, reduction of fish trophic group diversity and lower abundance of herbivores. Even though strong changes in these parameters due to distance from the river mouth, a significant variability was still attributed to topographic complexity and benthic cover. Because of the strong influence of distance from river mouths, measures which prioritize preserving the natural river flows are important to keep the diversity of rocky reef fish assemblages in coastal areas.

Key words: environmental gradient, fish ecology, habitat complexity, rocky reefs.

1. INTRODUÇÃO

Um dos principais interesses de ecólogos marinhos é determinar os fatores que influenciam a distribuição espacial e a estrutura das comunidades marinhas. O entendimento dos fatores que determinam a distribuição espacial de espécies é fundamental para o planejamento de medidas efetivas de conservação para ecossistemas (BEGER & POSSINGHAM, 2008). Os principais fatores conhecidos por influenciarem a distribuição de peixes recifais incluem variáveis biológicas, como a composição bêntica (BOUCHON-NAVARRO & BOUCHON, 1989; MUNDAY, 2002; CHONG-SENG *et al.*, 2012); variáveis estruturais, tais como a complexidade topográfica (FRIEDLANDER & PARRISH, 1998; BEJARANO *et al.*, 2011) e profundidade (FRIEDLANDER & PARRISH, 1998; MALCOLM *et al.*, 2011); e variáveis físicas, tais como exposição a ondas (MCGEHEE, 1994; FLOETER *et al.*, 2007; KARNAUSKAS *et al.*, 2012) e sedimentação (MALLELA *et al.*, 2007). Estes fatores ocorrem frequentemente como gradientes inter-relacionados em recifes e são importantes determinantes dos padrões de diversidade das assembleias de peixes mediando diferenças locais na disponibilidade de alimento, abrigo e locais de acasalamento.

As comunidades recifais mudam ao longo de gradientes de condições oceânicas (baixo assoreamento, elevada transparência e geralmente baixos níveis de nutrientes) para condições de influência terrestre (flutuações de salinidade, variável ou elevado nível de assoreamento e de nutrientes, variável ou reduzida transparência da água) (FABRICIUS, 2005). Através de tais gradientes, a cobertura bêntica de recifes de corais muda da dominância de organismos simbióticos recicladores de nutrientes, como os corais (em águas oceânicas oligotróficas), para o aumento de proporções de macroalgas (em locais próximos a foz de rios) (MALLELA *et al.*, 2004; FABRICIUS, 2005; GOLBUU *et al.*, 2011). A cobertura bêntica pode variar através de gradientes de exposição às ondas. Em recifes rochosos, estudos demonstraram que macroalgas e algas calcárias incrustantes dominaram ambientes expostos a ação das ondas, enquanto matrizes de algas epilíticas (MAE), zoantídeos e corais maciços dominaram em áreas abrigadas (FLOETER *et al.*, 2007).

Gradientes espaciais na distribuição e diversidade de peixes recifais, tal como o aumento da diversidade com o aumento da distância da costa ou da foz de rios (FABRICIUS *et al.*, 2005; MALLELA *et al.*, 2007), sugerem que níveis de sedimentos podem naturalmente influenciá-los. O aumento da sedimentação pode reduzir o sucesso do assentamento ou a sobrevivência de peixes recifais (WENGER *et al.*, 2011); e os depósitos de sedimentos sobre algas podem minimizar sua predação por peixes herbívoros (BELLWOOD & FULTON, 2008). O uso da distância de um recife para o próximo estuário pode ser utilizado como um substituto para a intensidade de sedimentação (BEGER & POSSINGHAM, 2008). Enquanto os efeitos dos fatores associados com a sedimentação sobre a cobertura bêntica de ambientes recifais são bem conhecidos, seus efeitos na distribuição de espécies de peixes têm recebido pouca atenção.

Mudanças nas condições ambientais relacionadas com a distância da costa ou foz de rios também incluem o aumento da profundidade, complexidade topográfica e exposição às ondas. Recifes rochosos com maiores profundidades apresentam maior superfície de substrato rochoso e uma maior diversidade estrutural para a vida marinha se estabelecer (GIBRAN & MOURA, 2012). Locais com maior complexidade topográfica fornecem maior diversidade e disponibilidade de abrigos e/ou substrato para forrageamento (LUCKHURST & LUCKHURST, 1978; HARBORNE *et al.*, 2011). Como resultado, a complexidade topográfica, a riqueza de espécies, diversidade, abundância e biomassa são positivamente correlacionadas. A exposição às ondas tem sido considerada um dos fatores físicos chaves da

estruturação de assembleias de peixes de recifes rasos, uma vez que a distribuição e abundância de espécies de peixes com maior habilidade de natação variam de acordo com o nível de exposição (FULTON & BELLWOOD, 2004; FULTON *et al.*, 2005; KRAJEWSKI & FLOETER, 2011). Entretanto, não é esperado que todas as características do habitat, tanto as que atuam localmente (cobertura bêntica e complexidade topográfica), quanto as que atuam em maiores escalas (exposição às ondas e distância de descargas de rios), tenham igual importância na estruturação das assembleias de peixes.

A maioria dos estudos que investigaram os padrões da distribuição de peixes através de gradientes de distância da foz de rios (FABRICIUS *et al.*, 2005; MALLELA *et al.*, 2007) foram realizados em recifes dominados por corais, no Caribe e no Pacífico, enquanto poucos ou nenhum, estão disponíveis para recifes rochosos tropicais dominados por macroalgas. No sudeste da costa brasileira recifes rochosos representam o principal habitat para peixes recifais e a biota associada aos recifes. A baía da Ilha Grande, um complexo insular no sudeste do Brasil, algumas ilhas estão distribuídas através de um gradiente de distância da foz de rios fornecendo uma excelente oportunidade para o estudo das relações entre as assembleias locais de peixes recifais e os gradientes espaciais de variáveis físicas, biológicas e estruturais. Foram exploradas as relações entre a assembleia de peixes recifais e características locais do habitat (incluindo cobertura bêntica e complexidade topográfica), bem como a influência de fatores que atuam em uma escala maior, como a distância da foz do rio e exposição às ondas. Mais especificamente, os objetivos deste estudo foram (1) avaliar as mudanças na estrutura do habitat (cobertura bêntica e complexidade estrutural) de recifes rochosos insulares localizados em um gradiente de distância da foz do rio e em áreas abrigadas e expostas à ação das ondas; (2) examinar a influência destas variáveis nos padrões espaciais na riqueza, abundância, biomassa, diversidade dos grupos tróficos e estrutura da assembleia de peixes (3) estabelecer quais espécies responderam aos gradientes ambientais detectados. A hipótese a ser testada é de que assembleias de peixes de recifes insulares diferem devido à combinação de variáveis físicas (incluindo a influência da proximidade do rio e exposição às ondas) e a estrutura do habitat.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado em de recifes rochosos insulares entre 3 e 7 m de profundidade na Baía da Ilha Grande (23°04'36 S; 44°01'18W, sudeste do Brasil), durante os verões de 2011 e 2012. A baía da Ilha Grande abrange uma área de aproximadamente 1,000 km² e contem cerca de 350 ilhas rodeadas por águas rasas (geralmente não mais que 8 m de profundidade) (IGNACIO *et al.*, 2010). Diversas destas ilhas apresentam recifes marginais (*sensu* PERRY & LARCOMBE, 2003), compostos por rochas graníticas que se estendem até a interface com o substrato arenoso. O clima da região é tropical úmido, com uma média anual de temperatura acima de 19°C e chuvas concentradas de Dezembro a Março (IBGE, 1977). A temperatura da água varia de 20°C a 31°C, enquanto que a salinidade varia de 29 a 36 (DIAS & BONECKER, 2008). As massas de água locais são influenciadas pelos ventos e marés com uma média de amplitude de 1,6 m (NOGUEIRA *et al.*, 1991). Na baía da Ribeira, localizada na região norte da baía da Ilha Grande, os recifes rochosos insulares são mais

sujeitos a descargas de água doce, sedimentos terrestres e nutrientes dos rios Bonequeira, Frade, Ambrósio, Grataú e Bracuí (Figura 1). Dentre estes, destacam-se as bacias dos rios do Frade e Bracuí, com áreas de 16 km² e 190 km², respectivamente (FRANCISCO & CARVALHO, 2004).

Os locais de amostragem foram distribuídos ao longo de um gradiente de distância da foz do rio Grataú, localizado a oeste da baía da Ribeira, que atingiu um comprimento de 13 km (Figura I-1). Um total de 16 locais situados nos lados a barlavento e sotavento de 8 ilhas (dois locais por ilha) foram selecionados. Os locais expostos recebem diretamente os ventos do quadrante sul, enquanto que os locais protegidos são localizados ao norte de cada ilha. Os recifes rochosos localizados entre 1,4 a 5 km de distância da foz do rio são mais expostos às descargas dos rios, enquanto que nos recifes entre 10 a 13 km o depósito de sedimentos sobre o substrato rochoso é menor. Durante o verão, a inundação de sedimentos sobre os recifes mais próximos da foz do rio ocorre após chuvas intensas (pluviosidade de 20-60 mm/3h), com drástica diminuição da salinidade de superfície e aumento da turbidez.

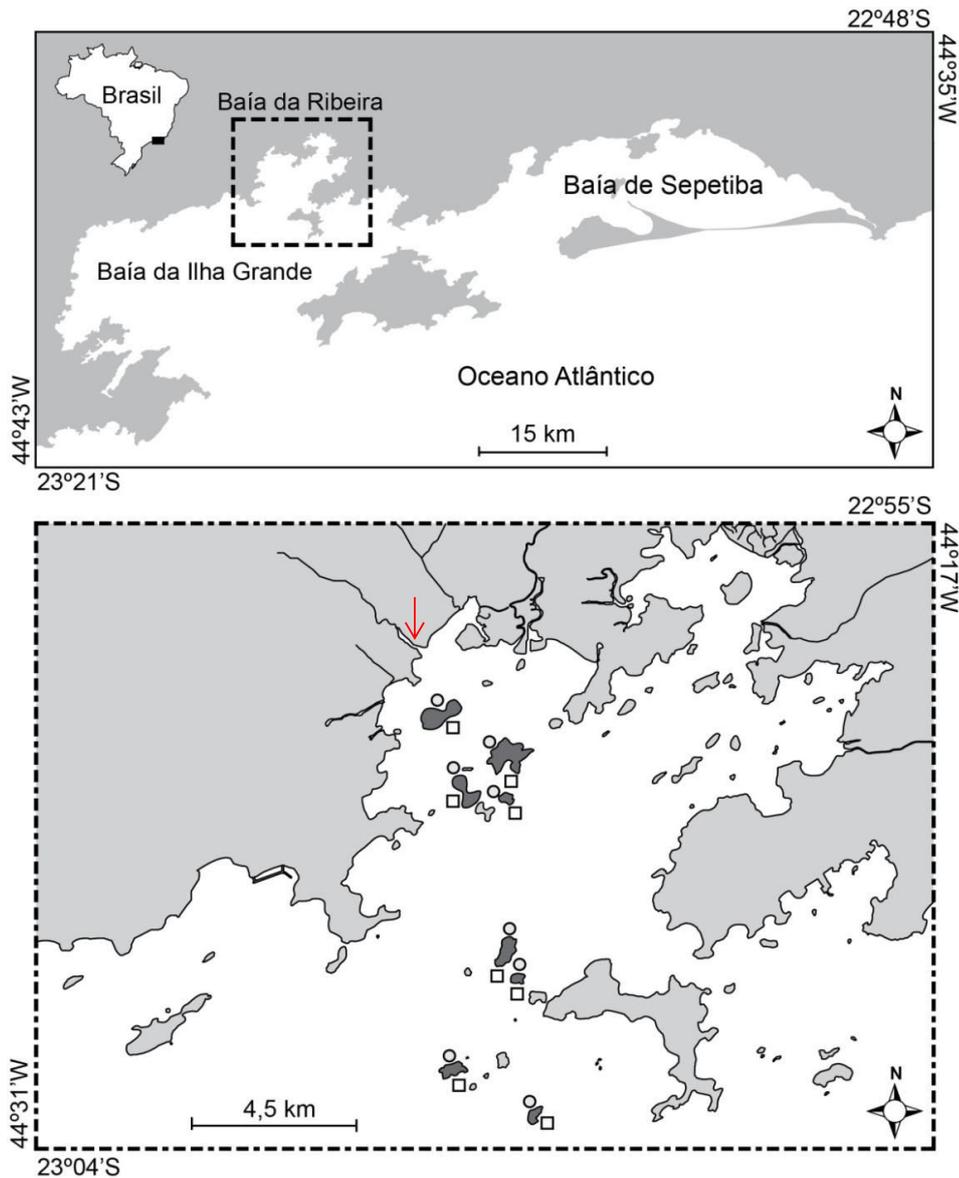


Figura I-1. Mapa da área de estudo com indicação dos locais de coleta. Círculos representam os locais protegidos e quadrados os locais expostos à ação das ondas. A seta indica a foz do rio Grataú.

2.2. Programa de amostragem

Censos visuais subaquáticos foram realizados através do mergulho autônomo em transectos de 20 m de comprimento e 2 m de largura (40 m^2) a fim de acomodar a menor visibilidade dos locais de estudo (FERREIRA *et al.* 2001; FLOETER *et al.* 2007). Em cada local, 10-15 transectos foram amostrados em cada verão, totalizando 252 transectos. Em cada transecto, os censos visuais foram realizados em duas etapas. Na primeira vez, o observador registrou as espécies da coluna d'água, e na segunda vez, realizou a busca em tocas e fendas para observar as espécies crípticas. A unidade amostral, número de peixes por 40 m^2 , foi definido como a soma das espécies de coluna e crípticas. As amostragens foram realizadas

com condições oceanográficas estáveis, entre 9:00 e 14:00 h, durante a maré de quadratura, perto da lua crescente. Durante cada ocasião de amostragem foram medidas em triplicata as variáveis ambientais de salinidade, utilizando multissensor YSI 85, e de turbidez, com o turbidímetro da Policontrol modelo AP2000. As medições da salinidade foram realizadas próximas ao fundo, enquanto que as medições da turbidez foram realizadas na superfície.

As espécies de peixes foram agrupadas em 7 grupos tróficos baseados na literatura (FERREIRA *et al.* 2001; FERREIRA *et al.* 2004; FLOETER *et al.* 2007) e no *FishBase* (www.fishbase.org): *predadores de invertebrados vágeis* (alimentam-se primariamente de invertebrados bentônicos móveis, como crustáceos, moluscos e poliquetas); *predadores de invertebrados sésseis* (alimentam-se de uma variedade de organismos bentônicos sésseis, como cnidários, hidrozoários, briozoários, ascídias e esponjas); *carnívoros* (alimentam-se de uma variedade de organismos móveis, tanto bentônicos quanto peixes), *onívoros* (alimentam-se de uma variedade de organismos, incluindo material animal e vegetal); *planctívoros* (alimentam-se primariamente de macro e micro-zooplâncton); *herbívoros raspadores* (incluem na dieta detritos, matriz de algas epilíticas – MAE, e macroalgas) e *herbívoros territorialistas* (alimentam-se de MAE de algas cultivadas através da defesa do território). A biomassa das espécies de peixes foi estimada através de transformações de peso-comprimento e conversões alométricas: $W = a \cdot L^b$ onde os parâmetros a e b são constantes da equação de crescimento alométrico. O *Fishbase* e a literatura (MACIEIRA & JOYEUX 2008; CAMILATO *et al.* 2010) foram utilizados como fonte desta informação. Quando os valores dos coeficientes não foram encontrados para as espécies, foram utilizados os coeficientes de espécies proximamente relacionadas ou gênero.

O desenho amostral foi elaborado para avaliar o efeito da cobertura bêntica, complexidade topográfica, exposição a ondas e distância da foz do rio sobre a assembleia de peixes. Foram realizadas 30 fotografias em cada local por ano (totalizando 60 fotos por local) para avaliar tanto a complexidade topográfica quanto a cobertura bêntica. As fotos foram tiradas em triplicatas (10 fotos por transecto de peixes) em uma única ocasião em cada período de amostragem. Para a obtenção das fotos foi utilizada a câmera digital PowerShot G9 (Cannon) com caixa estanque WP-DC21 presa a um quadrat de PVC, permitindo amostrar uma área de 0,36m² de substrato rochoso em cada foto. A complexidade topográfica foi medida em duas escalas: para uma menor escala de complexidade, o número de buracos e fendas de cada quadrat foi considerado, enquanto que para uma maior escala de complexidade, a altura do substrato foi medida. O número de buracos e fendas de cada fotografia foi contado. Apesar de diferentes medidas de buracos e fendas terem sido registradas, todas as categorias foram agrupadas em uma única medida chamada de “número de refúgios”. A altura do substrato foi registrada no campo, estimando a altura da média das rochas localizadas na mesma posição que cada foto foi retirada, utilizando a altura do quadrat como referência para a estimativa.

As imagens também foram analisadas para estimar a percentagem da cobertura bêntica utilizando o programa *Coral Point with Excel Extensions*—CPCe 3.4 (Kohler & Gill, 2006) plotando 20 pontos aleatórios em cada imagem, e identificando o substrato sob cada um dos pontos. Os organismos bentônicos expressados como a percentagem de cobertura bêntica foram agrupados em sete categorias: **Coral maciço** – representado principalmente pelo coral escleractínio *Mussismilia hispida*; **Zoantídeos** – representado por *Palythoa caribaeorum* e *Zoanthus sociatus*; **talo Cenocítico** – principalmente *Caulerpa racemosa*; **MAE** (matriz de algas epilíticas)– compreende uma matriz de pequenas macroalgas pertencendo principalmente as ordens Corallinales, Ceramiales e outras algas filamentosas verdes e vermelhas; **Alga frondosa** – principalmente *Sargassum* spp; **Alga calcária incrustante** e

Esponja. Outras categorias como *Polychaeta*, *Tunicados*, *Crinoidea*, *Hydrozoa* e *Equinodermata* foram quantificadas, mas como apresentaram baixa percentagem de cobertura (<1 % por local) não foram utilizadas nas análises das relações espécie e ambiente.

A exposição às ondas foi categorizada como alta *versus* baixa exposição, p. ex. expostas ou na costa a barlavento *versus* protegida ou na costa a sotavento, ao redor das 8 ilhas. A distância da foz do rio foi considerada como a distância linear em quilômetros de cada local para a foz do rio, medidas com auxílio do software *google Earth*.

2.3. Análises dos dados

2.3.1. Organização das matrizes de dados

Os dados foram organizados em nove matrizes, com as primeiras quatro matrizes para avaliar/selecionar variáveis explanatórias das variáveis respostas e as 5 últimas referentes as variáveis respostas: (i) os dados das variáveis ambientais de salinidade e turbidez, que foram $\log(x+1)$ transformados; (ii) três repetições por local dos dados de estrutura do habitat (10 variáveis; incluindo 7 de percentagem de grupos bentônicos, duas de complexidade topográfica e uma medida de distância da foz do rio), que foram \log transformados para minimizar a dispersão do dado, e normalizados para padronizar a contribuição de variáveis medidas como percentagem de cobertura e aquelas medidas em diferentes escalas; (iii) os dados de percentagem dos grupos bentônicos (7 variáveis); (iv) os dados de complexidade topográfica (2 variáveis) e de distância da foz do rio; e as matrizes de variáveis respostas (matrizes de v a ix), (v) riqueza de espécies, (vi) abundância (número de indivíduos), (vii) biomassa, (viii) abundância dos grupos tróficos (7 variáveis) e (ix) estrutura da assembleia de peixes, que sofreram a transformação raiz quadrada para diminuir o peso das espécies mais abundantes.

A Análise de Variância (ANOVA mono-fatorial) foi utilizada para as comparações das variáveis ambientais de salinidade e turbidez entre três regiões definidas de acordo com a distância da foz do rio (locais próximos – 1,4 a 4,6 km; locais intermediários – 8,1 a 9,2 km; locais distantes – 11,2 a 13,1 km). Estas variáveis não apresentaram um gradiente marcante e por isso não foram incluídas como variáveis explanatórias das assembleias de peixes. Padrões espaciais das variáveis de estrutura do habitat e distância da foz do rio (matriz ii) foram avaliados através da Análise dos Componentes Principais (PCA). Grupos no PCA foram definidos através da análise de agrupamento com o método *group average* utilizando a matriz de distância Euclidiana.

Para as matrizes de iii – ix o local foi considerado como o menor nível de replicação. Um valor único para cada local em cada ano foi calculado (média do número de transectos de cada local) para os preditores contínuos e variáveis respostas. Os dados de cobertura bética (matriz iii) foram submetidos à análise de coordenadas principais (PCO) para combinar todas as categorias de substrato em uma única variável, usando os escores do primeiro eixo do PCO como covariável. Estes escores do PCO1 foram incluídos na matriz contendo as variáveis topográficas e a distância da foz do rio (matriz iv) para constituir as variáveis explanatórias (covariáveis) deste estudo. A biomassa de cada espécie (matriz vii) foi calculada através de

relações alométricas (BOHNSACK & HARPER, 1988). O índice de diversidade de Shannon-Weiner (H') foi aplicado aos dados de grupos tróficos (matriz viii), que considera a abundância e o número de grupos funcionais (máximo = 7).

2.3.2. Relações entre as matrizes de dados

A existência de covariáveis altamente correlacionadas e qualquer necessidade de transformação dos dados foram investigadas através do *draftsman plot*, previamente as análises das associações entre as covariáveis e a assembleia de peixes. Os coeficientes de correlação foram calculados para cada par das 4 covariáveis (distância, número de refúgios, altura do substrato e PCO1 da cobertura bêntica) que não apresentaram colinearidade ($r < 0,7$; ZUUR *et al.*, 2007) em nenhum caso. Como nenhum grau elevado de assimetria foi observado os dados brutos de todas as covariáveis foram mantidos para as análises subsequentes (ANDERSON *et al.*, 2008). A variabilidade da cobertura bêntica ao longo dos recifes foi investigada plotando o primeiro eixo do PCO dos dados de cobertura bêntica com as categorias dominantes de substrato. O gráfico de dispersão gerado foi codificado com cores de acordo com os grupos identificados de tipo de cobertura bêntica.

2.3.3. Associações entre as covariáveis e a assembleia de peixes

As relações entre as covariáveis e as variáveis respostas foram investigadas através da análise multivariada de variância permutacional (PERMANOVA; ANDERSON 2001, MCARDLE & ANDERSON, 2001). A PERMANOVA foi realizada calculando os valores de p através do tipo I (sequencial) de soma dos quadrados, onde a assembleia de peixes, a riqueza de espécies, abundância, biomassa e a diversidade dos grupos tróficos (H') foram as variáveis respostas; distância da foz do rio, altura do substrato, número de refúgios e cobertura bêntica (primeiro eixo do PCO) foram covariáveis; exposição a ondas (2 níveis) e o ano de amostragem (dois verões) foram considerados fatores fixos. Quando um fator no modelo (principal efeito ou interações) não foi significativo, o valor de p foi maior que 0,25 e a proporção da variabilidade explicada pelo fator foi menor que 5%, nós removemos o fator da análise e reanalisamos o modelo sem os fatores excluídos seguindo ENGQVIST (2005). A importância relativa de cada fator ou covariável foi calculada através dos componentes de variação. Os componentes de variação estimam a importância de cada termo para explicar a variação total no conjunto de dados (ANDERSON *et al.*, 2008), e assim pode ser utilizado para comparar a importância relativa de cada fator ou covariável no modelo.

Modelos de regressões simples foram testados para avaliar a natureza específica de cada relação (positiva ou negativa) entre as variáveis respostas e as covariáveis que tiveram um efeito significativo de acordo com a PERMANOVA. As relações entre as covariáveis e a estrutura da assembleia de peixes foram investigadas através da dbRDA (Análise de redundância baseada em distância) (LEGENDRE & ANDERSON, 1999, MCARDLE & ANDERSON, 2001). Correlações de Pearson entre as espécies e os primeiros dois eixos do dbRDA foram examinadas para identificar as espécies responsáveis pela resposta da assembleia de peixes às variáveis físicas, biológicas e estruturais (correlação $> 0,4$). Os locais foram então qualitativamente agrupados de acordo com a relação da assembleia de peixes com o primeiro e segundo eixo do dbRDA. Um novo PERMANOVA design foi elaborado

para avaliar os padrões espaciais das espécies selecionadas (aquelas com frequência de ocorrência > 40% e correlação com os eixos do dbRDA > 0,4) e dos grupos tróficos, considerando os agrupamentos gerados pelo dbRDA (3 níveis), a exposição às ondas (2 níveis) e o período de amostragem (dois níveis) como fatores fixos, e as espécies selecionadas e grupos tróficos como as variáveis respostas. Para estas análises, foi considerado o número total de amostras (252). Matrizes de similaridade de Bray-Curtis foram calculadas para os dados multivariados (assembleia de peixes) enquanto matrizes de distância Euclidiana foram utilizadas para as medidas univariadas (riqueza de espécies, abundância, biomassa, diversidade de grupos tróficos, espécies selecionadas e grupos tróficos). Estas análises foram realizadas com o uso do pacote estatístico PRIMER versão 6 + PERMANOVA (ANDERSON *et al.*, 2008).

3. RESULTADOS

3.1. Variáveis ambientais

A salinidade de fundo não diferiu entre as três regiões definidas de acordo com a distância da foz do rio (ANOVA, $F = 0,5$, $P > 0,05$). A turbidez aumentou com a proximidade da foz (ANOVA, $F = 41,2$, $P < 0,001$), com média \pm erro padrão (EP) variando de $0,55 \pm 0,01$ e $0,50 \pm 0,03$ NTU em locais próximos e intermediários, respectivamente (< 4,6 km e entre 8 a 9,2 km), a $0,27 \pm 0,02$ NTU, em locais distantes da foz (entre 11 a 13 km).

3.2. Cobertura bêntica e complexidade topográfica

As amostragens da cobertura bêntica revelaram que os recifes rochosos foram dominados por matrizes de algas epilíticas (MAE), zoantídeos e algas frondosas, que representaram mais de 90% da cobertura total do substrato de cada local. A média da cobertura de MAE (\pm EP) variou de $17,7\% \pm 2,7$ a $95,2\% \pm 1,0$, a cobertura de alga frondosa variou de $2,5\% \pm 0,6$ a $48,8 \pm 2,3$ e a de zoantídeos variou de 0 a $69,4\% \pm 3,4$ em cada recife (Tabela I-1). A média (\pm EP) do número de refúgios por quadrat ($0,36\text{m}^2$) variou de $0,37 \pm 0,1$ a $4,11 \pm 0,3$, enquanto a altura do substrato variou de $29,8 \pm 0,6$ cm a $119 \pm 13,3$ cm. Locais expostos à ação das ondas geralmente tiveram maior altura do substrato do que os locais abrigados (Tabela I-1).

O primeiro eixo da análise dos componentes principais (PC1) diferenciou dois grupos de recifes: (1) locais de distância intermediária da foz do rio (8,1 – 9,2 km), com alta cobertura de zoantídeos (média > 43% por local) e alta complexidade estrutural em uma menor escala (média entre 2,7 – 4,1 refúgios por quadrat), nos valores negativos de PC1; (2) locais próximos da foz do rio (< 4,6 km), com elevada cobertura de algas do MAE (de 37,97% – 95,23%) e baixa complexidade estrutural (0,55 – 3,18 refúgios por quadrat), nos valores positivos de PC1 (Figura I-2). Uma separação entre locais mais distantes (11,2 – 11,5 e 13,1 km), de elevada complexidade (altura do substrato de 58 a 119 cm) e predomínio de macroalgas (MAE de 36 – 79% e algas frondosas de 4,9 – 33,9%) e locais tanto próximos da

foz do rio, com menor altura do substrato, quanto locais de distância intermediária, com maiores números de refúgios foi representada pelo PC2 (Figura I-2) A análise de agrupamento a um nível de distância Euclidiana de 4 representou quatro grupos, incluindo dois grupos nos valores extremos de PC1, um grupo positivamente associado com PC2 e um grupo de valores extremos representados por 2 transectos.

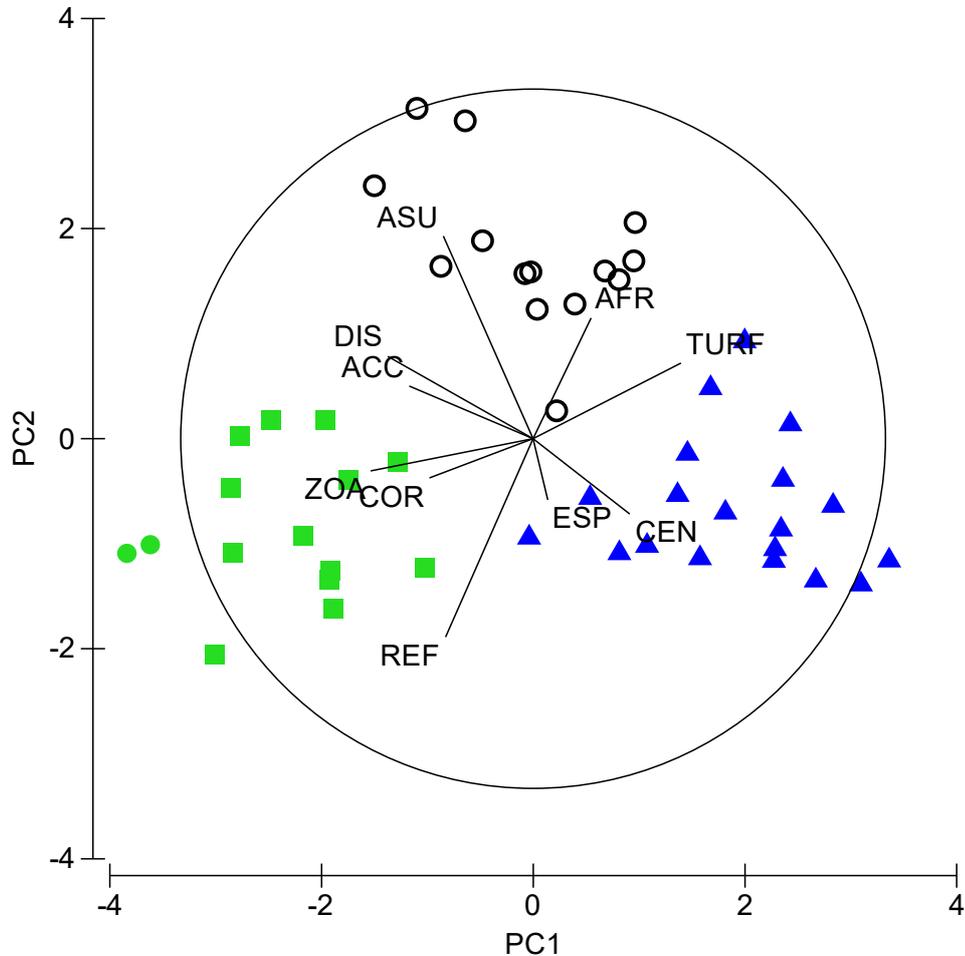


Figura I-2. Análise dos componentes principais (PCA) da contribuição relativa de 7 variáveis da cobertura bêntica e 2 variáveis da complexidade topográfica para a variação observada na estrutura do habitat. Foram considerados 3 repetições por local, demonstrado para os dois primeiros eixos da PCA sobre dados logaritimizadas e normalizadas. Cores demonstram os grupos definidos através da análise de agrupamento a uma distância Euclidiana de 4. Triângulos – locais próximos da foz (1,4 a 4,6 km); Quadrados – locais de distância intermediária da foz (8,1 a 9,2 km); Círculos – locais mais distantes da foz (11,2 a 13,1 km). Círculos verdes representam locais distantes da foz do rio, porém com estrutura do habitat semelhante aos locais de distância intermediária. COR – coral maciço; CEN – talo cenocítico; TURF – matriz de algas epilíticas; AFR – alga frondosa; ZOA – zoantídeos; ESP – esponja; ACC – alga calcária incrustante; ASU – altura do substrato; REF – número de refúgios; DIS – distância da foz do rio.

As relações entre o primeiro eixo do PCO (selecionado para combinar as categorias de grupos bentônicos em uma única medida) e a percentagem de cobertura de MAE, algas frondosas e zoantídeos revelaram que os maiores valores de escore (15 a 30) compreendem recifes com uma combinação de maior cobertura de MAE (55,8 a 96,2%), intermediária cobertura de alga frondosa (2,1 a 34,1%) e baixa cobertura de zoantídeos (<10%) (Figura I-3). Os menores valores de escore (-50 a -35) compreenderam recifes com elevada cobertura de zoantídeos (57,7 a 74,4%), intermediária cobertura de MAE (17,5 a 27,8%) e baixa cobertura de alga frondosa (0 a 13,5%), enquanto a dominância de determinada categoria do bentos foi mais fraca em recifes com valores intermediários de escore do PCO (-20 a 10) (Figura I-3).

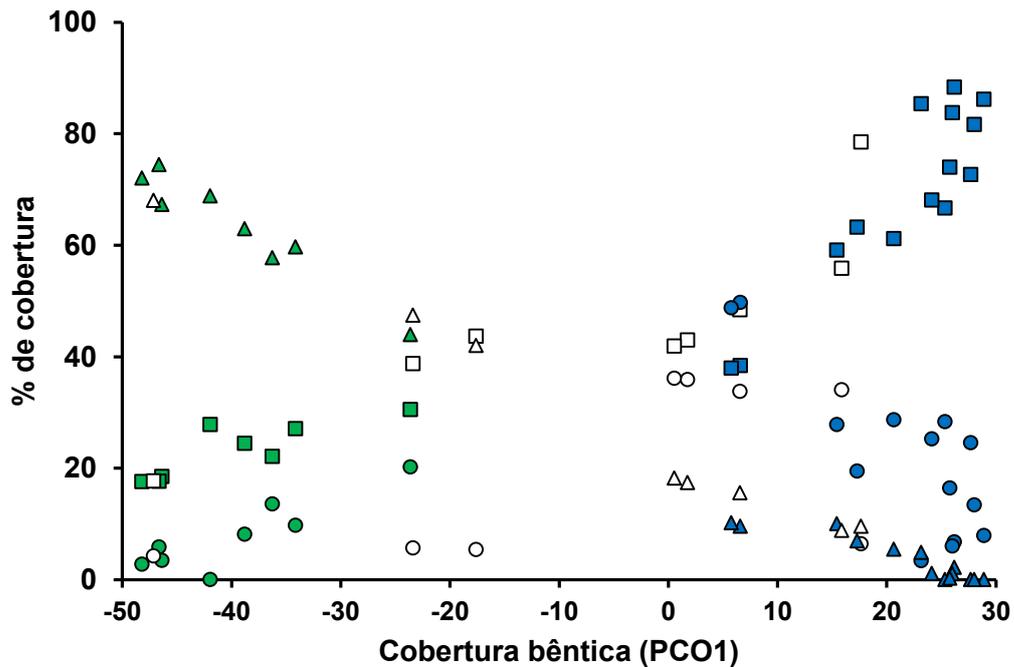


Figura I-3. Relações entre a percentagem de cobertura de MAE, algas frondosas e zoantídeos com o primeiro eixo do PCO realizado para os dados de cobertura benthica (PCO1). Quadrados, MAE; círculo, algas frondosas; e triângulo, zoantídeos. As cores representam a faixa de distância da foz do rio: Azul, recifes localizados entre 1,4 e 4,6 km; verde, recifes localizados entre 8,1 e 9,2 km; branco, recifes localizados entre 11,2 e 13,1 km.

Tabela I-1. Média \pm EP do número de refúgios, altura do substrato e cobertura bêntica (%).

Distância (Km)	Exposição	Refúgios	Altura do substrato	MAE	Algas frondosas	Zoantídeos
1,4	A	1,54 \pm 0,16	34,55 \pm 0,93	95,23 \pm 1,07	2,5 \pm 0,63	-
1,8	E	1,62 \pm 0,24	35,54 \pm 1,56	72,71 \pm 2,5	24,58 \pm 2,45	-
3,4	A	1,65 \pm 0,19	29,85 \pm 0,56	83,92 \pm 1,52	10,66 \pm 1,19	-
3,7	E	0,55 \pm 0,25	77,95 \pm 5,19	68,13 \pm 2,56	25,18 \pm 2,43	1,14 \pm 0,66
3,3	A	1,91 \pm 0,18	41,62 \pm 1,2	84,59 \pm 1,7	4,69 \pm 0,8	2,99 \pm 1,51
3,9	E	1,12 \pm 0,17	36,79 \pm 1,67	37,97 \pm 2,15	48,77 \pm 2,3	10,19 \pm 2,35
4,4	A	3,18 \pm 0,25	53,05 \pm 1,42	60,15 \pm 2,04	28,25 \pm 2,17	7,74 \pm 1,32
4,6	E	0,73 \pm 0,16	80,76 \pm 5,44	68,71 \pm 2,9	17,91 \pm 2,26	3,54 \pm 1,85
8,1	A	3,64 \pm 0,35	44,92 \pm 2,61	18,02 \pm 2,43	3,08 \pm 0,74	69,74 \pm 3,45
8,7	E	2,68 \pm 0,27	83,94 \pm 9,57	30,67 \pm 3,4	20,31 \pm 3,97	43,75 \pm 4,2
9	A	4,11 \pm 0,3	48,92 \pm 2,63	22,36 \pm 3,13	7,8 \pm 1,89	67,06 \pm 4,11
9,2	E	3,29 \pm 0,29	69,67 \pm 3,59	26,15 \pm 4,36	4,01 \pm 1,45	65,96 \pm 4,74
11,2	A	1,42 \pm 0,25	58,97 \pm 2,82	52,3 \pm 3,68	33,92 \pm 3,54	12,08 \pm 3,34
11,5	E	0,83 \pm 0,14	106,67 \pm 11,6	36,15 \pm 3,26	36,95 \pm 3,77	22,05 \pm 4,17
12,8	A	3,48 \pm 0,32	56,89 \pm 2,71	31,2 \pm 2,82	4,86 \pm 0,93	54,49 \pm 3,25
13,1	E	0,37 \pm 0,09	119 \pm 13,26	79,71 \pm 3,2	7,43 \pm 1,43	7,98 \pm 3,07

Exposição às ondas: S – locais abrigados; E – locais expostos.

3.3. Composição de espécies

O total de 13027 indivíduos, constituídos por 78 espécies, de 33 famílias foram registrados em 252 transectos. As 10 espécies mais abundantes representaram cerca de 90% de todos os peixes registrados nesse estudo (Tabela I-2). Destas 10 espécies, 6 estiveram entre as 16 espécies com as maiores biomassas. A média da riqueza de espécies por transecto foi de 7,73 \pm 0,20, com um mínimo de 2 espécies e um máximo de 18 espécies. O número de indivíduos por transecto foi de 52,20 \pm 2,82, com um mínimo de 5 indivíduos e um máximo de 257 indivíduos. A média da biomassa por transecto foi 2,64 \pm 0,16 kg e variou de 0,16 kg a 15,73 kg (média \pm EP para todas as variáveis). Determinadas espécies ocorreram exclusivamente ou predominantemente em certas distâncias da foz do rio. Por exemplo, *Haemulon steindachneri* e *Serranus flaviventris* foram muito abundantes nos 8 locais entre 1 a 4,6 Km de distância, enquanto apenas 1 indivíduo de *H. steindachneri* foi observado nos 4 locais entre 11 a 13 Km de distância do rio. O contrário foi observado para *Sparisoma frondosum* e *Pempheris schomburgkii*, enquanto espécies como *Stegastes fuscus* e *Haemulon aurolineatum* foram regularmente presentes (frequência de ocorrência > 70%) nos locais entre 8 a 13,1km (Tabela I-2).

Tabela I-2. Composição de espécies, abundância (média \pm EP por 40m²), percentagem do total observado e frequência de ocorrência (FO) para as espécies de peixes observadas através do gradiente de distância da foz do rio. Os dezesseis locais foram agrupados em três grupos de distância. Grupos tróficos também indicados: PINV - Predadores de invertebrados vágeis; PINS - Predadores de invertebrados sésseis; CARN – Carnívoros; ONIV – Onívoros; PLAN - Planctívoros; HERA – Herbívoros raspadores; HETE – Herbívoros territorialistas; - não existem informações disponíveis.

Família/Espécie	Grupo trófico	1 – 4,5 Km			8 – 9,2 Km			11,2 – 13,1 Km		
		Abundância	%	FO	Abundância	%	FO	Abundância	%	FO
Acanthuridae										
<i>Acanthurus bahianus</i>	HERA				0,03 \pm 0,03	0,06	2,09	0,08 \pm 0,05	0,09	5,56
<i>Acanthurus chirurgus</i>	HERA	0,05 \pm 0,03	0,11	3,34	0,34 \pm 0,2	0,86	12,5	0,73 \pm 0,26	0,87	31,49
Atherinopsidae										
<i>Atherinella brasiliensis</i>	ONIV	0,12 \pm 0,12	0,28	0,67						
Blenniidae										
<i>Parablennius marmoratus</i>	ONIV	0,01 \pm 0,01	0,02	0,67	0,17 \pm 0,08	0,43	12,5	0,23 \pm 0,08	0,27	16,67
<i>Scartella cristata</i>	HETE				0,11 \pm 0,06	0,27	8,34	0,06 \pm 0,05	0,07	3,71
Carangidae										
<i>Caranx latus</i>	CARN							0,02 \pm 0,02	0,03	1,86
<i>Chloroscombrus chrysurus</i>	CARN	0,02 \pm 0,01	0,04	1,34						
<i>Trachinotus falcatus</i>	CARN							0,02 \pm 0,02	0,03	1,86
Chaenopsidae										
<i>Emblemariopsis signifer</i>	PINV	0,06 \pm 0,03	0,13	3,34	0,36 \pm 0,11	0,91	20,84			
Chaetodontidae										
<i>Chaetodon striatus</i>	PINS	0,27 \pm 0,05	0,61	19,34	0,88 \pm 0,16	2,24	52,09	1,15 \pm 0,14	1,38	64,82
Dactylopteridae										
<i>Dactylopterus volitans</i>	PINV	0,08 \pm 0,03	0,17	6,67						
Diodontidae										
<i>Diodon hystrix</i>	PINV							0,02 \pm 0,02	0,03	1,86
<i>Chilomycterus spinosus spinosus</i>	PINV	0,02 \pm 0,02	0,05	2				0,12 \pm 0,06	0,14	9,26

Família/Espécie	Grupo trófico	1 – 4,5 Km			8 – 9,2 Km			11,2 – 13,1 Km		
		Abundância	%	FO	Abundância	%	FO	Abundância	%	FO
Elopidae										
<i>Elops saurus</i>	CARN	0,01±0,01	0,02	0,67						
Ephippidae										
<i>Chaetodipterus faber</i>	ONIV	0,01±0,01	0,02	0,67	0,05±0,05	0,11	2,09	0,15±0,1	0,18	7,41
Gerreidae										
<i>Diapterus rhombeus</i>	PINV	0,11±0,09	0,25	2,67	0,03±0,03	0,06	2,09			
<i>Eucinostomus spp.</i>	PINV	4,62±1,56	10,41	19,34						
Gobiidae										
<i>Bathygobius soporator</i>	PINV	0,14±0,07	0,32	4						
<i>Coryphopterus spp.</i>	PINV	0,56±0,12	1,27	20,67	1,17±0,5	2,99	31,25	0,06±0,05	0,07	3,71
<i>Elacatinus figaro</i>	PINV	0,1±0,04	0,22	5,34	0,34±0,11	0,86	22,92	1,86±0,96	2,23	22,23
Haemulidae										
<i>Anisotremus virginicus</i>	PINV	0,3±0,06	0,67	18	0,53±0,13	1,34	35,42	0,65±0,11	0,78	50
<i>Anisotremus surinamensis</i>	PINV	0,16±0,04	0,35	11,34	0,3±0,12	0,75	16,67	0,12±0,06	0,14	9,26
<i>Haemulon steindachneri</i>	PINV/PLAN	19,3±1,81	43,52	92	3,42±0,84	8,74	62,5	0,02±0,02	0,03	1,86
<i>Haemulon aurolineatum</i>	PINV/PLAN	7,28±1,51	16,4	45,34	3,88±0,59	9,91	85,42	23,36±5,86	28,05	87,04
<i>Orthopristis ruber</i>	PINV	0,27±0,06	0,61	17,34	0,17±0,07	0,43	12,5	0,06±0,06	0,07	1,86
Holocentridae										
<i>Holocentrus adscensionis</i>	PINV	0,01±0,01	0,02	0,67	0,3±0,12	0,75	18,75	0,8±0,16	0,96	51,86
Kyphosidae										
<i>Kyphosus spp.</i>	HERA							0,39±0,29	0,47	9,26
Labridae										
<i>Bodianus pulchellus</i>	PINV							0,02±0,02	0,03	1,86
<i>Halichoeres poeyi</i>	PINV	0,01±0,01	0,02	0,67	0,15±0,06	0,38	12,5	1,67±0,21	2,01	77,78
<i>Halichoeres brasiliensis</i>	PINV							0,15±0,08	0,18	9,26
<i>Sparisoma tuiupiranga</i>	HERA				0,13±0,13	0,32	2,09	0,23±0,14	0,27	9,26
<i>Sparisoma atomarium</i>	HERA							0,02±0,02	0,03	1,86
<i>Cryptotomus roseus</i>	HERA							0,12±0,06	0,14	9,26

Família/Espécie	Grupo trófico	1 – 4,5 Km			8 – 9,2 Km			11,2 – 13,1 Km		
		Abundância	%	FO	Abundância	%	FO	Abundância	%	FO
<i>Sparisoma frondosum</i>	HERA				0,15±0,06	0,38	12,5	1,95±0,44	2,34	59,26
<i>Sparisoma axillare</i>	HERA	0,03±0,02	0,07	1,34				0,41±0,14	0,49	22,23
<i>Sparisoma radians</i>	HERA				0,03±0,03	0,06	2,09	0,25±0,08	0,29	18,52
<i>Sparisoma amplum</i>	HERA							0,06±0,04	0,07	5,56
<i>Scarus zelindae</i>	HERA							0,15±0,07	0,18	11,12
Labrisomidae										
<i>Labrisomus nuchipinnis</i>	PINV	0,02±0,01	0,04	1,34	0,03±0,03	0,06	2,09	0,23±0,07	0,27	18,52
<i>Labrisomus cricota</i>	PINV	0,01±0,01	0,02	0,67	0,05±0,03	0,11	4,17	0,13±0,06	0,16	11,12
<i>Malacoctenus delalandii</i>	PINV	0,61±0,11	1,37	32	0,21±0,09	0,54	14,59	0,86±0,17	1,03	48,15
<i>Paraclinus spectator</i>	PINV	0,01±0,01	0,02	0,67						
<i>Starksia brasiliensis</i>	-							0,02±0,02	0,03	1,86
Lutjanidae										
<i>Lutjanus synagris</i>	CARN	0,04±0,02	0,08	3,34						
<i>Ocyurus chrysurus</i>	CARN							0,02±0,02	0,03	1,86
Monacanthidae										
<i>Cantherhines macrocerus</i>	ONIV				0,05±0,03	0,11	4,17			
<i>Cantherhines pullus</i>	ONIV							0,06±0,04	0,07	5,56
<i>Stephanolepis hispidus</i>	ONIV	0,18±0,04	0,41	16	0,11±0,06	0,27	8,34	0,02±0,02	0,03	1,86
Mugilidae										
<i>Mugil curema</i>	PLAN	0,4±0,21	0,91	3,34	0,63±0,63	1,6	2,09			
Mullidae										
<i>Pseudupeneus maculatus</i>	PINV	0,01±0,01	0,02	0,67	0,07±0,04	0,16	6,25	0,08±0,04	0,09	7,41
Muraenidae										
<i>Gymnothorax ocellatus</i>	CARN							0,04±0,03	0,05	3,71
Myliobatidae										
<i>Aetobatus narinari</i>	CARN							0,02±0,02	0,03	1,86
Ostraciidae										
<i>Acanthostracion polygonius</i>	ONIV				0,05±0,03	0,11	4,17	0,02±0,02	0,03	1,86

Família/Espécie	Grupo trófico	1 – 4,5 Km			8 – 9,2 Km			11,2 – 13,1 Km		
		Abundância	%	FO	Abundância	%	FO	Abundância	%	FO
Pempheridae										
<i>Pempheris schomburgkii</i>	PLAN	0,01±0,01	0,02	0,67	0,07±0,04	0,16	6,25	4±2,22	4,81	14,82
Pomacanthidae										
<i>Pomacanthus paru</i>	ONIV	0,01±0,01	0,02	0,67	0,19±0,07	0,48	16,67	0,58±0,11	0,69	40,75
Pomacentridae										
<i>Abudefduf saxatilis</i>	ONIV	5,07±0,81	11,43	66,67	19,23±2,48	49,18	100	35,69±5,33	42,86	94,45
<i>Chromis multilineata</i>	PLAN				0,05±0,03	0,11	4,17	0,21±0,09	0,25	12,97
<i>Stegastes fuscus</i>	HETE	0,34±0,07	0,77	22,67	3,07±0,34	7,84	89,59	1,49±0,23	1,78	70,38
<i>Stegastes pictus</i>	HETE				0,03±0,03	0,06	2,09	0,02±0,02	0,03	1,86
<i>Stegastes variabilis</i>	HETE	0,04±0,02	0,1	4				0,17±0,07	0,21	12,97
Priacanthidae										
<i>Heteropriacanthus cruentatus</i>	PINV	0,02±0,02	0,05	1,34	1,05±1,05	2,67	2,09			
Sciaenidae										
<i>Odontoscion dentex</i>	CARN	0,02±0,01	0,04	1,34	0,07±0,04	0,16	6,25	0,6±0,44	0,72	9,26
<i>Pareques acuminatus</i>	PINV	0,05±0,02	0,11	4	0,03±0,03	0,06	2,09	0,34±0,08	0,41	27,78
Scorpaenidae										
<i>Scorpaena plumieri</i>	CARN	0,03±0,02	0,07	2,67	0,11±0,05	0,27	10,42	0,04±0,03	0,05	3,71
Serranidae										
<i>Epinephelus marginatus</i>	CARN	0,01±0,01	0,02	0,67	0,25±0,09	0,64	18,75	0,32±0,09	0,38	22,23
<i>Mycteroperca acutirostris</i>	CARN	0,36±0,06	0,8	28,67	0,53±0,12	1,34	35,42	0,56±0,1	0,67	44,45
<i>Mycteroperca microlepis</i>	CARN	0,02±0,01	0,04	1,34						
<i>Mycteroperca bonaci</i>	CARN	0,01±0,01	0,02	0,67	0,05±0,03	0,11	4,17	0,04±0,03	0,05	3,71
<i>Mycteroperca interstitialis</i>	CARN	0,01±0,01	0,02	0,67						
<i>Serranus flaviventris</i>	PINV	1,71±0,22	3,85	60,67	0,17±0,07	0,43	12,5			
<i>Serranus baldwini</i>	PINV							0,12±0,07	0,14	7,41
Sparidae										
<i>Archosargus rhomboidalis</i>	ONIV	0,06±0,04	0,13	2,67						
<i>Calamus penna</i>	ONIV							0,02±0,02	0,03	1,86

Família/Espécie	Grupo trófico	1 – 4,5 Km		8 – 9,2 Km	11,2 – 13,1 Km					
		Abundância	%	FO	Abundância	%	FO	Abundância	%	FO
<i>Diplodus argenteus</i>	ONIV	1,07±0,32	2,41	23,34	0,55±0,19	1,39	25	2,73±0,92	3,27	51,86
Tetraodontidae										
<i>Canthigaster figueiredoi</i>	PINS				0,03±0,03	0,06	2,09	0,1±0,04	0,12	9,26
<i>Sphoeroides spengleri</i>	PINV	0,08±0,03	0,17	6	0,13±0,05	0,32	12,5	0,06±0,05	0,07	3,71
<i>Sphoeroides testudineus</i>	ONIV	0,1±0,04	0,22	7,34				0,02±0,02	0,03	1,86
<i>Sphoeroides greeleyi</i>	PINV	0,7±0,1	1,58	40	0,05±0,03	0,11	4,17			

3.4. Relações entre as covariáveis e as variáveis respostas univariadas

A análise da PERMANOVA revelou que a distância da foz do rio, a altura do substrato e o número de refúgios tiveram influências significativas na riqueza de espécies (Tabela I-3). A distância da foz do rio explicou a maior percentagem do componente de variação (ECV = 35,9%), enquanto refúgios e altura do substrato explicaram 14,2% e 10,7%, respectivamente (Tabela I-3). O período de amostragem foi significativo e explicou 18,5%. A cobertura bêntica (PCO1) foi removida da análise (valor de $P > 0,25$ e ECV < 5%).

A distância da foz do rio e a altura do substrato tiveram um efeito significativo no número de indivíduos observados. O período entre as duas amostragens também foi significativo e explicou a maior percentagem do componente de variação (20,1%) seguido da altura do substrato (17,4%) e da distância (12,4%) (Tabela I-3). Para a biomassa, a distância e os períodos entre as duas amostragens foram significativos. A maior parte da variabilidade na estimativa da biomassa foi atribuída à distância (38,2%), enquanto o período explicou 21,1%. A diversidade dos grupos tróficos foi influenciada pela distância da foz do rio, altura do substrato e cobertura bêntica (PCO1). A distância explicou a maior percentagem do componente de variação (31,4%) seguido da cobertura bêntica (19,2%) e da altura do substrato (13,2%) (Tabela I-3).

Tabela I-3. Resultados da PERMANOVA baseados na medida distância Euclidiana para a. riqueza de espécies, b. abundância, c. biomassa e d. diversidade dos grupos tróficos.

<i>a. Riqueza de espécies</i>						<i>b. Abundância</i>					
Font. Var.	gl	MS	ECV	F	P	Font. Var.	gl	MS	ECV	F	P
Distância	1	4,49	35,9	172,07	***	Distância	1	18,98	12,4	13,27	***
Refúgios	1	0,69	14,2	26,49	***	Refúgios	1	4,14	5,0	2,89	ns
Alt.subs.	1	0,16	10,7	6,23	**	Alt.subs.	1	13,54	17,4	9,46	***
Distância*Alt. subst.	1	0,11	5,5	4,21	ns	Cob. bêntica	1	4,82	10,9	3,36	ns
Período	1	0,62	18,5	23,69	***	Distância*Alt.subst.	1	3,38	4,6	2,36	ns
Resíduos	26	0,03				Exp. às ondas	1	3,42	10,1	2,39	ns
Total	31					Período	1	24,35	20,1	17,20	***
						Resíduos	26	1,43			
						Total	31				

<i>c. Biomassa</i>						<i>d. Diversidade de grupos tróficos</i>					
Font. Var.	gl	MS	ECV	F	P	Font. Var.	gl	MS	ECV	F	P
Distância	1	10,04	38,2	123,9	***	Distância	1	2,27	31,4	394,29	***
Alt.subs.	1	0,21	4,6	2,64	ns	Refúgios	1	0,03	3,2	5,02	ns
Cob. bêntica	1	0,26	10,2	3,26	ns	Alt. subs.	1	0,14	13,2	24,98	***
Exp. à ondas	1	0,14	6,1	1,76	ns	Cob. bêntica	1	0,22	19,2	37,64	***
Período	1	1,70	21,8	21,03	***	Distância*Alt. subst.	1	0,06	5,2	9,75	*
Resíduos	26	0,08				Distância*Refúgios	1	0,03	5,5	4,43	*
Total	31					Cob. bêntica*Alt. subst.	1	0,03	5,4	5,52	*
						Exposição	1	0,03	7,8	4,81	ns
						Resíduos	23	0,01			
						Total	31				

(df = graus de liberdade; MS = média da soma dos quadrados, ECV = percentagem estimada dos componentes de variação, * = $p < 0,05$; ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$).

Regressões simples foram realizadas para investigar as relações entre as covariáveis significativas de acordo com PERMANOVA e os parâmetros da assembleia (Figura I-4). A proximidade da foz do rio correspondeu com um forte declínio na riqueza de espécies ($r = 0,74$, $P < 0,0001$), na biomassa ($r = 0,84$, $P < 0,0001$), na diversidade de grupos tróficos ($r = 0,87$, $p < 0,0001$) e um fraco declínio na abundância de peixes ($r = 0,3547$, $P < 0,001$) (Figura I-4). Para as medidas de complexidade topográfica, a altura do substrato foi positivamente correlacionada com a riqueza de espécies e com a diversidade de grupos tróficos ($r = 0,6345$, $P < 0,0001$), e uma relação positiva fraca com a abundância de peixes ($r = 0,2038$, $P < 0,05$). As relações entre o número de refúgios e a riqueza de espécies foram negativas ($r = -0,2085$, $P < 0,05$). A cobertura bêntica (PCO1) teve um efeito negativo sobre a diversidade de grupos tróficos ($r = -0,7835$, $P < 0,0001$) (Figura I-4).

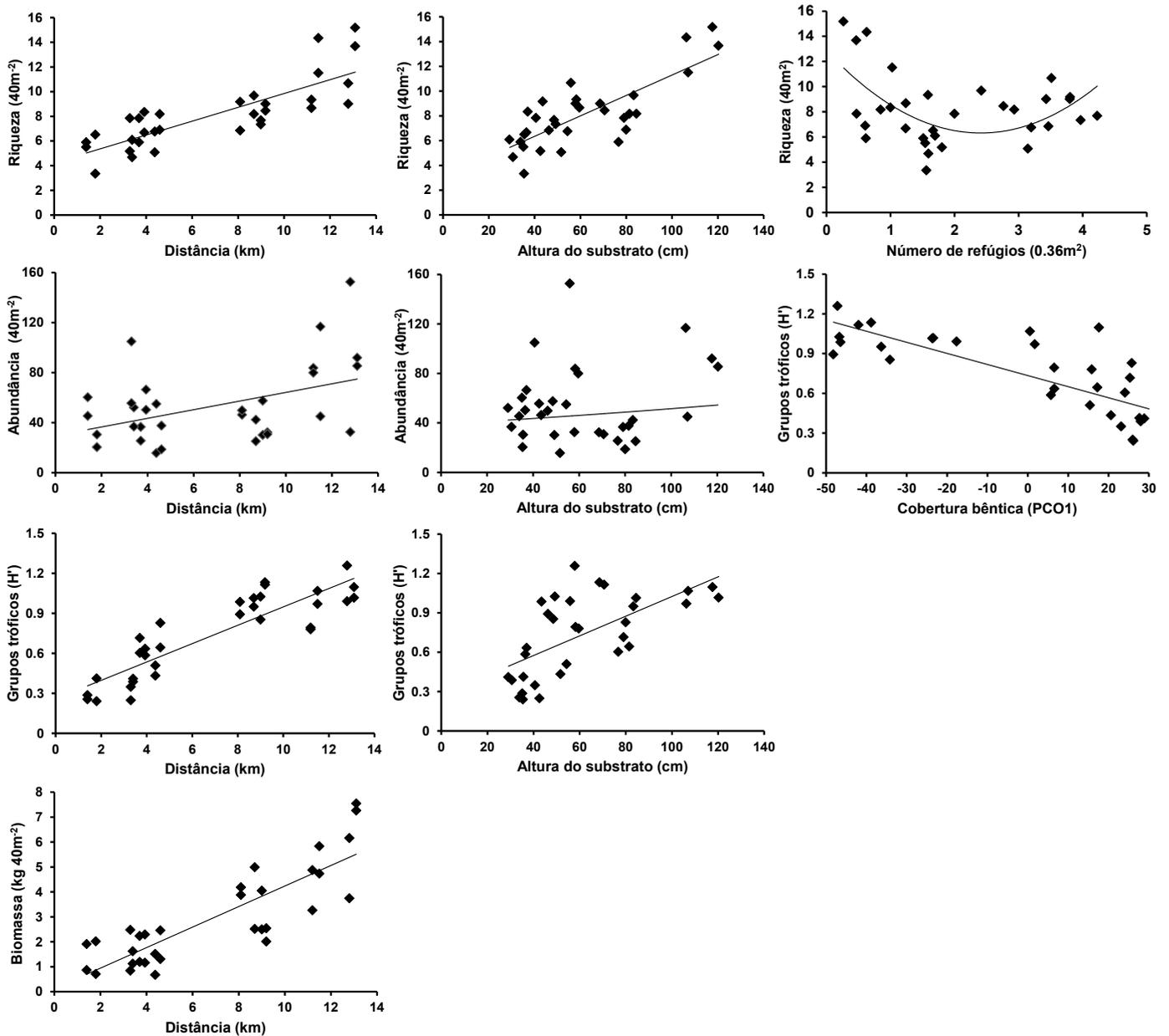


Figura I-4. Diagrama de dispersão das covariáveis que tiveram um efeito significativo sobre a riqueza de espécies, abundância, biomassa e diversidade de grupos tróficos de acordo com PERMANOVA.

3.5. Relações entre as covariáveis e a assembleia de peixes

Os resultados da PERMANOVA demonstraram que as diferenças da estrutura da assembleia de peixes ocorreram principalmente devido ao gradiente de distância da foz do rio, que explicou a maior percentagem do componente de variação (22,6%), seguido pela exposição às ondas (9,9%), cobertura bêntica (8,0%), a interação entre a distância e a altura do substrato (7,9%), número de refúgios (7,8%) e altura do substrato (7,3%).

Foi detectado um efeito do período de amostragem (dois verões) que explicou 7,3% do componente de variação (Tabela I-4).

Tabela I-4. Resultados da PERMANOVA testando as diferenças na estrutura da assembleia de peixes em resposta à distância da foz do rio, altura do substrato, número de refúgios, cobertura bêntica (covariáveis) e exposição às ondas, período entre as amostragens (fatores fixos) e interações.

Fonte de Variação	gl	SS	MS	ECV	Pseudo-F	P
Distância	1	24215	24215	22,6	38,989	***
Refúgios	1	3330,7	3330,7	7,8	5,363	***
Alt,subs,	1	1472,9	1472,9	7,3	2,3717	***
Cob, bêntica	1	1350,2	1350,2	8,0	2,174	**
Distância*Refúgios	1	1003,8	1003,8	4,2	1,6163	ns
Distância*Alt, subst,	1	1967,9	1967,9	7,9	3,1687	***
Alt,subs,* Refúgios	1	991,03	991,03	4,8	1,5957	ns
Exposição	1	1179,9	1179,9	9,9	1,8999	*
Período	1	1843,4	1843,4	7,3	2,9682	***
Resíduos	22	13663	621,06			
Total	31	51018				

(df = graus de liberdade; MS = média da soma dos quadrados, ECV = percentagem estimada dos componentes de variação, * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

A dbRDA (Análise de redundância baseada em distância) indicou fortes relações entre a assembleia de peixes e as covariáveis (Figura I-5). O primeiro eixo do dbRDA explicou 38,9% da variação total na assembleia de peixes e distinguiu locais distantes da foz do rio, com maior altura do substrato e menor dominância de um grupo bentônico específico (valores intermediários do PCO1) dos locais próximos da foz do rio, com coberturas maiores de MAE e intermediárias de algas frondosas (maiores PCO1). O segundo eixo do dbRDA explicou 7,9% da variação da assembleia e discriminou locais de distância intermediária da foz do rio, dominados por zoantídeos e com maior número de refúgios dos locais distantes da foz do rio dominados por MAE (maiores PCO1) (Figura I-5).

Um maior número de espécies e grupos tróficos foram negativamente correlacionados com o eixo 1, indicando que foram positivamente associadas com a distância da foz do rio e com a altura do substrato ($r > 0,4$). Estas espécies foram: os predadores de invertebrados sésseis *Chaetodon striatus* e *Canthigaster figueiredoi*; os predadores de invertebrados vágéis *Halichoeres poeyi*, *Holocentrus adscensionis* e *Haemulon aurolineatum*; os onívoros *Abudefduf saxatilis*, *Pomacanthus paru* e *Parablennius marmoratus*; os herbívoros raspadores *Sparisoma frondosum* e *Acanthurus chirurgus*; os herbívoros territorialistas *Stegastes fuscus*; os planctívoros *Chromis multilineata*; e o carnívoro *Epinephelus marginatus*. Os predadores de invertebrados vágéis *Labrisomus nuchipinnis*, *Pareques acuminatus* e *Malacoctenus delalandii*; os herbívoros territorialistas *Segastes variabilis*; e os herbívoros raspadores *Sparisoma axillare* e *Sparisoma frondosum* foram negativamente correlacionados com o eixo 2, indicando que foram positivamente associados com a distância da foz do rio e com os

maiores valores do PCO1 (cobertura benthica). Os predadores de invertebrados vageis *Haemulon steindachneri*, *Serranus flaviventris* e *Sphoeroides greeleyi* foram positivamente correlacionados com o eixo 1, indicando que foram associados a áreas próximas da foz do rio e com valores positivos do PCO1. Correlações positivas entre o herbívoro territorialista *Stegastes fuscus*, o onívoro *Coryphopterus glaucofraenum*, o predador de invertebrados vageis *Emblemariopsis signifer* e o herbívoro *Scartella cristata* com o eixo 2 indicaram que estas espécies foram associadas com o maior número de refúgios, em locais dominados por zoantídeos.

Os locais foram então reunidos em 3 grupos baseados em sua distribuição ao longo dos primeiros dois eixos do dbRDA, para as análises subsequentes (itens 3.6 e 3.7). O primeiro grupo (n = 8 locais) incluiu os locais entre 1,4 e 4,6 km da foz do rio, o segundo (n = 4 locais) incluiu os locais entre 8,1 e 9,2 km da foz do rio e o terceiro (n = 4 locais) incluiu os recifes entre 11,2 e 13 km da foz do rio.

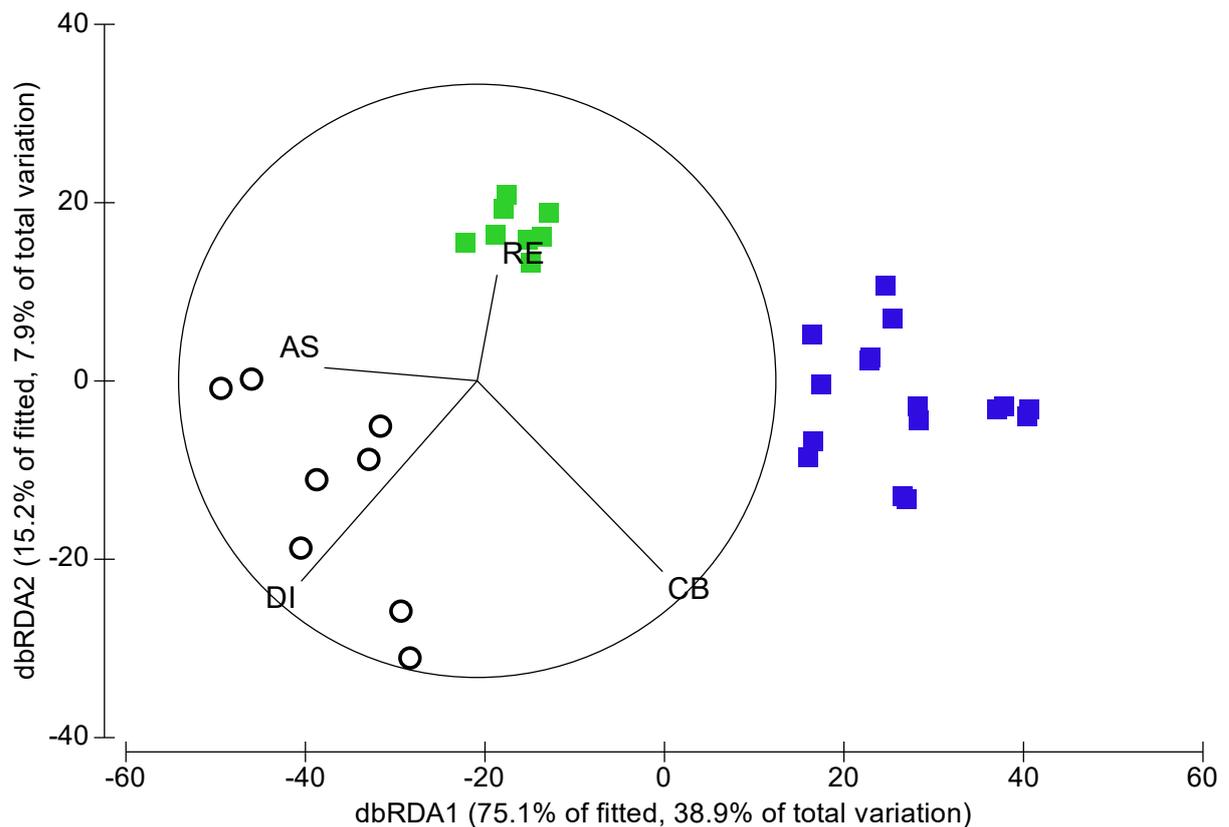


Figura I-5. Diagrama dos dois primeiros eixos da dbRDA (Análise de redundância baseada em distância) demonstrando a distribuição dos locais em três grupos, que correspondem os locais com distância da foz do rio entre 1,4 e 4,6 km (quadrados azuis), 8,1 e 9,2 km (quadrados verdes) e 11,2 e 13 km (círculos). As covariáveis são: distância da foz do rio (DI), altura do substrato (AS), número de refúgios (RE) e o primeiro eixo do PCO1 dos dados de cobertura benthica (CB). Os maiores valores de CB representam recifes dominados por MAE enquanto os valores mais baixos representam recifes dominados por zoantídeos.

3.6. Padrões da distribuição dos grupos tróficos

Diferenças marcantes foram observadas para os grupos tróficos carnívoros, onívoros, predadores de invertebrados sésseis e herbívoros raspadores, todos aumentando em abundância à medida que a distância aumenta (Tabela I-5; Figura I-6).

Os herbívoros territorialistas foram mais abundantes em distâncias intermediárias da foz do rio (8,1 e 9,2 km) e a abundância de predadores de invertebrados vágeis foi maior em locais próximos da foz do rio (1,4 e 4,6 km), decresceram nos locais de distância intermediária, e aumentaram novamente nos locais mais distantes da foz do rio (11,2 e 13 km). Os planctívoros foram raramente observados nos locais próximos e intermediários quanto à distância da foz do rio e atingiram as maiores abundâncias nos locais mais distantes da foz (Tabela I-5; Figura I-6). Os carnívoros e herbívoros raspadores foram mais abundantes nos locais expostos à ação das ondas, enquanto os onívoros, herbívoros territorialistas e planctívoros foram mais abundantes nas áreas abrigadas. Diferenças na abundância para todos os grupos tróficos avaliados foram observadas entre os dois períodos de amostragem.

Tabela I-5. Resultados da PERMANOVA para os grupos tróficos considerando os três grupos definidas de acordo com o dbrDA. Font. Var., Fonte de Variação.

Grupo Trófico	Font. Var.	gl	Carnívoros			Onívoros			Pred. invert. vágeis			Pred. invert. sésseis		
			MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Grupos	2	2	18,8	6,8	***	24410	55,4	***	9700,6	9,5	***	19,5	30,5	***
Exposição	1	1	11,8	4,3	*	5057,2	11,5	***	619,8	0,6	ns	1,1	1,7	ns
Período	1	1	16,8	6,1	***	3230,6	7,3	*	8407,8	8,3	***	10,1	15,7	***
Gr*Ex	2	2	2,1	0,7	ns	1452,1	3,3	ns	2507,2	2,5	ns	0,2	0,3	ns
Gr*Per	2	2	8,9	3,3	*	461,8	1,0	ns	1426,2	1,4	ns	0,5	0,8	ns
Ex*Per	1	1	8,1	2,9	ns	1495,4	3,4	ns	3890,9	3,8	ns	0,9	1,3	ns
Gr*Ex*Per	2	2	0,4	0,1	ns	1847,9	4,2	*	424,4	0,4	ns	0,4	0,6	ns
Resíduos	240	240	2,7			440,2			1017			0,6		
Total		251												

Grupo Trófico	Font. Var.	gl	Herbívoros raspadores			Herbívoros territorialistas			Planctívoros		
			MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Grupos	2	2	343,8	69,8	***	154,9	96,9	***	438,1	8,9	***
Exposição	1	1	149,8	30,4	***	55,0	34,4	***	267,7	5,5	*
Período	1	1	36,8	7,5	*	22,5	14,0	***	392,5	8,0	***
Gr*Ex	2	2	77,6	15,7	***	33,0	20,6	***	257,8	5,3	***
Gr*Per	2	2	17,1	3,5	*	12,4	7,8	***	376,1	7,7	***
Ex*Per	1	1	18,0	3,6	ns	26,6	16,6	***	293,6	6,0	*
Gr*Ex*Per	2	2	8,8	1,9	ns	9,9	6,2	***	287,6	5,9	***
Resíduos	240	240	4,9			1,6			48,8		
Total		251									

(gl = graus de liberdade; MS = média da soma dos quadrados, F = pseudo-F, * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$).

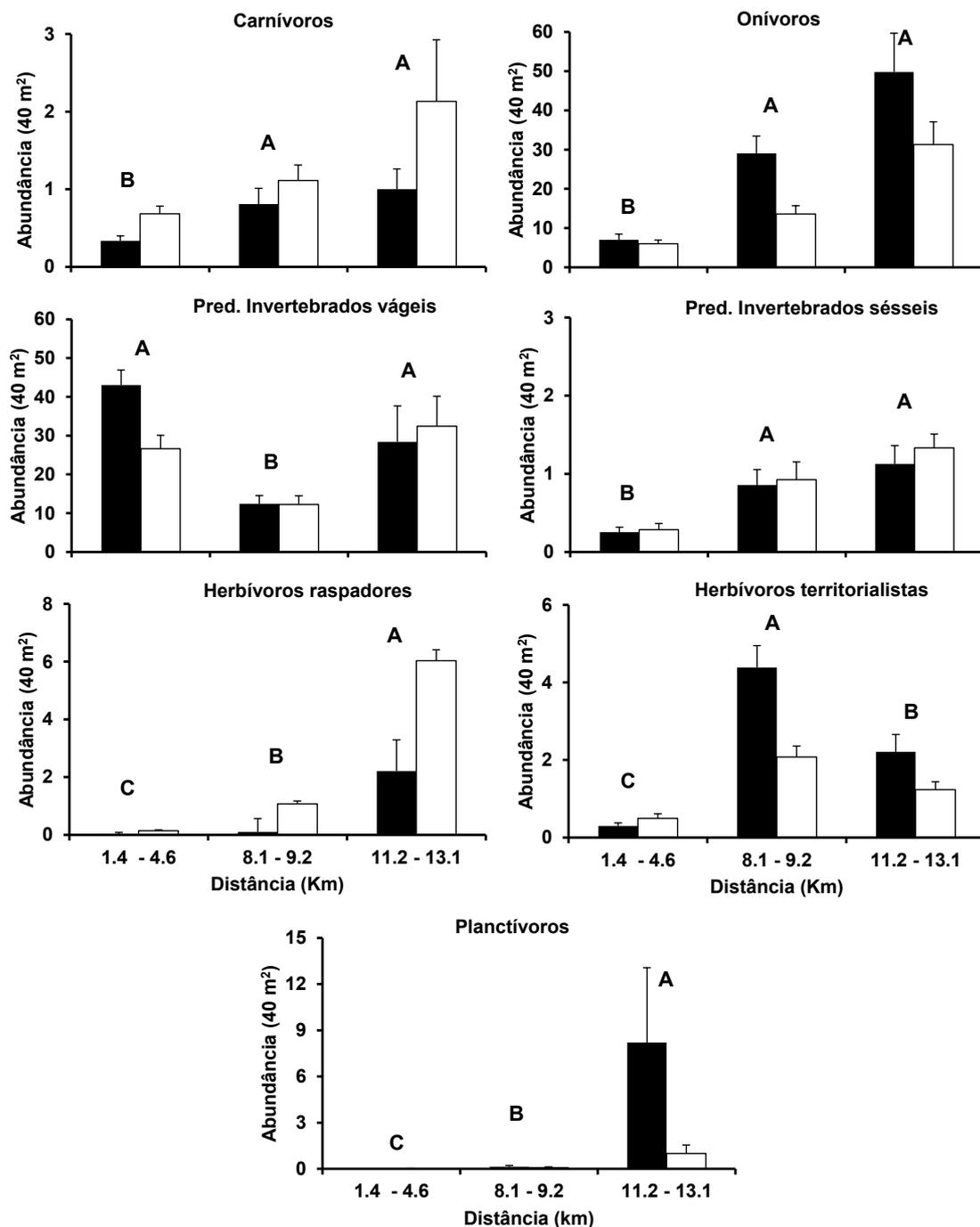


Figura I-6. Média da densidade (indivíduos por 40 m² ± EP) dos grupos tróficos nos três grupos definidos de acordo com o dbrDA. Colunas pretas e brancas representam as áreas abrigadas e expostas a ação das ondas, respectivamente. Letras maiúsculas indicam os resultados das comparações par a par da PERMANOVA para os três grupos de distância. Comparações par a par para a exposição às ondas: Carnívoros = expostas > abrigadas (p < 0,05); Onívoros = abrigadas > expostas (p < 0,001); predadores de invertebrados móveis = ns; predadores de invertebrados sésseis = ns; Herbívoros raspadores = expostas > abrigadas (p < 0,001); Herbívoros territorialistas = abrigadas > expostas (p < 0,001); e Planctívoros = abrigadas > expostas (p < 0,05).

3.7. Padrões de distribuição de espécies selecionadas

As abundâncias de várias espécies foram diferentes entre os três grupos de distância da foz do rio e em menor extensão entre as áreas abrigadas e expostas à ação das ondas (Tabela I-6; Figura I-7). Por exemplo, a abundância de *A. saxatilis*, *H. adscensionis*, *C. striatus*, *H. poeyi*, *S. frondosum* e *C. multilineata* decresceu com a proximidade da foz do rio, enquanto *H. steidachneri*, *S. flaviventris* e *S. greeleyi* tiveram um padrão oposto. *Stegastes fuscus* foi mais abundante em distâncias intermediárias da foz do rio, enquanto nesta área *M. delalandii* apresentou as menores abundâncias. *Abudefduf saxatilis* e *S. fuscus* foram mais abundantes nos locais abrigados, enquanto *H. adscensionis*, *M. delalandii*, *S. frondosum* e *C. multilineata* foram mais abundantes nos locais expostos. Diferenças na abundância de *A. saxatilis*, *H. steidachneri*, *C. striatus*, *H. poeyi*, *S. frondosum*, *S. fuscus* e *M. delalandii* foram observadas entre os dois períodos analisados.

Tabela I-6. Resultados da PERMANOVA para espécies selecionadas considerando os três grupos definidos de acordo com o dbRDA. Font. Var., Fonte de Variação.

Espécies	Font. Var.	gl	<i>Abudefduf saxatilis</i>			<i>Holocentrus adscensionis</i>			<i>Haemulon steindachneri</i>			<i>Haemulon aurolineatum</i>		
			MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Grupos	2		2154	54,9	***	11,2	30,8	***	9070,4	33,32	***	6085,2	10,2	***
Exposição	1		6451	16,4	***	5,4	14,8	***	790,97	2,90	ns	370,72	0,6	ns
Período	1		2200,5	5,6	*	0,01	<0,1	ns	1396,5	5,13	*	1516,9	2,5	ns
Gr*Ex	2		1755,6	4,4	*	4,5	12,3	***	482,3	1,77	ns	132,75	0,2	ns
Gr*Per	2		233,9	0,6	ns	2,3	<0,1	***	593,24	2,17	ns	1738	2,9	ns
Ex*Per	1		1155,1	2,9	ns	<0,1	<0,1	ns	53,33	0,19	ns	1201,7	2,0	ns
Gr*Ex*Per	2		1291,6	3,3	*	<0,1	<0,1	ns	14,71	0,05	ns	626,6	1,0	ns
Resíduos	240		392,32			0,4			272,21			595,7		
Total		251												

Espécies	Font. Var.	gl	<i>Serranus flaviventris</i>			<i>Chaetodon striatus</i>			<i>Sphoeroides greeleyi</i>			<i>Halichoeres poeyi</i>		
			MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Grupos	2		79,1	17,9	***	16,5	26,6	***	13,5	17,5	***	52,3	112,1	***
Exposição	1		0,03	0,1	ns	0,5	0,9	ns	0,8	1,0	ns	1,1	2,3	ns
Período	1		0,5	0,1	ns	9,5	15,4	***	1,4	1,8	ns	4,7	10,2	***
Gr*Ex	2		0,9	0,2	ns	<0,1	<0,1	ns	0,5	0,6	ns	0,3	0,7	ns
Gr*Per	2		2,8	0,6	ns	0,5	0,8	ns	2,1	2,8	ns	4,3	9,2	***
Ex*Per	1		1,0	0,2	ns	0,7	1,1	ns	0,1	0,1	ns	1,1	2,4	ns
Gr*Ex*Per	2		0,3	0,1	ns	0,3	0,5	ns	0,2	0,2	ns	1,3	2,7	ns
Resíduos	240		4,4			0,6			0,8			0,5		
Total		251												

Espécies	Font. Var.	gl	<i>Sparisoma frondosum</i>			<i>Stegastes fuscus</i>			<i>Chromis multilineata</i>			<i>Malacoctenus delalandii</i>		
			MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Grupos	2		74,4	36,3	***	154,8	105,0	***	0,62	6,6	***	6,5	5,6	***
Exposição	1		24,6	11,9	***	63,2	42,9	***	0,65	6,9	***	8,9	7,6	***
Período	1		9,3	4,5	*	24,2	16,4	***	<0,1	<0,1	ns	8,4	7,3	***
Gr*Ex	2		18,8	9,2	***	34,3	23,2	***	0,67	7,1	***	3,8	3,2	*
Gr*Per	2		5,2	2,5	ns	11,8	8,05	***	<0,1	<0,1	ns	3,2	2,8	*
Ex*Per	1		5,2	2,5	ns	29,3	19,9	***	<0,1	0,6	ns	0,1	0,1	ns
Gr*Ex*Per	2		2,9	1,4	ns	11,4	7,7	***	<0,1	0,3	ns	3,6	3,1	ns
Resíduos	240		2,0			1,5			0,1			1,1		
Total		251												

(gl = graus de liberdade; MS = média da soma dos quadrados, F = pseudo-F, * = p < 0,05; ** = p < 0,01, *** = p < 0,001).

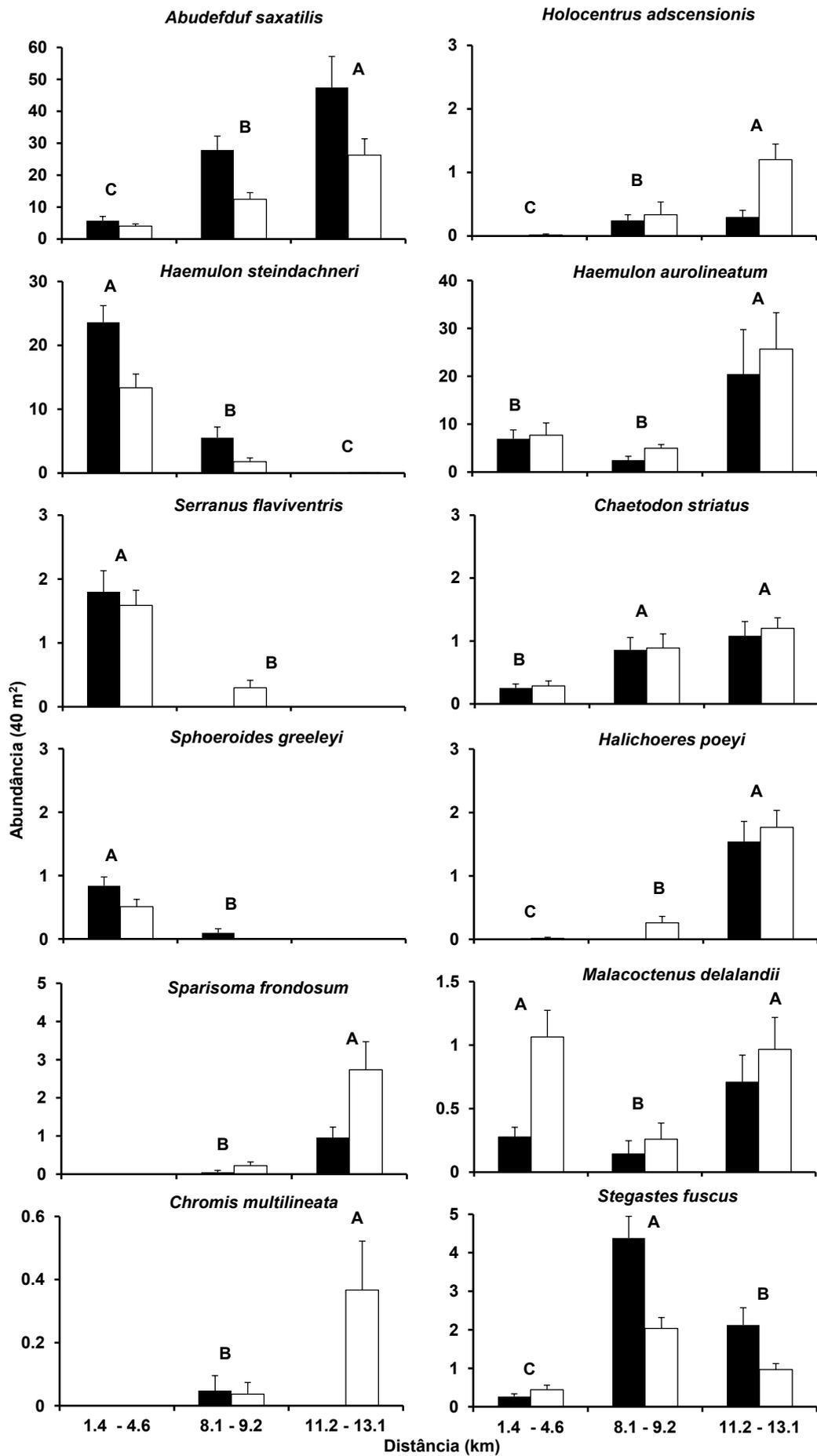


Figura I-7. Média da densidade (indivíduos por 40 m² ± EP) para espécies selecionadas entre os três grupos definidos de acordo com o dbRDA. Colunas pretas e brancas representam as áreas abrigadas e expostas a ação das ondas, respectivamente. Letras maiúsculas indicam os resultados das comparações par a par da PERMANOVA entre os três grupos de distância. Comparações par a par para a exposição às ondas: *Abudefduf saxatilis* = abrigadas > expostas (p < 0.001); *Holocentrus adscensionis* = expostas > abrigadas; *Malacoctenus delalandii* = expostas > abrigadas; *Sparisoma frondosum* = expostas > abrigadas; *Chromis multilineata* = expostas > abrigadas; *Stegastes fuscus* = abrigadas > expostas.

4. DISCUSSÃO

A presença de várias ilhas ao longo de um gradiente de condições oceanográficas fornece uma boa oportunidade para investigar a importância de variáveis que atuam em uma escala local (biológicas e estruturais) e variáveis que atuam em maior escala (distância da foz do rio e exposição às ondas) para as assembleias de peixes recifais. Os resultados do presente estudo demonstram que a distância da foz do rio desempenha um papel principal nos padrões espaciais de todas as variáveis respostas analisadas. A riqueza de espécies (percentagem estimada dos componentes de variação, ECV = 35,9%), biomassa (ECV = 38,2%) e diversidade dos grupos tróficos (ECV = 31,4%) foram influenciadas mais fortemente pela distância, enquanto seu efeito para a abundância (12,4%) foi menor. Diferenças entre recifes próximos e distantes da foz do rio atingiram um máximo de até 4,5x para a riqueza, 11x para a biomassa e 10x para a abundância. Recifes rochosos localizados próximos a foz do rio foram caracterizados por elevada cobertura de MAE e baixa complexidade estrutural. Em tais áreas, as espécies mais abundantes foram *H. steindachneri*, *S. flaviventris* e *S. greeleyi*, as quais são típicas de locais mais próximos da costa com menores visibilidades e maior influência terrígena através dos recifes rochosos (GIBRAN & MOURA, 2012). Afastando-se da foz do rio, a cobertura de zoantídeos predominou assim como o número de refúgios. Nestes recifes de distância intermediária da foz, as espécies crípticas como *S. fuscus*, *Coryphopterus* spp., *E. signifer* e *S. cristata* foram as mais características. Os locais mais distantes da foz foram caracterizados por elevada cobertura de MAE e algas frondosas, e maior altura do substrato. Espécies que tanto dependem de fontes alimentares da base da cadeia alimentar como herbívoros (*S. frondosum*), e planctívoros (*C. multilineata*), quanto os predadores de invertebrados vágéis como *H. poeyi* e *H. adscensionis* foram espécies características destes locais.

Variações espaciais em comunidades recifais próximas à costa têm sido detectadas como um gradiente de decréscimo das descargas terrestres à medida que a distância do rio aumenta (MALLELA *et al.*, 2007). Os processos específicos envolvidos com a influência do rio, que afetam as variáveis de peixes, não podem ser identificados a partir deste estudo. As medições de salinidade de fundo não apresentaram diferenças significativas entre os grupos de locais e um fraco gradiente de turbidez foi detectado. A limitação da realização dos censos visuais a ocasiões de boa visibilidade da água podem estar relacionadas à baixa variação registrada para estes parâmetros. Entretanto, quando dados físicos não estão disponíveis, medidas simples de distância podem servir como substitutos razoáveis de processos físicos oceanográficos (KARNAUSKAS *et al.*,

2012), com o uso da distância de um recife para o próximo estuário podendo ser utilizado como um considerar a influência da intensidade de sedimentação nas assembleias (BEGER & POSSINGHAM, 2008).

Possíveis mecanismos relacionados com a correlação positiva entre a riqueza e a distância do rio incluem a redução da qualidade do habitat para assentamento, inibição da herbivoria pelo depósito dos sedimentos, e efeitos da baixa visibilidade na alimentação de planctívoros (BELLWOOD & FULTON, 2008; WENGER *et al.*, 2011, 2012) com a proximidade da foz. O aumento das descargas de sedimentos é associado com o declínio na abundância e riqueza de peixes recifais devido ao efeito indireto da perda do habitat (AIROLDI *et al.*, 2008). Podem acarretar mudanças dramáticas nas características dos bentos, como consequência do aterramento do substrato consolidado resultando na perda de habitat disponível para assentamento (SCHIEL *et al.*, 2006). A biomassa no presente estudo parece ser influenciada mais fortemente pelo gradiente de distância do rio, que foi a única covariável com efeito significativo. Os locais mais próximos da foz foram dominados por espécies de pequeno porte e baixo valor comercial, enquanto além da maior abundância, nos recifes mais distantes ocorreram espécies maiores, como os herbívoros raspadores e carnívoros. O forte efeito da distância sobre estas variáveis pode tanto ser atribuído a fatores físicos relacionados a distância quanto a inter-relação de gradientes oceanográficos e de variáveis estruturais.

Importantes diferenças na composição de espécies de grupos específicos através do gradiente de distância podem ser relacionadas a diferentes níveis de influência do rio e consequente sedimentação. A presença e abundância de peixes herbívoros tais como, *Sparisoma frondosum*, *Acanthurus chirurgus* e *Kyphosus* sp foi maior em recifes distantes da foz do rio (8 a 13 km - média da abundância de todos os peixes herbívoros em todos os locais = $5,76 \pm 0,68$ indivíduos por 40m^2) comparados com os recifes próximos (1,4 a 4,6 km - média da abundância para todos os locais = $0,45 \pm 0,08$ indivíduos por 40m^2). Diversos estudos reportaram uma redução no número de herbívoros e na pressão de herbivoria em áreas com elevada sedimentação (LETOURNEUR *et al.*, 1998; AIROLDI, 2003; BELLWOOD & FULTON, 2008; GOATLEY & BELLWOOD, 2012). Experimentos demonstram um aumento na taxa de forrageamento de herbívoros quando depósitos de sedimentos foram removidos (BELLWOOD & FULTON, 2008). Nossos resultados sugerem que a disponibilidade de alimento por si só não é o motivo para o aumento na abundância de herbívoros com a distância, uma vez que o MAE também foi a cobertura bêntica dominante (média % cobertura $> 72,71 \pm 2,5$ EP) nos recifes mais próximos da foz do rio ($< 3,3$ km da foz do rio). MAE foi considerada o item alimentar preferencial de muitas espécies de herbívoros raspadores na costa brasileira (BONALDO *et al.*, 2006; FRANCINI-FILHO *et al.*, 2009). BONALDO & BELLWOOD (2010) sugeriram que a relação negativa entre depósitos de sedimentos e taxa de herbivoria pode ser explicada pelo decréscimo no valor nutricional de MAE causados pelo elevado depósito de sedimentos. Entretanto, possíveis diferenças na composição das espécies do MAE de algas entre áreas próximas e distantes da influência do rio podem estar relacionadas com a distribuição dos peixes herbívoros observadas.

Mecanismos além da inibição da herbivoria podem estar envolvidos nos padrões espaciais detectados. O herbívoro territorialista *S. fuscus*, que ocorre em variáveis distâncias da costa e tipos de cobertura bêntica (FERREIRA *et al.*, 2004; MENDONÇA-NETO *et al.*, 2008; MEDEIROS *et al.*, 2010), apresentou baixa abundância em locais com menos de 5 km de distância da foz do rio. WENGER *et al.*

(2011) demonstraram experimentalmente que o aumento nas concentrações de sedimentos em suspensão pode afetar diretamente a escolha do local de assentamento por peixes Pomacentrídeos, que preferiram o coral vivo quando se assentando em águas claras, enquanto em condições de turbidez acima de 45 mg l⁻¹, nenhum habitat preferencial foi detectado. Espécies planctívoras (representados por *P. schomburgkii* e *C. multilineata*) também foram positivamente correlacionadas com a distância da foz do rio, padrão que pode ser ao menos parcialmente relacionado ao efeito da transparência da água. A visibilidade da água é considerada importante para peixes planctívoros que utilizam a visão para detectar seu alimento (MUSSI *et al.*, 2005; FLOETER *et al.*, 2007). Dessa maneira, mecanismos como seleção de habitats e a capacidade de detecção de presas podem estar envolvidos no uso diferenciado do gradiente por estas espécies.

Mudanças nas características do habitat relacionadas à distância geralmente incluem o aumento da profundidade e da complexidade topográfica. Um efeito significativo da interação entre a altura do substrato e a distância para a estrutura da assembleia de peixes indica que não é possível interpretar separadamente os efeitos destas covariáveis para a assembleia. A altura do substrato não aumentou regularmente com a distância, considerando que estas variáveis não foram colineares. Entretanto, diferenças na altura do substrato atingiram um máximo entre o local mais próximo (1,4 km, 34,55±0,93 cm) e o mais distante da foz do rio (13 km, 119±13,26 cm), os quais apresentaram as maiores diferenças na estrutura da assembleia, o que pode estar relacionado às interações significativas detectadas.

A altura do substrato explicou a maior percentagem do componente de variação da abundância de peixes (17,4%), e uma menor, mas significativa parte da variabilidade para a estrutura da assembleia (7,3%) e para a riqueza de espécies (10,7%). Estes resultados claramente indicam a importância da estrutura tridimensional do substrato para o aumento na abundância de peixes. Os mecanismos envolvidos no efeito da complexidade do habitat para a riqueza e abundância incluem um maior número de nichos devido ao aumento da disponibilidade de microhabitats, assim como uma maior produtividade e diversificação dos recursos para os peixes, tais como alimento, refúgio contra predação ou contra luz, e locais de descanso ou acasalamento (GARCÍA-CHARTON & PÉREZ RUZAFÁ, 2001). A importância das variáveis estruturais observada neste estudo está de acordo com estudos prévios que indicaram relações positivas entre o aumento da complexidade do habitat e o número de peixes (CHARBONNEL *et al.*, 2002; GRATWICKE & SPEIGHT, 2005; HUNTER & SAYER, 2009), e riqueza de espécies (FABI & FIORENTINI, 1994; CHARBONNEL *et al.*, 2002; GRATWICKE & SPEIGHT, 2005; HARBORNE *et al.*, 2011).

O número de refúgios, considerado aqui como o número de buracos e fendas por 0,36 m², foi de importância limitada para a riqueza de espécies, uma vez que locais com maior riqueza tiveram menor número de refúgios (0,83±0,14 e 0,37±0,09) e maior altura do substrato (106,67±11,6 e 119±13,26 cm). Grandes pedras são ideais para conferir estrutura tridimensional aos recifes, as quais aumentam a abundância total de peixes, enquanto a abundância de pedras menores entre 10 a 50 cm caracterizam um cenário favorável à disponibilidade de refúgios para peixes jovens ou pequenos (DE RAEDEMAECKER *et al.*, 2010). Espécies de pequeno porte, como os herbívoros *S. fuscus* e *S. cristata* e o predador de invertebrados móveis *Coryphopterus* spp., foram positivamente correlacionadas com o dbRDA2 que representa áreas com maior número de refúgios (variando de 2,68±0,27 a 4,11±0,3 refúgios por quadrat). (MEDEIROS *et al.*, 2010) também encontraram uma maior abundância de *S. fuscus* em áreas com

maiores quantidades de buracos, os quais eles utilizam como abrigo. A abundância de refúgios é particularmente importante para pequenos peixes que são mais susceptíveis a predação nos recifes (ALMANY & WEBSTER, 2006). Por outro lado, predadores de pequeno porte, que são capazes de ocupar áreas com muitas reentrâncias, podem se beneficiar pelo forrageamento em um microhabitat com grande disponibilidade de presas (CONI *et al.*, 2012).

Este estudo encontrou relações significativas entre a estrutura da assembleia de peixes e a cobertura benthica. As relações mais marcantes foram a dominância de distintas espécies de predadores de invertebrados vageis em áreas dominadas por macroalgas, tanto próximas (p. ex., *H. steindachneri*, *S. flaviventris*) quanto distantes (*H. poeyi*, *H. adscensionis* e *H. aurolineatum*) da foz do rio. Em áreas com baixa cobertura de macroalgas, em distâncias intermediárias da foz, foi observada uma redução na abundância de predadores de invertebrados vageis (Figura 7). As macroalgas são conhecidas por abrigarem uma maior abundância e diversidade de assembleias de invertebrados porque, dentre outros efeitos, elas fornecem maior disponibilidade de superfície para colonização pela fauna e algas epifíticas (CHEMELLO & MILAZZO, 2002; CACABELOS *et al.*, 2010), fornecendo mais alimento para predadores de invertebrados bentônicos. A cobertura benthica de habitats locais parece ser o fator determinante da abundância de grupos tróficos, enquanto processos relacionados ao gradiente de distância da foz do rio podem atuar na abundância de espécies específicas.

Apesar de relações significativas entre a estrutura da assembleia de peixes e a cobertura benthica terem sido detectadas, a influência da cobertura benthica na riqueza de espécies, abundância de peixes e biomassa parece ser de importância limitada, considerando a ação das outras covariáveis. Razões para esta falta de associação inclui a similar cobertura do substrato através dos extremos de distância. Os locais com a menor riqueza de espécies (média por transecto = 5,5 espécies) e com a maior riqueza (15 espécies) foram ambos dominados por MAE (% de cobertura – 95,23% e 79,1% a 1,4 e 13 km da foz do rio, respectivamente). O mesmo ocorreu para biomassa de peixes, a qual teve os valores médios extremos (0,68 kg e 7,54 kg) nos locais dominados por MAE (% cobertura – 60,15% a 4,4 km e 79,1% a 13 km da foz do rio, respectivamente). Isto indica que a variação na riqueza, abundância e biomassa na área estudada está mais relacionada a fatores associados à distância do que a variáveis biológicas (cobertura benthica). Distúrbios crônicos causados pelo homem às populações de peixes também podem ser uma explicação para a falta de relações entre a cobertura benthica e algumas variáveis da assembleia de peixes (KUFFNER *et al.*, 2010).

A diversidade dos grupos tróficos apresentou relações significativas com um maior número de covariáveis, com destaque para a distância, cobertura benthica e altura do substrato, além de interações significativas. Isto indica que múltiplos fatores, tanto físicos, biológicos e estruturais influenciaram os padrões de diversidade trófica das assembleias de peixes. A ação conjunta do domínio de macroalgas, baixa complexidade topográfica e influência terrígena foram relacionadas a áreas dominadas apenas por predadores de invertebrados vageis. Uma maior diversidade de grupos tróficos foi observada à medida que a distância da foz do rio aumenta e os habitats tornaram-se topograficamente complexos e com cobertura bentônica mais variável. A maior consequência para muitos ecossistemas influenciados por distúrbios antrópicos ou naturais é a homogeneização ecológica, quando múltiplas espécies especialistas ou grupos, são substituídos por poucas espécies ou grupos, mais generalistas, formando ecossistemas mais simples (MCKINNEY & LOCKWOOD, 1999; DEVICTOR *et al.*,

2008, CHONG-SENG *et al.*, 2012). Neste sentido, habitats mais complexos permitem que diferentes espécies de peixes ou grupos tróficos com diferentes preferências ecológicas em termos de alimento e abrigo coexistam na mesma assembleia local.

Poucas evidências foram encontradas para sugerir que a ação das ondas teve um amplo efeito direto na assembleia de peixes. Isto pode ser em parte devido ao relativo pequeno grau de diferença entre os locais 'expostos' e 'abrigados' com ilhas localizadas em uma enseada, com uma pequena distância para o obstáculo (continente, outra ilha) mais próximo. As distribuições de poucas espécies pareceram ser diretamente influenciadas pelo movimento da água neste estudo. Um exemplo foi a espécie planctívora *C. multilineata*, que claramente preferiu locais expostos e o herbívoro territorialista *S. fuscus* que foi mais abundante nas áreas abrigadas. Este padrão está de acordo com o reportado por (FLOETER *et al.*, 2007), que sugeriu que a habilidade de natação influenciou a abundância de *Chromis* que possui nadadeiras caudais bifurcadas mais longas que a de outros pomacentrídeos. A maior influência de fatores físicos associados ao movimento da água na distribuição de peixes planctívoros é esperada, já que o vento direciona o transporte do zooplâncton a partir de áreas oceânicas para áreas rasas (KARNAUSKAS *et al.*, 2012). Peixes com características morfológicas que os beneficiem em locais com elevada energia são geralmente bons indicadores de locais expostos.

O grau de movimento de água pode ser relacionado às diferenças na complexidade topográfica entre áreas abrigadas e expostas à ação das ondas. O depósito de sedimentos no lado abrigado das ilhas é relacionado a uma menor complexidade em relação ao lado exposto (SANTIN & WILLIS, 2007). Diferenças na altura do substrato entre áreas abrigadas e expostas aumentaram com a distância, até um máximo de 2x na ilha mais distante da foz do rio. A maior abundância de espécies carnívoras nas áreas expostas pode ser relacionada a variações na estrutura do habitat. HARBORNE *et al.* (2011) sugeriram que piscívoros podem atingir um máximo de caça entre corais de tamanhos médios a largos que oferecem cobertura suficiente para se aproximarem da presa, mas poucos refúgios para as presas se comparado aos corais mais altos. É possível hipotetizar que um mecanismo semelhante ocorra em recifes rochosos uma vez que áreas com rochas > 1m neste estudo, geralmente tiveram menor número de refúgios e maior abundância de peixes carnívoros.

O efeito significativo do período de amostragem (dois verões) foi observado para a maioria das variáveis respostas (exceto para a diversidade dos grupos tróficos), o qual explicou uma considerável proporção da variabilidade (<21%). As diferenças entre os dois períodos pode ser em parte atribuída a influência de espécies muito abundantes que geralmente deslocam-se em grandes cardumes. Isto foi indicado pela maior importância do período de amostragem para variáveis como a abundância e biomassa. Como essas variáveis condensam a informação de toda a comunidade, variações na abundância de peixes gregários em um mesmo local entre os dois anos podem acarretar as diferenças observadas entre os períodos de amostragem. Estas variações na abundância são comuns para espécies muito móveis, e esta variabilidade pode ser grande mesmo em escalas menores, de minutos a horas (WILLIS *et al.*, 2006). Entretanto, a falta de interações significativas entre o período de amostragem e as outras covariáveis indica que os padrões de relação entre as variáveis respostas e o ambiente foram consistentes para os dois anos.

As variáveis preditoras deste estudo explicaram uma grande percentagem da estimativa dos componentes de variação das variáveis respostas (soma do ECV, excluindo o período entre as amostragens e as interações: riqueza de espécies, 60,8%; abundância, 55,8%; biomassa, 59,1% e diversidade dos grupos tróficos, 74,8%). Isto indica a adequação das variáveis biológicas, estruturais e físicas escolhidas para explicar a variação dos padrões observados. Medidas de distância da costa são utilizadas para considerar a influência da exposição às ondas sobre as assembleias de peixes (FLOETER *et al.*, 2007; KARNAUSKAS *et al.*, 2012). Entretanto neste estudo, como as ilhas estão localizadas na baía da Ribeira, que é inserida em outra área abrigada, a baía da Ilha Grande, o aumento da distância para a foz dos rios não representa necessariamente um aumento da distância para a costa. Este fato, aliado as medições de aspectos da cobertura bêntica e da complexidade topográfica terem sido realizadas, indica que a distância pode melhor representar a influência de processos físicos associados à drenagem continental.

Estes resultados fornecem base empírica de como a interação de múltiplos gradientes podem afetar os padrões espaciais das assembleias de peixes. Cada variável resposta foi mais fortemente afetada por uma variável em particular (p. ex. a riqueza de espécies e a biomassa com a distância) ou por mais de uma variável (p. ex. abundância de peixes – distância e altura do substrato; diversidade dos grupos tróficos – distância, altura do substrato e cobertura bêntica). Os benefícios de se examinar as mudanças das assembleias através de definidos gradientes ambientais incluem determinar quais parâmetros da assembleia são afetados por mudanças extremas nas condições do habitat, além de identificar as relações entre espécies e grupos específicos com a estrutura dos habitats locais. Este conhecimento é fundamental para prever como mudanças ambientais provocadas tanto por distúrbios antrópicos quanto naturais podem afetar as assembleias de peixes. Devido a forte influência da distância da foz do rio na assembleia de peixes, medidas que priorizem preservar os fluxos naturais dos rios são importantes para manter a diversidade de peixes recifais em áreas costeiras.

5. CONCLUSÕES

1. A distância da foz do rio explicou a maior parte do componente de variação da maioria das variáveis respostas, mesmo considerando uma forte variação nas variáveis estruturais e biológicas através dos recifes insulares. Uma drástica redução da riqueza, abundância, biomassa e diversidade dos grupos tróficos, bem com na abundância de peixes herbívoros e planctívoros com a proximidade da foz do rio foi observada, o que indica que mecanismos associados às influências das descargas terrestres são preponderantes para estruturar as assembleias locais de cada ilha.
2. A altura do substrato pode ser considerada a segunda principal fonte de variação das assembleias de peixes, com as áreas mais planas sendo associadas com a redução na riqueza e abundância de peixes e diversidade dos grupos tróficos. Isto claramente indica a influência da estrutura tridimensional para os padrões espaciais das assembleias, com os possíveis mecanismos envolvidos incluindo a redução de nichos

disponíveis, como os locais de abrigo contra predação e descanso, bem como substrato para forrageamento.

3. Assembleias de peixes representadas por uma maior diversidade de grupos tróficos foi associada a áreas que, ou apresentam uma distribuição mais equitativa de matrizes de algas epilíticas, algas frondosas ou zoantídeos, ou que, apesar de um grupo dominante, ainda apresentam outros grupos bentônicos. Condições opostas, com uma assembleia representada quase que exclusivamente por predadores de invertebrados móveis foi característica de áreas onde as macroalgas foram praticamente a única cobertura presente.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AIROLDI, L. The effects of sedimentation on rocky coast assemblages. **Oceanography and Marine Biology: an Annual Review**, v. 41, p. 161–236. 2003.

AIROLDI, L.; BALATA, D.; BECK, M.W. The Gray Zone: Relationships between habitat loss and marine diversity and their applications in conservation. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 366, n. 1-2, p. 8–15. 2008.

ALMANY, G.R.; WEBSTER, M.S. The predation gauntlet: early post-settlement mortality in reef fishes. **Coral Reefs**, v. 25, p. 19–22. 2006.

ANDERSON, M.J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, p. 32–46. 2001.

ANDERSON, M.J.; GORLEY, R.N.; CLARKE, K.R. **PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods**. Primer-E, Plymouth, UK, 2008. 214 p.

BEGER, M.; POSSINGHAM, H.P. Environmental factors that influence the distribution of coral reef fishes: modeling occurrence data for broad-scale conservation and management. **Marine Ecology Progress Series**, v. 361, p. 1–13. 2008.

BEJARANO, S.; MUMBY, P.J.; SOTHERAN, I. Predicting structural complexity of reefs and fish abundance using acoustic remote sensing (RoxAnn). **Marine Biology**, v. 158, p. 489–504. 2011.

BELLWOOD, D.R.; FULTON, C.J. Sediment-mediated suppression of herbivory on coral reefs: Decreasing resilience to rising sea-levels and climate change? **Limnology and Oceanography**, v. 53, n. 6, p. 2695–2701. 2008.

BOHNSACK, J.A.; HARPER, D.E. **Length-weight relationships of selected marine reef fishes from the southeastern United States and the Caribbean**.

- NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-215. Miami: Southeast Fisheries Center, 1988. 31 p.
- BONALDO, R.M.; BELLWOOD, D.R. Spatial variation in the effects of grazing on epilithic algal turfs on the Great Barrier Reef, Australia. **Coral Reefs**, v. 30, n. 2, p. 381–390. 2010.
- BOUCHON-NAVARRO, Y; BOUCHON C. Correlations between chaetodontid fishes and coral communities of the Gulf of Aqaba (Red Sea). **Environmental Biology of Fishes**, v. 25, p. 47–60. 1989.
- CACABELOS, E.; OLABARRIA, C.; INCERA, M.; TRONCOSO, J.S. Effects of habitat structure and tidal height on epifaunal assemblages associated with macroalgae. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 89, n. 1, p. 43–52. 2010.
- CAMILATO, V.; SIMON, T.; PINHEIRO, H.T.; PIMENTEL, C.R.; JOYEUX, J.-C. Length-weight relationships for some cryptobenthic reef fishes off Guarapari. **Journal of Applied Ichthyology**, 26: 463–464. 2010.
- CHARBONNEL, E.; SERRE, C.; RUITTON, S.; HARMELIN, J-G.; JENSEN, A. Effects of increased habitat complexity on fish assemblages associated with large artificial reef units (French Mediterranean coast). **ICES Journal of Marine Science**, v. 59, p. 208–213. 2002.
- CHEMELLO, R., MILAZZO, M. Effect of algal architecture on associated fauna: some evidence from phytal molluscs. **Marine Biology**, v. 140, p. 981 – 990. 2002.
- CHONG-SENG, K.M.; MANNERING, T.D.; PRATCHETT, M.S.; BELLWOOD, D.R.; GRAHAM, N.J. The influence of coral reef benthic condition on associated fish assemblages. **PloS one**, v. 7, n. 8, p. e42167. 2012.
- CONI, E.O.C.; FERREIRA, C.M.; MOURA, R.L.; MEIRELLES, P.M.; KAUFMAN, L.; FRANCINI-FILHO, R.B. An evaluation of the use of branching fire-corals (*Millepora* spp.) as refuge by reef fish in the Abrolhos Bank, eastern Brazil. **Environmental Biology of Fishes**, v. 96, n. 1, p. 45–55. 2012.
- DE RAEDEMAECKER, F.; MILIOU, A.; PERKINS, R. Fish community structure on littoral rocky shores in the Eastern Aegean Sea: Effects of exposure and substratum. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 90, n. 1, p. 35–44. 2010.
- DEVICTOR, V.; JULLIARD, R.; JIGUET, F. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. **Oikos**, v. 117, p. 507–514. 2008.
- DIAS, C.; BONECKER, S.L.C. Long-term study of zooplankton in the estuarine system of Ribeira Bay, near a power plant (Rio de Janeiro, Brazil). **Hydrobiologia**, v. 614, n. 1, p. 65–81. 2008.
- ENGQVIST, L. 2005. The mistreatment of covariate interaction terms in linear model analyses of behavioural and evolutionary ecology studies. **Animal Behaviour**, v. 70, p. 967–971.

- FABI, G.; FIORENTINI, L. Comparison between an artificial reef and a control site in the Adriatic Sea: analysis of four years of monitoring. **Bulletin of Marine Science**, v. 55, p. 538–558. 1994.
- FABRICIUS, K.E. Effects of terrestrial runoff on the ecology of corals and coral reefs: review and synthesis. **Marine pollution bulletin**, v. 50, n. 2, p. 125–46. 2005.
- FERREIRA, C.EL.; GONCALVES, J.E.A; COUTINHO, R. Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. **Environmental Biology of Fishes**, v. 61, p. 353–369. 2001.
- FERREIRA, C.E.L.; FLOETER, S.R.; GASPARINI, J.L.; FERREIRA, B.P. JOYEUX, J.C. Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. **Journal of Biogeography**, v. 31, n. 7, p. 1093–1106. 2004.
- FLOETER, S.R., KROHLING, W.; GASPARINI J.L.; FERREIRA C.E.L; ZALMON, I.R. Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. **Environmental Biology of Fishes**, v. 78, p. 147–160. 2007.
- FRANCINI-FILHO, R.B.; FERREIRA, C.M.; CONI, E.O.C.; DE MOURA, R.L.; KAUFMAN, L. Foraging activity of roving herbivorous reef fish (Acanthuridae and Scaridae) in eastern Brazil: influence of resource availability and interference competition. **Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom**, v. 90, n 3, p. 481. 2009.
- FRANCISCO, C.N.; CARVALHO, C.N. Disponibilidade Hídrica: Da Visão Global às Pequenas Bacias Hidrográficas: O Caso de Angra dos Reis. **Revista de geociências**, v. 3, p. 53–72. 2004.
- FRIEDLANDER, A.M.; PARRISH, J.D. Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 224, p. 1–30. 1998.
- FROESE, R.; PAULY, D. Fish Base. Disponível em: <<http://www.fishbase.org>>. Acesso em: Janeiro, 2013.
- FULTON, C. J.; BELLWOOD, D.R. Wave exposure, swimming performance, and the structure of tropical and temperate reef fish assemblages. **Marine Biology**, v. 144, p. 429–437. 2004.
- FULTON, C.J.; BELLWOOD, D.R; WAINWRIGHT, P.C. Wave energy and swimming performance shape coral reef fish assemblages. **Proceedings of the Royal Society/ Biological sciences**, v. 272, p. 827–32. 2005.
- GARCÍA-CHARTON, J.A., PÉREZ RUZAFÁ, A. Spatial pattern and the habitat structure of a Mediterranean rocky reef fish local assemblage. **Marine Biology**, v. 138, p. 917–934. 2001.
- GIBRAN, F.Z.; MOURA, R.L.D. The structure of rocky reef fish assemblages across a nearshore to coastal islands' gradient in Southeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 10, n. 2, p. 369–382. 2012.

- GOATLEY, C.H.R.; BELLWOOD, D.R. Sediment suppresses herbivory across a coral reef depth gradient. **Biology letters**, (Outubro), p. 24–27. 2012.
- GOLBUU, Y.; VAN WOESIK, R.; RICHMOND, R.H.; HARRISON, P.; FABRICIUS, K.E. River discharge reduces reef coral diversity in Palau. **Marine pollution bulletin**, v. 62, p. 824–31. 2011.
- GRATWICKE, B.; SPEIGHT, M.R. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. **Journal of Fish Biology**, v. 66, p. 650–667. 2005.
- HARBORNE, A.R.; MUMBY, P.J.; FERRARI, R. The effectiveness of different meso-scale rugosity metrics for predicting intra-habitat variation in coral-reef fish assemblages. **Environmental Biology of Fishes**, v. 94, n. 2, p. 431–442. 2011.
- HUNTER, W.R., SAYER, M.D.J. The comparative effects of habitat complexity on faunal assemblages of northern temperate artificial and natural reefs. **ICES Journal of Marine Science**, v. 66, n. 4, p. 691–698. 2009.
- IGNACIO, B.L.; JULIO, L.M.; JUNQUEIRA, A.O.R.; FERREIRA-SILVA, M.A.G. Bioinvasion in a Brazilian bay: filling gaps in the knowledge of southwestern Atlantic biota. **PloS one**, v. 5, n. 9, p 1–9. 2010.
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Geografia do Brasil–Região Sudeste. **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística**, v. 3, p. 1–89. 1977.
- KARNAUSKAS, M.; CHÉRUBIN, L.M.; HUNTINGTON, B.E.; BABCOCK, E.A.; THONEY, D.A. Physical forces influence the trophic structure of reef fish communities on a remote atoll. **Limnology Oceanography**, v. 57, p. 1403–1414. 2012.
- KRAJEWSKI, J.P.; FLOETER, S.R. Reef fish community structure of the Fernando de Noronha Archipelago (Equatorial Western Atlantic): the influence of exposure and benthic composition. **Environmental Biology of Fishes**, v. 92, n. 1, p. 25–40. 2011.
- KUFFNER, I.B.; GROBER-DUNSMORE, R.; BROCK, J.C.; HICKEY, T.D. Biological community structure on patch reefs in Biscayne National Park, FL, USA. **Environmental monitoring and assessment**, v. 164, p. 513–31. 2010.
- KOHLER, K.E.; GILL, S.M. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. **Computers & Geosciences**, v. 32, p. 1259–1269. 2006.
- LEGENDRE, P.; ANDERSON, M.J. Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. **Ecological Monographs**, v. 69, p. 1–24. 1999.
- LETOURNEUR, Y.; KULBICKI, M.; LABROSSE, P. Spatial structure of commercial reef fish communities along a terrestrial runoff gradient in the northern lagoon of New Caledonia. **Environmental Biology of Fishes**, v. 51, p. 141–159. 1998.

- LUCKHURST, B.E.; LUCKHURST, K. Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. **Marine Biology**, v. 49, p. 317–323. 1978.
- MACIEIRA, R. M.; JOYEUX, J.-C. Length–weight relationships for rockpool fishes in Brazil. **Journal of Applied Ichthyology**, v. 1–2. 2008.
- MALCOLM, H.A.; JORDAN, A.; SMITH, S.D. Testing a depth-based habitat classification system against reef fish assemblage patterns in a subtropical marine park. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 21: 173–185. 2011.
- MALLELA, J.; ROBERTS, C.; HARROD, C.; GOLDSPINK, C.R. Distributional patterns and community structure of Caribbean coral reef fishes within a river-impacted bay. **Journal of Fish Biology**, v. 70, p. 523–537. 2007.
- MCARDLE, B.H.; ANDERSON, M.J. Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. **Ecology**, v. 82, p. 290–297. 2001.
- MCGEHEE, M.A. Correspondence between assemblages of coral reef fishes and gradients of water motion, depth, and substrate size off Puerto Rico. **Marine Ecology Progress Series**, v. 105, p. 243–255. 1994.
- MCKINNEY, M.L.; LOCKWOOD, J.L. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 14, p. 450–453. 1999.
- MEDEIROS, P.R.; GREMPEL, R.G.; SOUZA, A.T.; ILARRI, M.I.; ROSA, R.S. Non-random reef use by fishes at two dominant zones in a tropical, algal-dominated coastal reef. **Environmental Biology of Fishes**, 87: 237–246. 2010.
- MENDONÇA-NETO, J.P.; FERREIRA, C.E.L.; CHAVES, L.C.T.; PEREIRA, R.C. Influence of *Palythoa caribaeorum* (Anthozoa, Cnidaria) zonation on site-attached reef fishes. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 80, n. 3, p. 495–513. 2008.
- MUNDAY, P.L. Does variability determine geographical-scale abundances of coral-dwelling fishes? **Coral Reefs**, v. 21, p. 105–116. 2002.
- MUSSI, M.; MCFARLAND, W.N.; DOMENICI, P. Visual cues eliciting the feeding reaction of planktivorous fish swimming in a current. **Journal of Experimental Biology**, v. 208, p. 831–842. 2005.
- NOGUEIRA, C.R.; BONECKER, A.C.T.; BONECKER, S.L.C.; SANTOS, C.C. Studies of zooplankton near the Nuclear Power Plant—Angra I. Preoperational conditions (RJ-Brazil), p. 3221–3233. In MAGOON, O. (ed.), **Coastal Zone '91—Beach**, v. 4. New York: American Society of Civil Engineering, 1991.
- PERRY, C.T.; LARCOMBE, P. Marginal and non-reef-building coral environments. **Coral Reefs**, v. 22, n. 4, p. 427–432. 2003.
- SANTIN, S.; WILLIS, T.J. Direct versus indirect effects of wave exposure as a structuring force on temperate cryptobenthic fish assemblages. **Marine Biology**, v. 151, n. 5, p. 1683–1694. 2007.

SCHIEL, D.R.; WOOD, S.A.; DUNMORE, R.A.; TAYLOR, D.I. Sediment on rocky intertidal reefs: Effects on early post-settlement stages of habitat-forming seaweeds. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 331, p. 158–172. 2006.

WENGER, A.S., JOHANSEN, J.L.; JONES, G.P. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology Increasing suspended sediment reduces foraging , growth and condition of a planktivorous damselfish. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 428, p. 43–48. 2012.

WENGER, A.S.; JOHANSEN, J.L.; JONES, G.P. Suspended sediment impairs habitat choice and chemosensory discrimination in two coral reef fishes. **Coral Reefs**, 30: 879–887. 2011.

WILLIS, T.J.; BADALAMENTI, F.; MILAZZO, M. Diel variability in counts of reef fishes and its implications for monitoring. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 331, p. 1, n. 108–120. 2006.

ZUUR, A.F; IENO, E.N; SMITH, G.M. **Analysing ecological data**. Berlin: Springer Verlag, 2007, 672 p.

CAPÍTULO II

MUDANÇAS NAS ASSEMBLEIAS DE PEIXES AO LONGO DO CICLO DIÁRIO EM RECIFES ROCHOSOS DO SUDESTE DO BRASIL

RESUMO

Assembleias de peixes recifais são conhecidas por mudarem drasticamente em escalas temporais curtas em resposta a variações na luminosidade. Apesar disso, pouco foi demonstrado sobre tais variações em recifes rochosos. O objetivo deste trabalho foi avaliar a variação na assembleia de peixes recifais durante o ciclo diário, em termos da estrutura da assembleia, riqueza e abundância. Espera-se que a riqueza de espécies, abundância apresente os maiores valores durante o dia com relação à noite e que espécies noturnas compreendam entre as mais abundantes da assembleia quando todos os horários são considerados. Censos visuais foram realizados em seis diferentes horários, compreendendo o amanhecer (06:00h), manhã (08:30h), tarde (14:00h), anoitecer (17:30h) e início da noite (19:30h) e noite (21:00h) em dois recifes rochosos rasos separados por uma praia arenosa de 400 m de extensão. Adicionalmente, a contribuição para a similaridade das espécies noturnas para a assembleia de cada local foi avaliada, considerando os dados coletados durante o dia e a noite, e considerando apenas dados do dia, com o objetivo de identificar qual a participação das espécies noturnas para a assembleia total de um local. Um total de 42 espécies de peixes, pertencendo a 23 famílias foi registrado ao longo do ciclo diário, destas, 17 espécies foram comuns aos períodos diurnos e noturnos. A riqueza de espécies e a abundância de peixes foram maiores durante os horários do dia, com valores intermediários nos horários crepusculares e atingiram os menores valores durante a noite. Maiores diferenças na estrutura da assembleia foram observadas entre o período diurno e noturno. Durante a noite, as famílias Sciaenidae, representado por *Pareques acuminatus*, e Pempheridae representado por *Pempheris schomburgkii* foram mais abundantes, enquanto Haemulidae *Haemulon steindachneri*, Pomacentridae *Abudefduf saxatilis*, Chaetodontidae *Chaetodon striatus*, e Labrisomidae *Malacoctenus delalandii* foram abundantes durante o dia. Os horários crepusculares foram semelhantes entre si, sendo caracterizados por espécies tanto dos horários do dia (*H. steindachneri*, *M. acutirostris*) quanto da noite (*P. acuminatus*), refletindo esse período de transição. Considerando apenas amostragens diurnas, as duas espécies mais características do período noturno deste estudo seriam consideradas pouco abundantes ou ausentes, enquanto adotando censos visuais noturnos tais espécies estiveram entre as que mais contribuíram para a similaridade dos locais. Foi observada uma forte variação em termos de estrutura da assembleia ao longo do dia, com uma drástica redução na riqueza e abundância durante a noite. Através da realização de censos visuais noturnos pode-se obter um entendimento mais holístico da estrutura e dinâmica da assembleia de peixes e utilizar esse conhecimento em planos de monitoramento e conservação da biodiversidade destes recursos costeiros.

Palavras chaves: variações diurnas, peixes recifais, recifes rochosos rasos.

ABSTRACT

Rocky reef fish assemblages change drastically in short term temporal scales in response to changes in luminosity. However, little information is available on rocky reefs. This study aimed to assess variation in rocky reef fish assemblage, richness and abundance along the diel cycle. It is expected that richness and abundance were higher during the day period compared with the night and that nocturnal species rank among the most abundant species in the assemblages when the whole pooled diel cycle is considered. Visual census were carried out in six different time periods, comprising the sunrise (06:00h), morning (08:30h), afternoon (14:00h), sunset (17:30h), early night (19:30h) and night (21:00h) in two rocky reef separated by a 400 m long sandy beach. Additionally, the contribution to within-group similarity of the nocturnal species at each site was assessed, considering pooling data from the day and the night, and the period of the day only, aiming to identify the contribution of nocturnal species to the total assemblage of each site. A total of 42 fish species, belonging to 23 families was recorded along the diel cycle, and 17 of those species were common to both periods, day and night. Species richness and density were higher during the day, intermediary values were recorded in twilight and the lowest values during the night. The largest differences were found between the day and night periods. The families Sciaenidae, represented by *Pareques acuminatus*, and Pempheridae represented by *Pempheris schomburgkii* were more abundant during the night, whereas Haemulidae *Haemulon steindachneri*, Pomacentridae *Abudefduf saxatilis*, Chaetodontidae *Chaetodon striatus*, and Labrisomidae *Malacoctenus delalandii* were more abundant during the day. The two twilight periods had similar fish assemblages, being characterized by species from the day (*H. steindachneri*, *M. acutirostris*) and the night (*P. acuminatus*), reflecting a transitional period. Considering the diurnal samples only, the two species characteristics of the nocturnal period were low abundant or absent, whereas considering the whole the nocturnal samples, such species ranked among those that most contributed to within-group similarity to sites. A strong variation in assemblage structure was found over the diel cycle with a drastic decreasing in richness during the night. The nocturnal visual census can give a holistic knowledge of the structure and dynamic of fish assemblage and this information is suitable to be used in planning and conservation policies on biodiversity and conservation of these coastal resources.

Key words: diurnal variations, reef fishes, shallow rocky reefs.

1. INTRODUÇÃO

A estrutura e composição da assembleia de peixes recifais são conhecidas por serem influenciadas pelo ciclo diário de intensidade luminosa (SANTOS *et al.*, 2002; AZZURRO *et al.*, 2007). A distribuição dos peixes pode variar marcadamente à medida que espécies ativas durante o dia e durante a noite mudam de lugar. Peixes recifais diurnos exibem uma sequência bem definida de comportamentos que incluem a saída de abrigos noturnos durante o amanhecer, atividade alimentar durante o dia, e retorno ao abrigo durante o anoitecer (COLLETTE & TALBOLT, 1972; HOBSON, 1972; RICKEL & GENIN, 2005). Em contrapartida, peixes noturnos apresentam um comportamento críptico durante o dia, abrigando-se em fendas e tocas até o anoitecer (EBELING & BRAY, 1976). Estes comportamentos promovem diferenças diárias na estrutura da assembleia de peixes, e são atribuídos a estratégias para obtenção de alimento e para evitar a predação.

Estudos prévios têm demonstrado que as diferenças na abundância de espécies de peixes em escalas temporais curtas são determinadas pela disponibilidade de abrigo (HOBSON, 1972), a abundância da presa (GLADFELTER, 1979; CARPENTIERI *et al.*, 2005), o risco de predação (NAGELKERKEN *et al.*, 2000; HAMMERSCHLAG *et al.*, 2010) e mudanças comportamentais tais como a atividade diária (Nash 1982) e comportamentos de cardume (FREON *et al.*, 1996). Picos na atividade alimentar podem também variar ao longo do dia (POLUNIN *et al.*, 1995; FERREIRA *et al.*, 1998) e afetar a distribuição espacial (WARNER, 1995; MILAZZO *et al.*, 2005). As mudanças extremas na intensidade luminosa durante os horários crepusculares reduzem a habilidade dos peixes diurnos em detectar suas presas e também reduzem a eficiência de captura, aumentam o risco de serem predados devido a uma redução na habilidade de detecção de predadores, enquanto acuidade visual de predadores aumenta (HELFMAN 1986; DANILOWICZ & SALE, 1999; ALLEN *et al.*, 2010). Por outro lado, um fator importante que contribuiu para a atividade noturna de múltiplas espécies parece ter sido a capacidade de evitar predadores ativos durante o dia. No entanto, se a predação é menor para os peixes noturnos, a disponibilidade de determinado recurso alimentar durante a noite pode desempenhar um papel importante na determinação da sua distribuição (HOLZMAN *et al.*, 2007). Por exemplo, a atividade de peixes noturnos zooplânctívoros é conhecida por corresponder com a atividade do zooplâncton demersal. Diversos filos de zooplâncton exibem uma migração vertical com o padrão dominante de ascensão para a zona fótica durante a noite e retorno antes do amanhecer (YAHIEL *et al.*, 2005). As relações tróficas são apontadas como as principais forças na formação de padrões de atividade em peixes noturnos e diurnos com os peixes que se alimentam durante a noite sofrendo grandes modificações na visão (BOWMAKER, 1995; PARTRIDGE, 1990).

Informações ecológicas dos padrões de distribuição e uso do habitat de peixes costeiros podem ser melhoradas por amostragens e observações durante a noite habitat (CARPENTIERI *et al.*, 2005; AZZURRO *et al.*, 2007). A falta de dados sobre a composição noturna em amostragens de assembleia de peixes também pode influenciar as estimativas de abundância relativa das espécies em comparação com quando dados diurnos e noturnos são utilizados (THOMPSON & MAPSTONE, 2002), e a inclusão de amostragens noturnas em programas de monitoramento proporcionaria uma

compreensão muito mais holística das assembleias de peixes e uma melhor capacidade de gerenciá-las de forma sustentável (HARVEY *et al.*, 2012).

Na costa Brasileira, apesar de inúmeros estudos terem avaliado os padrões de distribuição de peixes recifais (FERREIRA, 2001; FLOETER *et al.*, 2007; GIBRAN & MOURA, 2012), a variação em uma escala diária ainda não foi investigada. De fato, a maioria dos dados sobre a distribuição e abundância de peixes recifais foi obtida durante censos visuais diurnos, enquanto as mudanças de curto prazo em uma escala diária são quase desconhecidas. No presente estudo mudanças ao longo do ciclo diário na composição e estrutura da assembleia de peixes recifais foram investigados em dois recifes rochosos da baía da Ilha Grande. Adicionalmente, a contribuição de espécies noturnas para a similaridade da assembleia, considerando apenas amostragens diurnas, foi comparada com amostragens realizadas durante o dia e a noite. Especificamente, este estudo objetiva determinar: (i) os padrões da composição de espécies, riqueza e a abundância da assembleia de peixes em dois recifes rochosos em escalas temporais curtas (6 horários por dia) durante um período de 72 horas; (ii) diferenças na composição de espécies e/ou abundância relativa dos membros da assembleia de peixes ao longo do dia.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado em Maio de 2010 em dois locais situados na margem continental da baía da Ilha Grande (23°04' S; 44°01' W), uma região tropical da costa sudeste do Brasil. Os recifes rochosos selecionados para a amostragem têm aproximadamente 10.000 m² cada e são separados por uma praia arenosa com 400 metros de extensão (praia Vermelha). Ambos locais apresentam condições oceanográficas semelhantes quanto à salinidade (aproximadamente 35) e temperatura (27° C), são abrigados da ação das ondas e possuem uma profundidade máxima de 5 metros na interface com o substrato arenoso. A cobertura bêntica é composta principalmente por matrizes de algas epilíticas (MAE), algas frondosas (principalmente *Sargassum* spp) e zoantídeos (principalmente *Palythoa caribaeorum*). O clima é tropical húmido, com temperatura média anual acima de 19°C e precipitação concentrada de Dezembro a Março (IBGE, 1977).

2.2. Programa de amostragem

A amostragem foi realizada durante Maio de 2010, dentro de três dias consecutivos para minimizar tendências temporais em escalas maiores, como meses e estações. Censos visuais foram realizados em áreas rasas de substratos rochosos (2 metros de profundidade) ao longo de transectos de 20 x 2 m (área de superfície total de

40 m²) paralelos à costa. Dois locais foram amostrados diariamente em seis horários fixos: 06h00h, amanhecer; 08:30h, manhã; 14:00h, tarde; 17:30h, anoitecer; 19:30h, início da noite e 21:00h, noite. Os horários de 06:00h e 17:30h compreendem os períodos de transição, nos quais os censos foram feitos durante a condição de luminosidade crepuscular. Três repetições foram realizadas em cada horário por local, totalizando 108 amostras no final dos 3 dias consecutivos (2 locais x 3 dias x 6 horários x 3 repetições). Dois mergulhadores realizaram as amostragens através do mergulho livre nos dois locais simultaneamente. Os mesmos mergulhadores realizaram os censos no mesmo local para remover tendências potenciais de observadores específicos que possam confundir as comparações temporais. Durante os horários crepusculares (06:00 e 17:30h) e noturnos (19:30 e 21:00h) a iluminação foi feita com auxílio de duas lanternas, uma de cabeça portada pelo mergulhador que realizou os censos visuais e outra de mão, utilizada por um mergulhador adicional. Durante o mês de junho de 2010, um total de 12 transectos foram realizados às 14:00h nos mesmos locais em dois dias consecutivos, seguindo a mesma metodologia adotada anteriormente. As amostragens foram realizadas em excelentes condições de visibilidade (> 6 m), durante a maré de quadratura, perto da lua crescente. O horário do nascer do sol durante o período de amostragem foi às 06:25 h e o horário do pôr do sol foi de 17:25 h.

2.3. Análises dos dados

A riqueza de espécies foi calculada através da estimativa de Bootstrap. Este procedimento foi realizado utilizando o programa EstimateS 8.2 (Colwell, 2011). Todas as espécies registradas foram agrupadas em grupos tróficos seguindo estudos prévios na costa brasileira sobre a estrutura da assembleia de peixes recifais (p. ex. FERREIRA *et al.*, 2001, 2004; FLOETER *et al.*, 2007).

Para todas as análises o transecto foi considerado o menor nível de replicação. A análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA; ANDERSON, 2001; MCARDLE & ANDERSON, 2001) foi utilizada para comparar a estrutura da assembleia de peixes, a riqueza de espécies e abundância de espécies selecionadas entre horários (6 níveis, fixos), locais (2 níveis, aleatório) e dia (3 níveis, aleatório). Fatores significativos foram seguidos por testes de comparação par a par da PERMANOVA. Quando um fator no modelo (principal efeito ou interações) não foi significativo, o valor de *P* foi maior que 0,25 e a proporção da variabilidade explicada pelo fator foi menor que 5%, nós removemos o fator da análise e reanalisamos o modelo sem os fatores excluídos seguindo ENGQVIST (2005). O teste de Homogeneidade das Dispersões Multivariadas (PERMDISP, ANDERSON, 2006) foi utilizado para testar se as dispersões multivariadas dentro de cada grupo de horário variaram entre os grupos. A técnica de ordenação análise das Coordenadas Principais (PCO, um análogo paramétrico da ordenação multidimensional) foi utilizada para visualizar os padrões multivariados através do ciclo diário revelado pela PERMANOVA. As espécies responsáveis por diferenças ao longo dos eixos do PCO foram determinadas como aquelas com frequência de ocorrência > 40% em pelo menos um dos seis horários e correlações com os dois primeiros eixos do PCO > 0,4, consideradas por apresentarem uma contribuição significativa para a separação entre os grupos (ANDERSON & WILLIS, 2003). A análise de Percentagem de Similaridade (SIMPER) foi utilizada para comparar a contribuição de espécies características do período noturno (considerando a

assembleia dos dois períodos juntos, dia - 14:00h e noite - 21:00h) com a assembleia somente do dia (14:00h) para os dois locais. Foram utilizadas 12 amostras dos períodos do dia + noite (mês de maio) e 12 amostras somente do dia (mês de junho) para estas comparações.

Diferenças na abundância de espécies diurnas, entre os horários do dia (08:30 e 14:00h) e para espécies noturnas, entre os horários da noite (19:30 e 21:00h), foram investigadas para cada local separadamente, através da comparação par a par da PERMANOVA. Os fatores horário (2 níveis, fixo) e dia (3 níveis, aleatório) foram considerados para estas análises. Os dados de assembleia de peixes, riqueza de espécies e abundância por amostra e de abundância de espécies selecionadas sofreram transformação raiz quadrada previamente às análises. Matrizes de similaridades de Bray-Curtis foram calculadas para o dado multivariado enquanto matrizes de distância Euclidiana foram utilizados para as medidas univariadas. Estas análises foram realizadas com o pacote estatístico PRIMER versão 6 + PERMANOVA (ANDERSON *et al.*, 2008).

3. RESULTADOS

3.1. Composição de espécies

Um total de 2676 indivíduos, constituídos por 43 espécies, de 23 famílias foram registrados em 108 transectos. A riqueza total de espécies observada foi maior durante o período do dia (08:30h e 14:00h, ambos com 31 espécies), tiveram os menores valores durante a noite (19:30h, 16 espécies e 21:00h, 17 espécies) e valores intermediários durante os horários crepusculares (06:00h, 22 espécies; 17:30h, 21 espécies) (Tabela II-1). Estes valores corresponderam entre 75% a 92% da estimativa de Bootstrap para cada horário. Nove espécies foram comuns a todos os horários de amostragem, 18 espécies foram comuns às assembleias dos horários do dia e da noite, enquanto os horários crepusculares também tiveram 18 espécies em comum. Em geral, as famílias mais representativas foram Haemulidae e Carangidae (cinco espécies), seguida por Serranidae (quatro espécies) e Tetraodontidae (3 espécies). Durante o dia as famílias mais abundantes foram Haemulidae (58,9%), Pomacentridae (17,8%), Labrisomidae (5,1%) e Serranidae (4,2%); durante os horários da noite foram Sciaenidae (42,5%), Haemulidae (14,3%), Chaetodontidae (13,3%) e Pempheridae (12,4%); durante o amanhecer foram Haemulidae (49,0%), Pomacentridae (9,9%), Sciaenidae (9,9%) e Chaetodontidae (8,8%); e durante o anoitecer foram Haemulidae (56,2%), Sciaenidae (13,8%), Chaetodontidae (9,8%) e Pomacentridae (5,8%).

A assembleia de peixes durante o dia teve *Haemulon steindachneri* como a espécie mais abundante, seguido por *Abudefduf saxatilis*, *Malacoctenus delalandii*, *Haemulon aurolineatum*, *Diplodus argenteus*, *Mycteroperca acutirostris* e *Chaetodon striatus*. Por outro lado, durante a noite, as espécies mais abundantes foram *Pareques acuminatus*, seguida por *C. striatus* e *Pempheris schomburgkii*. Nos horários de transição *H. steindachneri*, *P. acuminatus*, *C. striatus* e *M. acutirostris* foram abundantes às 06:00h enquanto *H. steindachneri*, *P. acuminatus* e *C. striatus* foram

abundantes às 17:30h. Estas espécies tiveram mais que 50% de frequência de ocorrência em cada local.

Numericamente, os predadores de invertebrados vágeis foram preponderantes durante os horários do dia (principalmente representados por cardumes de *H. steindachneri*), durante a noite (principalmente representados por *P. acuminatus*) e durante os horários crepusculares (representados por *P. acuminatus* e *H. steindachneri*) (Figura II-1). Onívoros (principalmente representados por *A. saxatilis*), herbívoros raspadores (principalmente representados por *S. frondosum*) e herbívoros territorialistas (representado apenas por *Stegastes fuscus*) ocorreram principalmente no amanhecer e durante os horários do dia. Predadores de invertebrados sésseis (representado apenas por *C. striatus*) e carnívoros (principalmente representados por *M. acutirostris*) foram observados durante todos horários, porém tiveram abundância relativa um pouco maior durante os horários da noite. O grupo trófico dos Planctívoros (representado apenas por *P. schomburgkii*) foi observado quase exclusivamente durante a noite (Figura II-1).

Tabela II-1. Média da abundância \pm erro padrão (indivíduos por 40m⁻²) e frequência de ocorrência (F) de cada horário de amostragem nos dois recifes rochosos estudados.

Espécies/Horários	Local 1							Local 2						
	06:00	08:30	14:00	17:30	19:30	21:00	F(%)	06:00	08:30	14:00	17:30	19:30	21:00	F(%)
<i>Haemulon steindachneri</i>	2,89 \pm 2,17	42,12 \pm 10	31,67 \pm 7,02	10,34 \pm 3,78	0,56 \pm 0,34		61,12	9 \pm 2,4	13,34 \pm 4,46	28,34 \pm 4,97	1,67 \pm 0,69	0,67 \pm 0,34	0,12 \pm 0,12	64,82
<i>Pareques acuminatus</i>	1,78 \pm 0,6			1,23 \pm 0,76	1,67 \pm 0,53	1,56 \pm 0,65	40,75	1,34 \pm 0,29	0,89 \pm 0,27	0,56 \pm 0,38	2,23 \pm 0,6	2,67 \pm 0,38	3,12 \pm 0,54	79,63
<i>Mycteroperca acutirostris</i>	1,45 \pm 0,48	1,78 \pm 0,5	0,56 \pm 0,25	0,34 \pm 0,24		0,12 \pm 0,12	38,89	0,45 \pm 0,25	3,12 \pm 0,7	1,89 \pm 0,46	0,45 \pm 0,25	0,34 \pm 0,24	0,56 \pm 0,18	57,41
<i>Chaetodon striatus</i>	0,89 \pm 0,46	1,34 \pm 0,34	1,56 \pm 0,3	1,23 \pm 0,33	0,23 \pm 0,15	0,56 \pm 0,38	55,56	1,67 \pm 0,34	2,67 \pm 0,61	1,45 \pm 0,42	1,23 \pm 0,37	1 \pm 0,24	1,23 \pm 0,28	79,63
<i>Abudefduf saxatilis</i>	0,67 \pm 0,48	15,34 \pm 3,66	4 \pm 1,96	0,56 \pm 0,18			44,45	1,12 \pm 0,49	7,45 \pm 3,11	8,34 \pm 3,23				38,89
<i>Haemulon aurolineatum</i>	0,67 \pm 0,29	0,34 \pm 0,24	1,89 \pm 1,77	0,56 \pm 0,25	0,12 \pm 0,12	0,34 \pm 0,17	29,63	0,23 \pm 0,15	6,34 \pm 5,72	1,23 \pm 0,28	0,23 \pm 0,23	0,23 \pm 0,23	0,12 \pm 0,12	35,19
<i>Stegastes fuscus</i>	0,56 \pm 0,45	1,67 \pm 0,73	0,78 \pm 0,53	0,67 \pm 0,45	0,12 \pm 0,12		22,23	0,56 \pm 0,18	1 \pm 0,29	0,89 \pm 0,36	0,23 \pm 0,15			33,34
<i>Anisotremus virginicus</i>	0,56 \pm 0,25	1,34 \pm 0,38	1,12 \pm 0,36	0,34 \pm 0,17	0,12 \pm 0,12	0,45 \pm 0,18	44,45	0,12 \pm 0,12	0,56 \pm 0,3	0,34 \pm 0,24	0,23 \pm 0,15	0,12 \pm 0,12	0,23 \pm 0,15	20,38
<i>Sphoeroides greeleyi</i>	0,56 \pm 0,18	0,67 \pm 0,29	0,45 \pm 0,18	0,23 \pm 0,15	0,12 \pm 0,12		29,63	0,45 \pm 0,18	0,34 \pm 0,17	0,12 \pm 0,12	0,56 \pm 0,56	0,23 \pm 0,15	0,56 \pm 0,56	22,23
<i>Pempheris schomburgkii</i>	0,45 \pm 0,3			0,23 \pm 0,23	1,12 \pm 0,59	1,56 \pm 0,81	18,52		0,12 \pm 0,12		0,12 \pm 0,12		0,12 \pm 0,12	5,56
<i>Sparisoma frondosum</i>	0,34 \pm 0,34	1,67 \pm 0,53	0,56 \pm 0,38						0,44 \pm 0,44	0,23 \pm 0,23				
<i>Diplodus argenteus</i>	0,23 \pm 0,23	3,78 \pm 1,52	1 \pm 1	0,12 \pm 0,12		0,12 \pm 0,12	18,52	0,56 \pm 0,56	1,67 \pm 0,69	2,89 \pm 1,05				24,08
<i>Malacoctenus delalandii</i>	0,23 \pm 0,23	3,12 \pm 0,89	1,12 \pm 0,36	0,23 \pm 0,15	0,23 \pm 0,15		35,19	0,67 \pm 0,24	2,78 \pm 0,8	4 \pm 0,85	0,12 \pm 0,12		0,23 \pm 0,15	44,45
<i>Anisotremus surinamensis</i>	0,12 \pm 0,12	0,45 \pm 0,25	0,12 \pm 0,12	0,12 \pm 0,12			11,12	0,45 \pm 0,25	0,34 \pm 0,17	0,56 \pm 0,3	0,45 \pm 0,25	0,12 \pm 0,12		24,08
<i>Orthopristis ruber</i>	0,12 \pm 0,12						1,86	0,12 \pm 0,12		0,23 \pm 0,15	0,12 \pm 0,12	0,12 \pm 0,12		9,26
<i>Pseudupeneus maculatus</i>	0,12 \pm 0,12		0,12 \pm 0,12	0,23 \pm 0,15		0,12 \pm 0,12	9,26		0,34 \pm 0,17	0,34 \pm 0,17				11,12
<i>Serranus flaviventris</i>	0,12 \pm 0,12	0,12 \pm 0,12	0,45 \pm 0,18	0,12 \pm 0,12			12,97		0,45 \pm 0,25	0,12 \pm 0,12				7,41
<i>Acanthurus coeruleus</i>		1 \pm 0,67					3,71							
<i>Acanthurus chirurgus</i>		0,23 \pm 0,15					3,71	0,12 \pm 0,12	0,12 \pm 0,12	0,34 \pm 0,34				5,56
<i>Caranx latus</i>										0,12 \pm 0,12				1,86
<i>Chilomycterus spinosus spinosus</i>									0,12 \pm 0,12	0,12 \pm 0,12			0,23 \pm 0,15	7,41
<i>Dactylopterus volitans</i>											0,12 \pm 0,12			1,86
<i>Epinephelus marginatus</i>		0,12 \pm 0,12					1,86							

Espécies/Horários	Local 1							Local 2						
	06:00	08:30	14:00	17:30	19:30	21:00	F(%)	06:00	08:30	14:00	17:30	19:30	21:00	F(%)
<i>Eucinostomus</i> sp.									0,12±0,12					1,86
<i>Gymnothorax ocellatus</i>						0,12±0,12	1,86				0,12±0,12			1,86
<i>Halichoeres poeyi</i>			0,23±0,15				3,71							
<i>Hippocampus reidi</i>			0,12±0,12				1,86							
<i>Holocentrus adscensionis</i>					0,12±0,12		1,86	0,12±0,12	0,23±0,15	0,23±0,15			0,12±0,12	11,12
<i>Kyphosus</i> spp,		0,12±0,12					1,86							
<i>Labrisomus nuchipinnis</i>								0,34±0,17	0,12±0,12	0,23±0,15	0,23±0,23			12,97
<i>Mugil</i> spp,		0,12±0,12					1,86							
<i>Mycteroperca bonaci</i>		0,12±0,12	0,12±0,12				3,71	0,45±0,25	0,23±0,23				0,12±0,12	9,26
<i>Narcine brasiliensis</i>												0,12±0,12		1,86
<i>Odontoscion dentex</i>					0,12±0,12	0,12±0,12	3,71					0,12±0,12	0,23±0,15	5,56
<i>Oligoplites</i> spp										0,34±0,17				5,56
<i>Sparisoma chrysopteron</i>								0,12±0,12						1,86
<i>Sphoeroides spengleri</i>			0,12±0,12				1,86		0,78±0,23	0,56±0,25				18,52
<i>Sphoeroides testudineus</i>								0,23±0,23		0,12±0,12				3,71
<i>Stephanolepis hispidus</i>		0,23±0,15		0,12±0,12	0,12±0,12	0,12±0,12	9,26	0,12±0,12	0,12±0,12	0,34±0,17	0,12±0,12	0,12±0,12	0,12±0,12	14,82
<i>Trachinotus carolinus</i>									0,23±0,23					1,86
<i>Trachinotus falcatus</i>									0,23±0,23	0,23±0,23				3,71
<i>Trachinotus goodei</i>										0,12±0,12				1,86

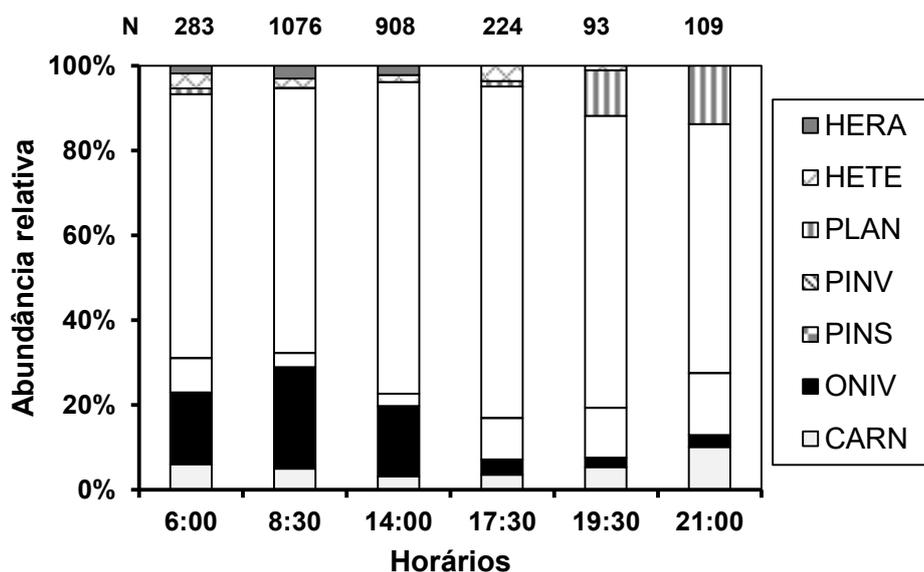


Figura II-1. Proporção relativa no número de indivíduos das categorias tróficas para os dois recifes rochosos estudados. HERA – Herbívoros raspadores; HETE – Herbívoros territorialistas; PLAN – Planctívoros; PINV – Predadores de invertebrados vágeis; PINS – Predadores de invertebrados sésseis; CARN – Carnívoros; ONIV – Onívoros. N = número total de indivíduos observados em cada horário.

3.2. Variação da assembleia de peixes com relação ao ciclo diário

A PERMANOVA foi utilizada para avaliar as diferenças na estrutura da assembleia de peixes entre os horários (fator fixo), os dias e locais (fatores aleatórios). O fator dia e suas interações não foram significativos e apresentaram proporção da variabilidade explicada negativa, assim as análises foram refeitas sem o dia. A estrutura da assembleia de peixes variou entre os horários e locais, no entanto a interação entre os fatores ‘horário’ e o ‘local’ foi significativa (Tabela II-2). Assim, comparações múltiplas par a par da PERMANOVA foram utilizadas para comparar os horários dentro de cada local para o termo horário x locais. Em ambos os locais, as assembleias de peixes variaram fortemente entre o dia (08:30 e 14:00h), a noite (19:30 e 21:00h) e os horários crepusculares (06:00 e 17:30h) ($p < 0,05$) (Tabela II-3). Entretanto, no local 1, as assembleias de peixes foram diferentes entre os seguintes horários: 08:30 x 14:00h; 17:30 x 19:30; e 17:30 x 21:00, enquanto tais diferenças não foram detectadas no local 2.

Tabela II-2. Análise multivariada permutacional da variância (PERMANOVA) baseada na matriz de dissimilaridade de Bray–Curtis para a assembleia de peixes recifais nos recifes rochosos estudados.

Fonte de variação	G.L.	SQ	MQ	Pseudo-F	P(perm)
Horário	5	87836	17567	4.5957	0.013
Local	1	9229.7	9229.7	5.2509	0.001
Ho*Lo	5	19113	3822.5	2.1747	0.001
Resíduos	96	1.69E+05	1757.8		
Total	107	2.85E+05			

Tabela II-3. Resultados das comparações par a par (PERMANOVA) da estrutura da assembleia de peixes entre os horários, realizadas para cada local separadamente.

	Horário	06:00		08:30		14:00		17:30		19:30		21:00	
		L.1	L.2										
Amanhecer	06:00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Manhã	08:30	***	***	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Tarde	14:00	***	***	*	ns	-	-	-	-	-	-	-	-
Anoitecer	17:30	ns	ns	***	***	***	***	-	-	-	-	-	-
Início da noite	19:30	*	***	***	***	***	***	***	ns	-	-	-	-
Noite	21:00	*	***	***	***	***	***	***	ns	ns	ns	-	-

L.1 = local 1 e L.2 = local 2; (*=p<0.05; **=p<0.01, ***p<0.001).

A análise de coordenadas principais (PCO) da estrutura da assembleia de peixes demonstrou uma separação clara entre as assembleias diurnas (08:30 e 14:00h) e noturnas (19:30 e 21:00h) enquanto os horários crepusculares (06:00 e 17:30h) não apresentaram um agrupamento claro (Figura II-2). A variabilidade multivariada da assembleia foi significativamente diferente entre os horários do local 1 (PERMDISP, $F_{5,48} = 9,78$, $p(\text{perm}) = 0,001$) mas não no local 2 (PERMDISP, $F_{5,48} = 2,13$, $p(\text{perm}) = 0,16$). Comparações *a posteriori* indicaram uma maior dispersão nas assembleias dos horários crepusculares e noturnos do que nos horários do dia (PERMDISP, 06:00h = $49,9 \pm 2,4$; 08:30h = $26,1 \pm 1,8$; 14h = $30,2 \pm 2,9$; 17:30h = $41,8 \pm 3,8$; 19:30h = $47,3 \pm 4,8$; 21h = $50,4 \pm 3,8$) [Média \pm EP]. Apesar de nenhuma diferença na dispersão ter sido detectada para o local 2, comparações par a par indicaram uma maior dispersão no anoitecer do que durante os dois horários do dia (PERMDISP, 17:30h = $40,7 \pm 3,8$; 14h = $26,6 \pm 1,9$).

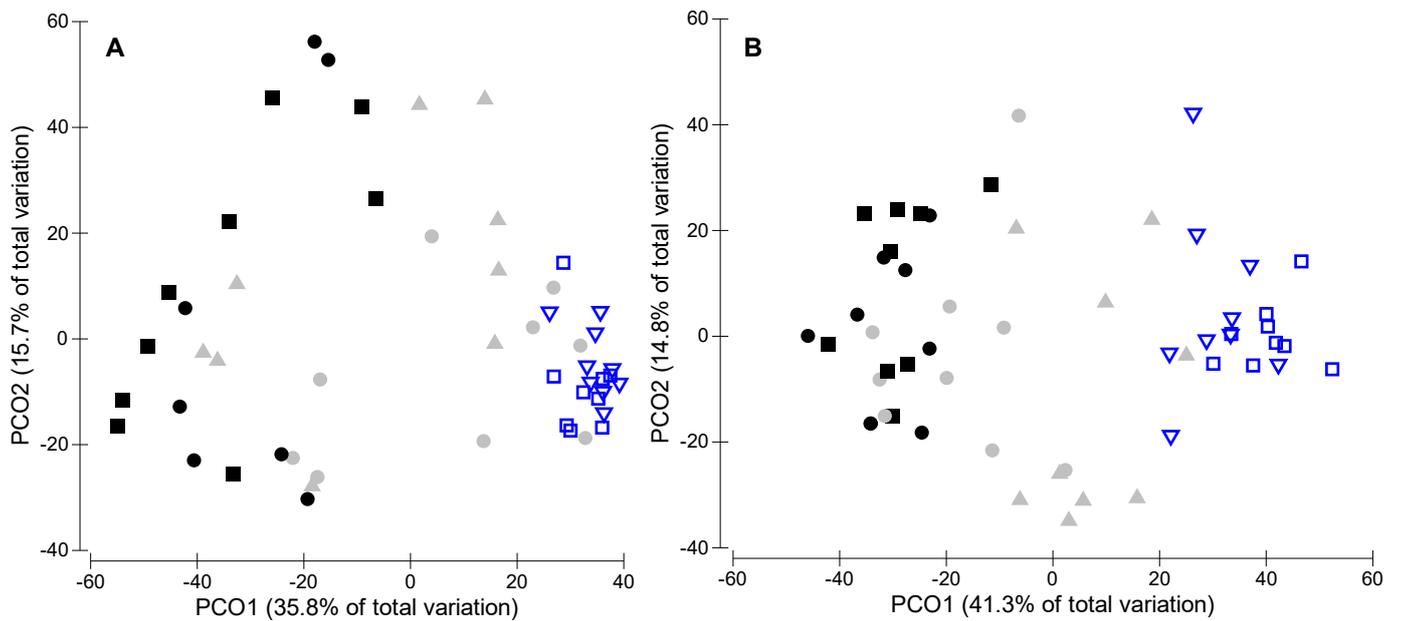


Figura II-2. Ordenações da análise de Coordenadas Principais (PCO) da assembleia de peixes do (A) local 1 e (B) local 2 demonstrando a variação através do ciclo diário. Símbolos representam os horários de amostragem: Triângulo cinza – 06:00h; triângulo invertido azul – 08:30h; quadrado azul – 14:00h; círculo cinza – 17:30h; círculo preto – 19:30h; quadrado azul – 21:00h.

As espécies responsáveis por mudanças na estrutura da assembleia de peixes foram *P. acuminatus*, *P. schomburgkii* que foram negativamente correlacionados com o eixo 1, indicando que foram claramente associados os horários do período noturno (Tabela II-4). *Malacoctenus delalandii*, *H. steindachneri*, *A. saxatilis*, *M. acutirostris*, *D. argenteus*, e *S. fuscus* foram positivamente associados com o eixo 1, indicando que foram associados com os horários do período diurno. O eixo 2 foi representado por espécies que tiveram correlação ou positiva ou negativa com o eixo 1, tais como *M. acutirostris*, *H. aurolineatum*, *P. acuminatus*, *P. schomburgkii*, o que indica que estas espécies foram associadas com os horários crepusculares (Tabela II-4).

Tabela II-4. Espécies de peixes com correlações significativas com os dois primeiros eixos (PCO1 ou PCO2) da análise de coordenadas principais (PCO) da figura II-2. Espécies com correlações negativas com PCO1 são associadas com as amostras da esquerda do diagrama do PCO e as espécies com correlações positivas com as amostras da direita.

Espécies	Local 1		Local 2	
	PCO1	PCO2	PCO1	PCO2
<i>Pareques acuminatus</i>	-0.71	-0.40	-0.72	
<i>Pempheris schomburgkii</i>	-0.32	0.43		
<i>Haemulon steindachneri</i>	0.79	-0.34	0.77	-0.42
<i>Abudefduf saxatilis</i>	0.65		0.74	
<i>Chaetodon striatus</i>	0.61			
<i>Malacoctenus delalandii</i>	0.60		0.78	
<i>Mycteroperca acutirostris</i>	0.50		0.66	0.48
<i>Diplodus argenteus</i>			0.63	
<i>Stegastes fuscus</i>			0.52	
<i>Haemulon aurolineatum</i>			0.40	0.45

3.3. Variação na contribuição de espécies noturnas

A contribuição para a similaridade das espécies características do período noturno, observadas durante o dia (14:00h) e noite (19:30h) durante o mês de maio, foram comparadas com as contribuições em amostragens realizadas apenas às 14:00h, durante o mês de junho, a fim de detectar qualquer potencial mudança na participação destas espécies para a similaridade de cada local. *Pareques acuminatus* não contribuiu para a similaridade da assembleia do local 1, quando apenas amostragens durante o dia foram consideradas, entretanto foi a segunda espécie com maior percentagem de contribuição (16,20%) para a similaridade quando amostras realizadas durante o dia e noite foram consideradas. No local 2, *P. acuminatus* apresentou uma percentagem de contribuição de 8,5% em observações realizadas somente durante o dia, enquanto foi a segunda espécie com maior percentagem de contribuição (20,1%) quando amostras do dia e noite foram consideradas. *Pempheris schomburgkii* não contribuiu para a similaridade da assembleia do local 1 durante amostragens diurnas, enquanto foi a sexta espécie com maior percentagem de contribuição (7,3%) considerando amostragens durante o dia e noite. No local 2, *P. schomburgkii* foi raramente observada.

3.4. Riqueza de espécies e abundância

A PERMANOVA realizada para a riqueza de espécies e abundância de peixes apresentou diferenças significativas para o fator horário, assim como para a interação entre horário e local, enquanto diferenças entre os locais ocorreram apenas para a riqueza de espécies (Tabela II-5). Entretanto, a média dos quadrados para o “horário”

foi maior do que aquelas para as respectivas interações e para o “local”, no caso da riqueza de espécies. Os fatores dia (para riqueza e abundância) e local (para abundância) foram removidos das análises por não serem significativos e apresentarem a proporção da explicação da variabilidade negativa. A média do número de espécies por 40m² variou fortemente, atingindo os menores valores durante os horários da noite (19:30h e 21:00h), e os maiores valores durante a manhã (08:30h) para o local 1 ou com maiores valores no horário da manhã e tarde, para o local 2 (08:30h e 14:00h). Durante o amanhecer (06:00h), o número de espécies foi similar aquele encontrado no anoitecer para o local 1 (17:30h) e foi maior do que anoitecer para o local 2 (Figura II-3).

A média da abundância teve os maiores valores durante os horários da manhã e os menores valores durante a noite e nos horários crepusculares (Figura II-3). Diferenças na abundância entre a manhã e tarde foram observadas somente no local 1, enquanto no local 2, manhã e tarde não foram diferentes. Não foram observadas diferenças significativas entre o amanhecer e o anoitecer para o local 1, enquanto a abundância foi maior às 06:00h do que às 17:30h no local 2. No local 1, as menores abundâncias foram observadas às 19:30h, enquanto no local 2, foi menor durante o anoitecer e durante os horários da noite.

Tabela II-5. Análise multivariada permutacional da variância (PERMANOVA) baseada na distância Euclidiana para a riqueza de espécies e a abundância de peixes recifais nos recifes rochosos estudados.

<i>Riqueza de espécies</i>					
Fonte de variação	G.L	SQ	MQ	Pseudo-F	P(perm)
Horário	5	16.787	3.3574	24.804	0.005
Local	1	1.3443	1.3443	15.168	0.001
Ho*Lo	5	0.67679	0.13536	1.5273	0.175
Resíduos	96	8.5079	8.86E-02		
Total	107	27.316			
<i>Densidade</i>					
Fonte de variação	G.L	SQ	MQ	Pseudo-F	P(perm)
Horário	5	490.49	98.098	17.66	0.011
Ho*Lo	5	27.775	5.5549	4.3097	0.003
Resíduos	97	125.03	1.2889		
Total	107	643.29			

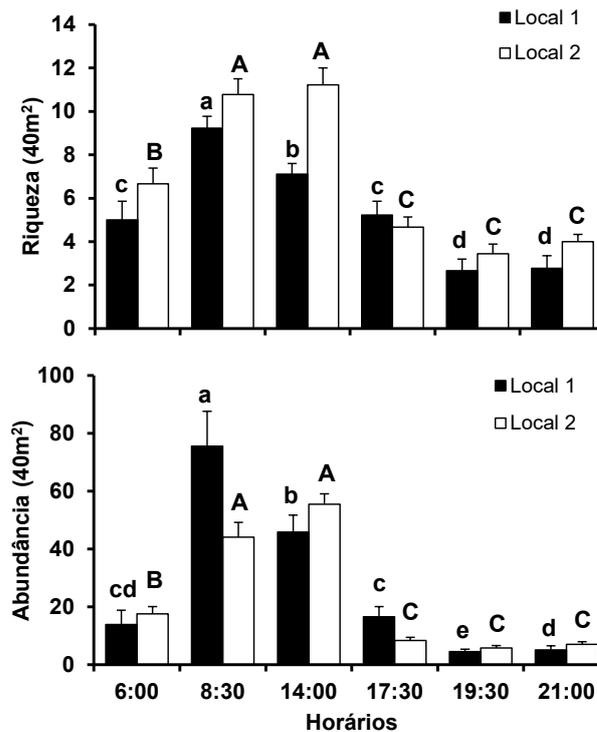


Figura II-3. Média da riqueza de espécies e abundância (indivíduos por 40 m² ± EP) durante o ciclo diário. Letras minúsculas e maiúsculas indicam as diferenças significativas segundo PERMANOVA para o local 1 e local 2, respectivamente.

3.5. Variação diurna para espécies selecionadas

A média da abundância das espécies comuns que tiveram elevada correlação com o eixo do PCO (frequência de ocorrência > 0,3 e correlações > 0,4) apresentaram o padrão comum de aumento na abundância de espécies diurnas a partir de 06:00h, atingindo um máximo às 08:30 ou 14:00h, com um decréscimo às 17:30h (Figura II-4). As únicas diferenças significativas entre as amostragens da manhã e da tarde foram observadas para *A. saxatilis* ($t = 1,15$, $p_{perm} = 0,008$) e *M. acutirostris* no local 1 ($t = 2,4$; $p_{perm} = 0,02$), que decresceram em abundância da manhã para a tarde, e para *H. steindachneri* ($t = 2,3$; $p_{perm} = 0,03$) no local 2, que teve padrão inverso. *Chaetodon striatus* e em menor escala *M. acutirostris* ainda foram observados durante a noite, porém em menores abundâncias. *Pareques acuminatus*, a espécie mais característica dos horários da noite, foi observada, desde o anoitecer, durante dos horários da noite até o amanhecer, enquanto *P. schomburgkii*, que foi raramente observada no local 2, não apresentou diferenças significativas entre os horários crepusculares e os horários da noite (Figura II-4).

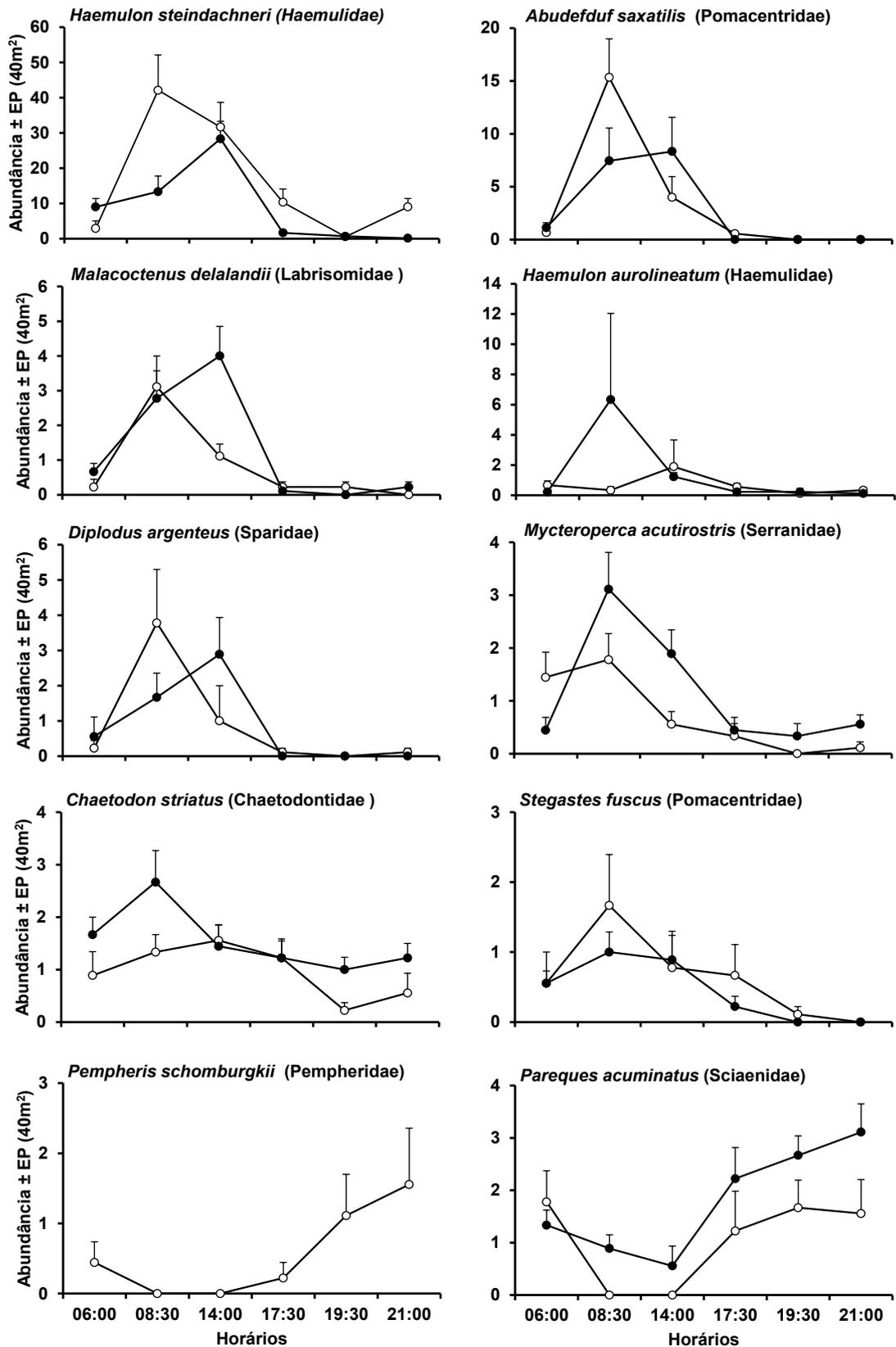


Figura II-4. Mudanças na média da abundância de espécies de peixes selecionadas com o ciclo diário em dois recifes rochosos do Sudeste do Brasil. Local 1 (círculos brancos) e local 2 (círculos pretos).

4. DISCUSSÃO

A assembleia de peixes variou consistentemente entre os períodos diurno (08:30 e 14:00h), noturno (19:30 e 21:00h) e crepuscular (06:00 e 17:30) para as medidas de composição da assembleia, riqueza de espécies e abundância. Distintas assembleias foram observadas entre os horários diurnos e noturnos, definidas devido a uma grande variação não apenas na composição, como também em termos de riqueza de espécies e abundância. Durante a noite, as famílias Sciaenidae (representado por *Pareques acuminatus*) e Pempheridae (*Pempheris schomburgkii*) tomam lugar, por exemplo, dos Haemulidae (*Haemulon steindachneri*), Pomacentridae (*Abudefduf saxatilis*), Chaetodontidae (*Chaetodon striatus*) e Labrisomidae (*Malacoctenus delalandii*) abundantes durante o dia no recife. Os horários crepusculares tiveram composição semelhante entre si, sendo caracterizado tanto por espécies dos horários do dia (*H. steindachneri*, *M. acutirostris*) quanto da noite (*P. acuminatus*), refletindo esse período de transição. Essa mistura de espécies esteve associada com a maior variação da estrutura da assembleia dos horários crepusculares, em comparação aos horários diurnos que variaram menos.

Mudanças na composição das assembleias de peixes em escalas curtas têm sido principalmente atribuídas a variações no comportamento alimentar (PIET & GURUGE, 1997; ANNESE & KINGSFORD, 2005) e a estratégias para evitar a predação (WOLTER & FREYHOF, 2004; HAMMERSCHLAG *et al.*, 2010), associadas às variações de luminosidade ao longo do dia (HOBSON, 1972; MCFARLAND *et al.*, 1979; RICKEL & GENIN, 2005). A média da riqueza de espécies e a abundância foram maiores durante os horários do dia, sofreram uma drástica redução durante a noite, e apresentaram valores intermediários durante os horários crepusculares. Apenas 21% do total de espécies registradas foram comuns a todos os horários, sendo que a maioria foi pouco abundante em pelo menos um horário. Durante a noite, em média a riqueza foi até 3,5 x menor do que durante o horário da manhã, enquanto a abundância sofreu uma redução de até 16x entre estes horários. A redução no número de espécies e indivíduos durante a noite comparados com o dia foi também documentada em outros estudos na literatura (SANTOS *et al.*, 2002; AZZURRO *et al.*, 2007; CARPENTIERI *et al.*, 2005). Entretanto, neste estudo apenas duas espécies foram consideradas abundantes no período noturno (*P. acuminatus* e *P. schomburgkii*), o que pode ser considerado abaixo do esperado para assembleias de peixes de regiões tropicais.

O total de 42 espécies registradas é inferior ao de estudos prévios em recifes rochosos próximos, na baía da Ilha Grande (57 espécies, observados por Teixeira *et al.* 2012), o que pode ser em parte devido ao período de amostragem reduzido desde estudo, concentrado em três dias consecutivos. Dez espécies foram consideradas as mais responsáveis pela discriminação entre os grupos de horários e destas, apenas duas foram características do período noturno (*P. acuminatus* e *P. schomburgkii*), o que pode ser considerado abaixo do esperado para assembleias de peixes de regiões tropicais. Levantamentos anteriores de peixes recifais na baía da Ilha Grande realizados por FERREIRA *et al.* (2007), apesar de ter tido ênfase na ictiofauna diurna, registraram espécies da família Apogonidae (p. ex. *Apogon americanos*, *Phaeoptyx pigmentaria* e *Astrapogon puncticulatus*), conhecida por reunir espécies de atividade noturna, sugerindo que o número de espécies dominantes do período noturno pode ser bem maior em outras áreas da baía. A localização no continente, onde se espera que os efeitos

antrópicos exerçam maiores influências sobre a diversidade local, pode ser um fator associado à presença de apenas duas espécies características do período noturno neste estudo.

A atividade diária de espécies de peixes é atribuída a abundância de presas e disponibilidade de abrigo (HOBSON, 1972; GLADFELTER, 1979). A atividade noturna do planctívoro *P. schomburgkii* (Pempheridae) pode estar relacionada à variação diária do zooplâncton. Isto foi indicado ANNESE & KINGSFORD (2005) que avaliando o comportamento diário de Pempheridae registraram que anfípodos, a principal presa de indivíduos adultos, foram apenas disponíveis durante a noite e concentrados em áreas rasas, enquanto larvas de decapoda, principal item de indivíduos menores, foram abundantes durante o dia e a noite. Padrões temporais de curta escala de espécies de peixes também são influenciados pela susceptibilidade de suas presas. Além da abundância de presas, sua maior susceptibilidade à predação é uma característica que pode estar relacionada à atividade diária de seus predadores. Neste estudo, *M. acutirostris* (Serranidae) apresentou maior atividade durante a manhã e em menor escala no período crepuscular, padrão consistente para os três dias consecutivos no local 1. Este padrão de atividade está de acordo com o reportado por GIBRAN (2007), que observou que esta espécie captura pequenos peixes em cardume, larva de peixes e crustáceos misidáceos durante o período crepuscular e durante a manhã. MASUDA *et al.* (2012) sugeriram que a atividade crepuscular da garoupa *Epinephelus akaara* (Serranidae) é uma adaptação à alimentação tanto de pequenos peixes, que mudam entre a atividade diurna e descanso noturno, quanto de crustáceos noturnos, que apresentam um padrão de atividade oposto. O período de baixa luminosidade durante as primeiras horas da manhã facilita a ação dos predadores, o que aliado aos movimentos de saída e/ou entrada em tocas de presas, podem contribuir para a variação observada na ocorrência do *M. acutirostris*.

O padrão de luminosidade ao longo do dia também pode afetar a distribuição de espécies de peixes através do efeito da luz na qualidade nutricional do alimento, o que pode ser pelo menos parcialmente relacionado à atividade diurna dos peixes herbívoros. A *diel feeding hypotheses* prediz que espécies podem otimizar o ganho energético alimentando-se em horários do dia em que a qualidade nutricional atinge as maiores taxas (TABORSKY & LIMBERGER, 1980). O padrão de distribuição temporal no valor nutricional de algas pode afetar as os padrões de alimentação de espécies de peixes herbívoros e assim, afetar suas abundâncias ao longo do dia no recife. ZEMKE *et al.* (2002) observaram que o padrão de aumento do valor nutricional de algas, atingindo o máximo durante o meio dia e permanecendo relativamente constante durante a tarde, foi correlacionada com o padrão diário de forrageamento de muitas espécies de peixes herbívoros marinhos. A maior abundância e riqueza de espécies durante o dia também pode ser relacionada à potencialmente um maior número de espécies de peixes utilizarem a visão para localizar alimento, encontrar parceiros e evitar predadores, enquanto um menor número de espécies possuem as adaptações necessárias à exploração do período noturno.

Diferenças no tamanho do corpo, e/ou fisiológicas (habilidade visual) e restrições ecológicas são fatores que afetam os movimentos e comportamentos de peixes noturnos. Um estudo de BOHLKE & CHAPLIN (1968) *apud* MYRBERG & FUIMAN (2002) demonstrou que espécies noturnas (membros das famílias Apogonidae, Priacanthidae, Holocentridae e Pempheridae) possuem olhos com diâmetros de 30 a 110% maiores do que espécies diurnas (famílias Chaetodontidae,

Pomacentridae, Labridae, Scaridae, Acanthuridae, Balistidae, Ostraciidae, e Tetraodontidae). Olhos maiores aumentam a habilidade de detectar pontos de luminosidade quando níveis de luz estão baixos, assim como durante a noite, em tocas ou em maiores profundidades. Também fornece maior número de fotorreceptores, o que aumenta a resolução espacial, provavelmente importante para planctívoros noturnos que possivelmente criam um contraste do zooplâncton com o fundo permitindo detectá-los (MYRBERG & FUIMAN, 2002). A visão dos peixes diurnos é provavelmente limitada pela luz no horário crepuscular. PANKHURST (1989) demonstrou que peixes noturnos e crepusculares são melhores equipados para visão escotópica (habilidade de utilizar a visão em níveis baixos de luz) do que os peixes diurnos. Entretanto, espécies noturnas podem usar outros sistemas sensoriais no escuro, através de especializações auditivas (associações da bexiga natatória com o ouvido interno) ou na linha lateral. Por exemplo, *Pareques acuminatus* (Scieanidae), a espécie mais característica do período noturno neste estudo, é considerado um especialista auditivo, demonstrando sensibilidade a faixas de alta frequência (>2,000 Hz) (TAVOLGA & WODINSKY, 1963). Essa elevada sensibilidade é particularmente importante para detecção da presa, uma vez que invertebrados produzem sons específicos que podem ser distinguidos por peixes.

Variações ocorrendo na escala dos locais (i.e. metros) significativamente contribuíram para a variabilidade entre as assembleias dos dois locais. Por exemplo, *P. schomburgkii*, abundante principalmente durante a noite no local 1 ($1,12 \pm 0,59$ indivíduos por 40m^2), foi pouco observada no local 2 ($0,12 \pm 0,12$ indivíduos por 40m^2). Essa variabilidade vai além dos propósitos deste estudo, mas pode estar relacionada principalmente a variações na abundância e tamanho de refúgios entre os locais. ANNESE & KINGSFORD, 2005 observaram que membros da família Pempheridae demonstraram uma elevada fidelidade ao local de abrigo, os quais retornaram ao mesmo abrigo por 7 semanas, enquanto outros indivíduos moveram-se para abrigos próximos (< 20m de distância). Espécies com elevado grau de especificidade a determinado abrigo podem ser altamente sensíveis a variações na complexidade do habitat, o que explicaria o caso dos dois locais deste estudo apresentarem diferenças marcantes na abundância desta espécie.

O uso de amostragens noturnas em ambientes recifais tem sido apontado como uma técnica viável para ampliar o conhecimento da estrutura de assembleias de peixes. Assim como reportado por (AZZURRO *et al.*, 2007), as lanternas utilizadas neste estudo foram adequadas para explorar visualmente o transecto e os peixes foram facilmente reconhecidos durante os levantamentos noturnos. O uso de uma largura do transecto (2 m) restrita permite uma boa visualização do transecto e a contagem dos peixes foi facilitada pela baixa abundância durante a noite e boas condições de visibilidade. A reação de algumas espécies a luz pode superestimar sua abundância, porém a natação contínua ao longo do transecto minimiza este problema.

Apesar da maior abundância de espécies diurnas do que noturnas, poucos indivíduos de espécies características do dia foram observados em abrigos durante a noite. Isto obviamente pode estar associado aos inúmeros abrigos fora da área do transecto que não foram vistoriados ou, como reportado por EBELING & BRAY (1976), a espécie que se desloca para áreas adjacentes de substrato arenoso ou realizam técnicas mais drásticas, como enterrar-se na areia no período noturno. Uma exceção foi *Chaetodon striatus*, que apesar de ser conhecida por seu hábito diurno, foi abundante nos censos noturnos deste estudo. Esta espécie tem um amplo período de atividade diário (cerca de 11h30min), entretanto encerra sua atividade alimentar pouco antes do anoitecer (BONALDO *et al.*, 2005). A maioria dos indivíduos de *C. striatus*

observados durante a noite estava fora de tocas, porém não exercendo qualquer comportamento alimentar evidente, ou grandes deslocamentos.

Embora em uma escala espacial reduzida, este estudo indica o quanto espécies noturnas podem ser subestimadas, já que estudos de assembleias de peixes recifais geralmente adotam apenas amostragens durante o dia. As espécies noturnas *P. acuminatus* e *P. schomburgkii* seriam consideradas pouco abundantes ou ausentes caso apenas censos diurnos tivessem sido realizados, enquanto foram as mais comuns durante a noite e, mesmo considerando a assembleia dos dois períodos (dia + noite), estiveram entre as espécies com maior percentagem de contribuição para a similaridade dos locais. A subestimativa de espécies muito abundantes pode acarretar fortes tendências na avaliação da estrutura da assembleia, bem como na estrutura trófica, como seria para o grupo trófico dos planctívoros neste estudo, caso censos noturnos não tivessem sido empregados. O padrão geral de baixa densidade de planctívoros em recifes próximos à costa, por exemplo, pode ser confundido pela falta de amostragens noturnas. O papel que os peixes noturnos podem desempenhar para a dinâmica trófica de comunidades de recifes rochosos ainda é desconhecido. A falta de estudos de assembleia de peixes noturnos cria uma lacuna no conhecimento de aspectos importantes como influência do habitat para a distribuição das espécies bem como os efeitos de impactos como pesca e poluição na assembleia de peixes noturnos.

Este estudo não indicou tendências sistemáticas na avaliação das assembleias de peixes de recifes rochosos amostradas nos mesmos locais em diferentes horários do período diurno (08:30 e 14:00h), e assim concorda com estudos prévios (THOMPSON & MAPSTONE, 2002; WILLIS *et al.*, 2006). A estrutura da assembleia de peixes não diferiu entre os horários da manhã e da tarde, e embora diferenças tenham sido detectadas nas análises univariadas, estas foram dependentes do local. A riqueza de espécies e a abundância foram maiores no horário da manhã (08:30h) do que no horário da tarde (14:00h) no local 1, porém tais diferenças não foram observadas no local 2. Algumas espécies também foram consistentemente mais abundantes em um horário do período diurno, como *A. saxatilis* e *M. acutirostris* no local 1, e *H. steindachneri* no local 2, as quais decresceram em abundância da manhã para tarde. Variações sistemáticas nos padrões de atividade durante o dia de espécies muito abundantes e frequentes podem causar a redistribuição das espécies mais abundantes, gerando significantes tendências caso uma amostragem seja realizada apenas pela manhã, por exemplo (THOMPSON & MAPSTONE, 2002; WILLIS *et al.*, 2006). WILLIS *et al.* (2006) sugeriu que, como a abundância relativa de espécies selecionadas pode variar dentro dos locais em diferentes horas do dia, deveria ser uma prática padrão randomizar ou variar as amostragens com relação ao horário em determinado tratamento (p. ex. profundidade, tipo de habitat, área marinha protegida). Uma atenção maior deve ser dada às variações de espécies abundantes ao longo do dia e o quanto tais variações estão relacionadas com as características do habitat de cada local.

Este estudo demonstrou uma marcante variação na assembleia de peixes recifais ao longo do ciclo de 24 horas em termos de estrutura, riqueza de espécies e abundância. Apesar destas mudanças serem esperadas em ambientes recifais, pouco foi demonstrado em estudos na literatura sobre variações ao longo do dia, bem como entre o dia e a noite. Nesse sentido, censos visuais noturnos podem ser utilizados como uma maneira de coletar um dado mais completo. Diversos aspectos, como a efetividade de áreas marinhas protegidas sobre a assembleia de peixes noturnos, o papel dos peixes noturnos para a dinâmica trófica de comunidades de recifes rochosos foram ainda pouco

estudados. Mais estudos são necessários, com uma abordagem espacial mais ampla em recifes com diferentes habitats.

5. CONCLUSÕES

1. Foi descrita uma variação ao longo do ciclo diário na estrutura da assembleia, riqueza e abundância de espécies de peixes de recifes rochosos, o que é geralmente atribuído a mudanças comportamentais associadas a obtenção de alimentos, proteção contra a predação, mediadas pelas variações na luminosidade. A maior variabilidade da assembleia dos horários crepusculares está relacionada à natureza de transição deste período, quando espécies diurnas e noturnas se movem entre diferentes habitats no recife rochoso, procurando/deixando os abrigos.
2. As marcadas diferenças encontradas na assembleia de peixes entre o dia e a noite serve de base para sugerir que em estudos da biodiversidade de ambientes recifais devem ser realizadas também amostragens noturnas para evitar a subestimativa de espécies. A importância ecológica de espécies dominantes na comunidade pode ser minimizada quando apenas amostragens diurnas são realizadas.
3. Foram observadas variações na abundância de espécies entre os horários da manhã e da tarde, entretanto este padrão foi dependente do local. Estudos de padrões espaciais em assembleias de peixes devem considerar as variações na abundância de espécies dominantes ao longo do dia, considerando que tendências significativas podem confundir as comparações espaciais.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALLEN, J.J.; MÄTHGER, L.M.; BURESCH, K.C.; FETCHKO, T.; GARDNER, M.; HANLON, R.T. Night vision by cuttlefish enables changeable camouflage. **The Journal of experimental biology**, v. 213, n. 23, p. 3953–60. 2010.

ANDERSON, M.J.; WILLIS, T.J. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. **Ecology**, v. 84, p. 511–525. 2003.

ANDERSON, M.J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, p. 32– 46. 2001.

ANDERSON, M.J. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. **Biometrics**, v. 62, n. 1, p. 245–253. 2006.

ANDERSON, M.J.; GORLEY, R.N.; CLARKE, K.R. **PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods**. Primer-E, Plymouth, UK, 2008. 214 p.

ANNESE, D.M.; KINGSFORD, M.J. Distribution, movements and diet of nocturnal fishes on temperate reefs. **Environmental Biology of Fishes**, v. 72, n. 2, p. 161–174. 2005.

AZZURRO, E.; PAIS, A.; CONSOLI, P.; ANDALORO, F. Evaluating day–night changes in shallow Mediterranean rocky reef fish assemblages by visual census. **Marine Biology**, v. 151, n. 6, p. 2245–2253. 2007.

BONALDO, R.M.; KRAJEWSKI, J.P.; SAZIMA, I. Meals for two: foraging activity of the butterflyfish *Chaetodon striatus* (Perciformes) in southeast Brazil. **Brazilian journal of biology**, v. 65, n. 2, p. 211–5. 2005.

BOWMAKER, J.K. The visual pigments of fish. **Progress in Retinal and Eye Research**, v. 15, p. 1–31. 1995.

CARPENTIERI, P.; COLLOCA, F.; ARDIZZONE, G.D. Day–night variations in the demersal nekton assemblage on the Mediterranean shelf-break. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 63, n. 4, p. 577–588. 2005.

COLLETTE, B.B.; TALBOLT, F.H. Activity patterns of coral reef fishes with emphasis on nocturnal-diurnal changeover. **Bulletin of the Natural History Museum, Los Angeles**, v. 14, p. 98–124. 1972.

COLWELL, R.K. **EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2. User's Guide and applications**. Disponível em <<http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>>. Acesso em janeiro 2011.

DANILOWICZ, B.S.; SALE, P.F. Relative intensity of predation on the French grunt, *Haemulon flavolineatum*, during diurnal, dusk, and nocturnal periods on a coral reef. **Marine Biology**, v. 133, p. 337–343. 1999.

EBELING, A.W.; BRAY R.N. Day versus night activity of reef fishes in a kelp forest off Santa Barbara, California. **Fishery bulletin**, v. 74, n. 4, p. 703–717. 1976.

ENGQVIST, L. The mistreatment of covariate interaction terms in linear model analyses of behavioural and evolutionary ecology studies. **Animal Behaviour**, v. 70, p. 967–971. 2005.

FERREIRA, C.E.L.; GONCALVES, J.E.A.; COUTINHO, R. Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. **Environmental Biology of Fishes**, v. 61, p. 353–369. 2001.

FERREIRA, C.E.L.; PERET, A.C.; COUTINHO, R. Seasonal grazing rates and food processing by tropical herbivore fishes. **Journal of Fish Biology**, v. 53, p. 222–235. 1998.

FERREIRA, C.E.L.; FERREIRA, C.G.W.; RANGEL, C.A.; MENDONÇA, J.P.; GERHARDINGER, L.C.; FILHO, A.C.; GODOY, E.A.; LUIZ JUNIOR, O.; GASPARINI, J.L. In: CREED, J.C.; PIRES, D.O. & FIGUEIREDO, M.A.O. (Orgs). **Biodiversidade marinha da Baía da Ilha Grande**. Brasília, Ministério do Meio Ambiente (Série Biodiversidade 23) p. 293–332. 2007.

FERREIRA, C.E.L.; FLOETER, S.R.; GASPARINI, J.L.; FERREIRA, B.P. JOYEUX, J.C. Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. **Journal of Biogeography**, v. 31, n. 7, p. 1093–1106. 2004.

FLOETER, S.R.; KROHLING, W.; GASPARINI J.L.; FERREIRA C.E.L; ZALMON, I.R. Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. **Environmental Biology of Fishes**, v. 78, p. 147–160. 2007.

FREON, P.; GERLOTTO, F; SORLA, M. Diel variability of school structure with species reference to transition periods. **ICES Journal of Marine Science**, v. 53, p. 459–464. 1996.

GIBRAN, F.Z.; MOURA, R.L.D. The structure of rocky reef fish assemblages across a nearshore to coastal islands' gradient in Southeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 10, n. 2, p. 369–382. 2012.

GIBRAN, F.Z. Activity, habitat use, feeding behavior, and diet of four sympatric species of Serranidae (Actinopterygii: Perciformes) in southeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 5, n. 3, p. 387–398. 2007.

GLADFELTER, W.B. Twilight migrations and foraging behaviour of the Copper Sweeper *Pempheris schomburgki* (Teleosti: Pempheridae). **Marine Biology**, v. 50, p. 109–119. 1979.

HAMMERSCHLAG, N.; HEITHAUS, M.R.; SERAFY, J.E. The influence of predation risk and food supply on nocturnal fish foraging distributions along a subtropical mangrove-seagrass ecotone. **Marine Ecology Progress Series**, v. 414, p. 223–235. 2010.

HARVEY, E.S.; BUTLER, J.J.; MCLEAN, D.L.; SHAND, J. Contrasting habitat use of diurnal and nocturnal fish assemblages in temperate Western Australia. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 426-427, p. 78–86. 2012.

HELFMAN, G.S. Fish behaviour by day, night and twilight. In: **Behaviour of Teleost Fishes** (Ed. by T. J. Pitcher), London: Chapman & Hall, 1986. p. 479–512.

HOBSON, E.S. Activity of Hawaiian reef fishes during the evening and morning transitions between daylight and darkness. **Fishery Bulletin**, v. 70, p. 715–740. 1972.

HOLZMAN, R.; OHAVIA, M.; VAKNIN, R.; GENIN, A. Abundance and distribution of nocturnal fishes over a coral reef during the night. **Marine Ecology Progress Series**, v. 342, p. 205–215. 2007.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Geografia do Brasil–Região Sudeste**. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, v. 3, p. 1–89. 1977.

MASUDA, R.; MATSUDA, K.; TANAKA, M. Laboratory video recordings and underwater visual observations combined to reveal activity rhythm of red-spotted grouper and banded wrasse, and their natural assemblages. **Environmental Biology of Fishes**, v. 95, n. 3, p. 335–346. 2012.

- MCARDLE, B.H.; ANDERSON, M.J. Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. **Ecology**, v. 82, p. 290–297. 2001.
- MCFARLAND, W.N.; OGDEN, J.C.; LYTHGOE, J.N. The influence of light on the twilight migrations of grunts. **Environmental Biology of Fishes**, v. 4, p. 9–22. 1979.
- MILAZZO, M.; BADALAMENTI, F.; VEGA FERNÁNDEZ, T.; CHEMELLO, R. Effects of fish feeding by snorkellers on the density and size distribution of fishes in a Mediterranean marine protected area. **Marine Biology**, v. 146, p. 1213–1222. 2005.
- MYRBERG, A.A.; FUIMAN, J.L.A. The Sensory World of Coral Reef Fishes. In: SALE, P.F. (ed) **Coral Reef Fishes: Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem**. Academic Press, San Diego, California, 2002. p. 123–148.
- NAGELKERKEN, I; DORENBOSCH, M; VERBERK, W.C.E.P; COCERET DA LA MORINIERE, E; VAN DER VELDE, G. Day-night shifts of fishes between shallow-water biotopes of a Caribbean bay, with emphasis on the nocturnal feeding of Haemulidae and Lutjanidae. **Marine Ecology Progress Series**, v. 194, p. 55–64. 2000.
- NASH, R.D.M. The diel behaviour of small demersal fish on soft sediments on the west coast of Scotland using a variety of techniques: with special reference to *Lesueurigobius friesii* (Pisces; Gobiidae). **Marine Ecology**, v. 3, p. 161–178. 1982.
- PANKHURST, N.W. The relationship of ocular morphology to feeding modes and activity periods in shallow marine teleosts from New Zealand. **Environmental Biology of Fishes**, v. 26, n. 3, p. 201–211. 1989.
- PARTRIDGE, J.C. The colour sensitivity and vision of fishes. In: HERRING, P.J.; CAMPBELL, A.K.; WHITFIELD, M.; MADDOCK, L. (Eds.). **Light and Life in the Sea**. Cambridge University Press, 1990. p. 167–184.
- PIET, G.J.; GURUGE, W. Diel variation in feeding and vertical distribution of ten co-occurring fish species: consequences for resource partitioning. **Environmental Biology of Fishes**, v. 50, p. 293–307. 1997.
- POLUNIN, N.V.C; HARMELIN-VIVIEN; GALZIN, M.R. Contrasts in algal food processing among five herbivorous coral-reef fishes. **Journal of Fish Biology**, 47: 455–465. 1995.
- RICKEL, S.; GENIN, A. Twilight transitions in coral reef fish: the input of light-induced changes in foraging behaviour. **Animal Behaviour**, v. 70, n. 1, p. 133–144. 2005.
- SANTOS, M.; MONTEIRO, C.C.; GASPAR, M.B. Diurnal variations in the fish assemblage at an artificial reef. **ICES Journal of Marine Science**, v. 59, p. 32–35. 2002.
- TABORSKY, M; LIMBERGER, D. The activity rhythm of *Blennius sanguinolentus* Pallus: an adaptation to its food source? **Pubblicazioni Della Stazione Zoologica di Napoli. Section I: Marine Ecology**, v. 1, p. 143–153. 1980.
- TAVOLGA, W.N.; WODINSKY, J. Auditory capacities in fishes. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 126, p. 179–239. 1963.

TEIXEIRA, T.P.; NEVES, L.M.; ARAÚJO, F.G. Thermal impact of a nuclear power plant in a coastal area in southeastern Brazil: effects of heating and physical structure on benthic cover and fish communities. **Hydrobiologia**, v. 684, p. 161–175. 2012.

THOMPSON, A.A.; MAPSTONE, B.D. Intra-versus inter-annual variation in counts of reef fishes and interpretations of long-term monitoring studies. **Marine Ecology Progress Series**, v. 232, p. 247–257. 2002.

WARNER, R.R. Large mating aggregations and daily long-distance spawning migrations in the bluehead wrasse, *Thalassoma bifasciatum*. **Environmental Biology of Fishes**, v. 44, p. 337–345. 1995.

WILLIAMS, D.M. Patterns and processes in the distribution of coral reef fishes. In: SALE, P.F. (ed) **The ecology of fishes on coral reefs**. Academic, San Diego, 1991. p. 437–474.

WILLIS, T.J.; BADALAMENTI, F.; MILAZZO, M. Diel variability in counts of reef fishes and its implications for monitoring. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 331, n. 1, p. 108–120. 2006.

WOLTER, C.; FREYHOF, J. Diel distribution patterns of fishes in a temperate large lowland river. **Journal of Fish Biology**, v. 64, p. 632–642. 2004.

YAHIEL, R.; YAHIEL, G.; BERMAN, T.; JAFFE, J.S.; GENIN, A. Diel pattern with abrupt crepuscular changes of zooplankton over a coral reef. **Limnology and Oceanography**, v. 50, n. 3, p. 930–944. 2005.

ZEMKE-WHITE, W.L.; CHOAT, J.H.; CLEMENTS, K.C. A re-evaluation of the diel feeding hypothesis for marine herbivorous fishes. **Marine Biology**, v. 141, n. 3, p. 571–579. 2002.

CAPÍTULO III

RELAÇÕES ENTRE HETEROGENEIDADE DO HABITAT E A BETA DIVERSIDADE DE ASSEMBLEIAS DE PEIXES RECIFAIS EM PEQUENAS ESCALAS ESPACIAIS

RESUMO

A heterogeneidade do habitat, definido como a diversidade de elementos estruturais em determinada escala espacial, é conhecida por influenciar diferentes componentes da diversidade de espécies. O objetivo principal deste estudo foi examinar as relações entre a heterogeneidade do habitat e a variação na composição de espécies (beta diversidade) da assembleia de peixes, e investigar as relações entre a beta diversidade e riqueza e diversidade de espécies (diversidade alfa) de costões rochosos situados em diferentes áreas da baía da Ilha Grande. Foram testadas as hipóteses de que (1) existe uma associação positiva entre a heterogeneidade do habitat e a beta diversidade e (2) que áreas com habitats mais heterogêneos, com maior beta diversidade, suportam uma maior diversidade alfa. Estes componentes da diversidade da assembleia de peixes (diversidade beta e alfa) e do habitat (heterogeneidade do habitat) foram avaliados em pequenas escalas espaciais, entre transectos de uma mesma área. Quatro áreas foram estabelecidas na baía da Ilha Grande: as áreas de 1 a 3 são compostas por duas ilhas, enquanto a área 4 localiza-se no continente, onde dois costões rochosos foram selecionados. Em cada área, 24 transectos foram amostrados, totalizando 96 transectos. As áreas diferiram quanto a média da composição das assembleias (baseado na análise canônica de coordenadas principais) e quanto a heterogeneidade da composição da comunidade e heterogeneidade do habitat (baseado no teste de homogeneidade das dispersões). Relações positivas significativas foram detectadas entre a heterogeneidade do habitat e a beta diversidade. A área com habitat mais homogêneo e de menor variação na composição da assembleia entre os transectos foi dominada por organismos tridimensionalmente pouco complexos (zoantídeos), enquanto as áreas que apresentaram algas frondosas, matrizes de algas epilíticas (MAE) e zoantídeos com uma percentagem de cobertura mais equitativa, tiveram a maior heterogeneidade do habitat e beta diversidade. Para todas as medidas de diversidade alfa utilizadas, a área com habitat mais heterogêneo e com maior beta diversidade, apresentou uma diversidade alfa maior do que a área com habitat mais homogêneo e de menor beta diversidade. Entretanto, as relações positivas entre a beta diversidade e a diversidade alfa foram significativas apenas para a riqueza de espécies, e não para a estimativa da riqueza e a diversidade de Shannon. Dessa maneira, foi sugerido que os zoantídeos atuam como agentes homogeneizadores do habitat e podem promover uma menor variação na composição de espécies em escalas curtas. Por outro lado, estruturas que conferem maior complexidade ao habitat, como as macroalgas, contribuem para maior beta diversidade. Além disso, outros fatores como as diferenças nas distâncias das áreas para a costa e as diferenças nos níveis de interferências humanas podem ter mascarado as relações entre a beta diversidade e a diversidade alfa através das áreas. Estes resultados podem contribuir para o entendimento de processos que atuam em pequena escala, entre transectos individuais, para os componentes da diversidade das assembleias de peixes de recifes rochosos.

Palavras chaves: diversidade beta, dispersão multivariada, pequena escala, recifes rochosos.

ABSTRACT

Habitat heterogeneity, defined as a measure of diversity among structural elements in a given spatial scale, is known to influence different component of species diversity. The main aim of this study was to examine relationship between habitat heterogeneity and changes in fish species composition (beta diversity) and to assess relationship between beta diversity and species richness and diversity (alfa diversity) in rocky reefs in different areas of Ilha Grande bay. The tested hypotheses are that (1) there is a positive association between habitat heterogeneity and beta diversity, and (2) areas with more heterogeneous habitats, and higher beta diversity, support higher alfa diversity. These components of fish assemblage diversity (alfa and beta diversity) and habitat (habitat heterogeneity) were assessed in small spatial scales, using transect in a given area. Four areas were selected in Ilha Grande bay: areas 1 to 3 encompass two islands each, whereas area 4 was located in the continent, where two rocky reefs were selected. Twenty-four transect were performed in each area, totaling 96 transects. The areas differed in species composition (based on principal coordinates canonical analysis), in the heterogeneity of the community composition, and in the habitat structure (based on test of homogeneity of dispersion). Significant positive relationship was detected between habitat heterogeneity and beta diversity. The area with more homogenous habitat and lower variation in assemblage composition was dominated by little three-dimensionally complex organisms (zoanths), whereas areas that had fleshy algae, turf and zoanths in a more even percent cover, had higher habitat heterogeneity and higher beta diversity. For all examined measures of alfa diversity, the area with more heterogeneous habitat and higher beta diversity had higher alfa diversity compared with areas of more homogenous habitat and lower beta diversity. However, significant positive relationship between beta and alfa diversity was found for species richness only, not for the estimative of species richness or Shannon diversity. Therefore, it is suggested that zoanths act as agent for habitat homogenization and can promote a lower variation in species composition in short spatial scales. On the other hand, structures that promote higher habitat complexity, such as macroalgae, contribute to higher beta diversity. Moreover, other factors such as differences in distances of the sites from the coast and differences in degree of human interferences may have masked relationship between alfa and beta diversity in the areas. These results can contribute to understanding of the process that act in small scale to the components of diversity of rocky reef fish assemblages.

Key words: beta diversity, multivariate dispersion, small-scale, rocky reefs.

1. INTRODUÇÃO

A distribuição das espécies que habitam ambientes recifais é frequentemente heterogênea. A diversidade de elementos estruturais do habitat (heterogeneidade do habitat) pode afetar a variação na composição (beta diversidade) e na abundância das espécies entre unidades amostrais de uma determinada área (ELLINGSEN & GRAY, 2002; CRAMER & WILLIG, 2005). O aumento na heterogeneidade do habitat em uma pequena escala, entre transectos ou locais, aumenta a disponibilidade de nichos e assim pode promover a biodiversidade local (TOOHEY *et al.*, 2007). Uma vez que a biodiversidade é fortemente relacionada à diversidade de habitats (HEWITT *et al.*, 2009; PÉREZ-MATUS & SHIMA, 2010), estudos sobre as relações entre a heterogeneidade do habitat e as assembleias de peixes podem aprimorar o entendimento da ameaça da homogeneização dos habitats à biodiversidade.

A beta diversidade é proximamente relacionada com o grau de similaridade e heterogeneidade ambiental (BECKING *et al.*, 2006; HARBORNE *et al.*, 2006; DE VOOGD *et al.*, 2006), devido a muitas espécies apresentarem requerimentos específicos de condições de habitat (HENRY *et al.*, 2010). Relações positivas entre a heterogeneidade do habitat e a beta diversidade têm sido documentadas em ambientes terrestres e marinhos (MACARTHUR, 1965, ELLINGSEN & GRAY, 2002, HEWITT *et al.*, 2005). DOWNES *et al.* (1998) em um estudo sobre a influência da heterogeneidade do habitat sobre a diversidade de macroinvertebrados, encontraram diferenças marcantes na composição de assembleias entre substratos com grandes fendas e aqueles sem tais estruturas. HARBORNE *et al.* (2006), modelando a beta diversidade em recifes de corais, demonstraram que o aumento da variação da profundidade incorpora uma série de diferentes comunidades bentônicas aumentando a beta diversidade. Nesse sentido, avaliar as relações da beta diversidade com características do habitat é importante para identificar componentes do habitat geradores de heterogeneidade e entender e conservar padrões de biodiversidade.

Estudos sobre a partição da diversidade em diferentes escalas espaciais demonstraram que uma significativa variabilidade da riqueza e diversidade da assembleia de peixes ocorre em pequenas escalas espaciais, entre transectos individuais (ANDERSON & MILLAR, 2004; RODRÍGUEZ-ZARAGOZA *et al.*, 2011). RODRÍGUEZ-ZARAGOZA *et al.* (2011) encontraram que a beta diversidade entre os transectos de um local apresentou a maior contribuição para a riqueza de espécies de peixes recifais entre os locais. Isto demonstra a importância de processos atuando em pequena escala na estruturação das assembleias de um local. Variações em escalas locais na cobertura de corais, complexidade topográfica e disponibilidade de refúgios são os principais fatores relacionados à variação na composição e diversidade de espécies de peixes recifais (ARIAS-GONZÁLEZ *et al.*, 2006; RODRÍGUEZ-ZARAGOZA *et al.*, 2011). A distribuição heterogênea destes componentes do habitat em escalas espaciais pequenas pode promover variações na composição das espécies de peixes (HARBORNE *et al.*, 2011), permitir a coexistência de diferentes taxas e assim promover a diversidade alfa (local) de uma determinada área. Habitats mais heterogêneos apresentam maior disponibilidade de nichos que podem ser explorados por espécies com diferentes características. Assim, seria esperado que a beta diversidade e a diversidade alfa fossem positivamente correlacionadas através de um gradiente de aumento da heterogeneidade do habitat.

Um modelo teórico proposto por (ELLINGSEN & GRAY, 2002) prediz que a diversidade gama (regional) pode aumentar com a maior beta diversidade, mesmo que a diversidade alfa seja relativamente similar em áreas ambientalmente heterogêneas e homogêneas. Em áreas heterogêneas, a beta diversidade é relativamente alta. Combinando duas amostras destas áreas heterogêneas acarretaria um aumento na riqueza de espécies; assim, quando muitas amostras de áreas heterogêneas são combinadas, a riqueza de espécies de uma região (diversidade gama) aumenta consideravelmente. Por outro lado, em áreas ambientalmente homogêneas as diferenças na composição de espécies entre as amostras são baixas. Neste caso, combinar duas amostras permite apenas um pequeno acréscimo na riqueza de espécies, e mesmo combinando todas as amostras, o aumento na diversidade gama seria menor. Neste sentido, a diversidade gama aumentaria com a maior beta diversidade, mesmo que a diversidade alfa não aumente (ELLINGSEN & GRAY, 2002).

As diferenças na beta diversidade entre áreas podem ocorrer tanto devido a variações na heterogeneidade do habitat quanto às distâncias espaciais entre as unidades amostrais de cada área (HEINO *et al.*, 2013). Grandes distâncias espaciais entre os locais de uma área podem promover a variação na composição de espécies, devido à limitação a dispersão tornar-se a força mais importante quanto maior as distâncias geográficas. Nesse sentido, eliminar ou minimizar esse efeito pode ser útil na avaliação das causas das diferenças na beta diversidade entre diferentes áreas.

A beta diversidade foi definida no presente estudo como a variação espacial em escalas pequenas (entre transectos) da composição da assembleia de peixes dentro de uma área (conjunto de recifes próximos localizados na baía da Ilha Grande), enquanto a diversidade alfa foi considerada a riqueza e diversidade de espécies de cada área. A beta diversidade foi medida como a média da dissimilaridade entre os transectos (ANDERSON *et al.*, 2006) dentro de uma área. Essa técnica tem a vantagem sobre a medida original de WHITTAKER (1960), pois pode ser utilizada para testar se existem diferenças na beta diversidade entre áreas ou grupos, através teste multivariado de homogeneidade das dispersões. Foi assumido que, as menores distâncias geográficas entre os transectos de uma área favorecem a uma menor variação na composição de espécies devido à ausência (ou restrição) da limitação à dispersão. Os objetivos deste estudo foram: 1) avaliar a variação na assembleia de peixes recifais e na heterogeneidade do habitat através de quatro áreas da baía da Ilha Grande; 2) relacionar a variação na composição de espécies e na abundância com a heterogeneidade do habitat; 3) avaliar as relações entre a diversidade beta e a diversidade alfa através das áreas; 4) identificar as variáveis do habitat que foram significantes para a variação das assembleias de peixes entre as áreas. Testou-se a hipótese de que existe uma associação positiva entre a heterogeneidade do habitat e a beta diversidade. Também foi hipotetizado que áreas com habitats mais heterogêneos, com maior beta diversidade, suportam uma maior diversidade alfa.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado em recifes rochosos na Baía da Ilha Grande (23°04'36 S; 44°01'18W), um sistema costeiro considerado oligotrófico no sudeste do Brasil. A baía da

Ilha Grande abrange uma área de aproximadamente 1,000 km² e contém cerca de 350 ilhas rodeadas por águas rasas (geralmente não mais que 8 m de profundidade) (Ignacio et al. 2010) e uma costa irregular. Recifes marginais (*sensu* PERRY & LARCOMBE, 2003) caracterizam a área, compostos por rochas graníticas que se estendem até a interface com o substrato arenoso. O clima da região é tropical úmido, com uma média anual de temperatura acima de 19°C e chuvas concentradas de Dezembro a Março (IBGE, 1977). A temperatura da água varia de 20°C a 31°C, enquanto a salinidade varia de 29 a 36 (DIAS & BONECKER, 2008). As massas de água locais são influenciadas pelos ventos e marés com uma média de amplitude de 1,6 m (NOGUEIRA *et al.*, 1991).

Quatro áreas foram estabelecidas na baía da Ilha Grande para este estudo. As áreas de 1 – 3 são compostas por duas ilhas, enquanto a área 4 localiza-se no continente, onde dois costões rochosos foram selecionados (Figura III-1). A média da profundidade destas áreas variou de 5 a 8 metros na interface entre o substrato rochoso e a areia. A maior distância entre as áreas é de \cong 9 km (entre as áreas 2 e 4) e as distâncias entre as os recifes rochosos de cada área variaram de \cong 0,5 a 1 km. Apenas os locais abrigados da ação das ondas em cada área foram amostrados. Os locais foram agrupados em uma mesma área devido à proximidade espacial, e por apresentarem condições ambientais semelhantes, quanto à exposição a ondas, salinidade e temperatura, profundidade máxima na interface com o substrato arenoso, distância da costa, e interferência humana. A área 4 apresenta uma atividade turística e imobiliária mais intensa, devido a sua localização no continente.

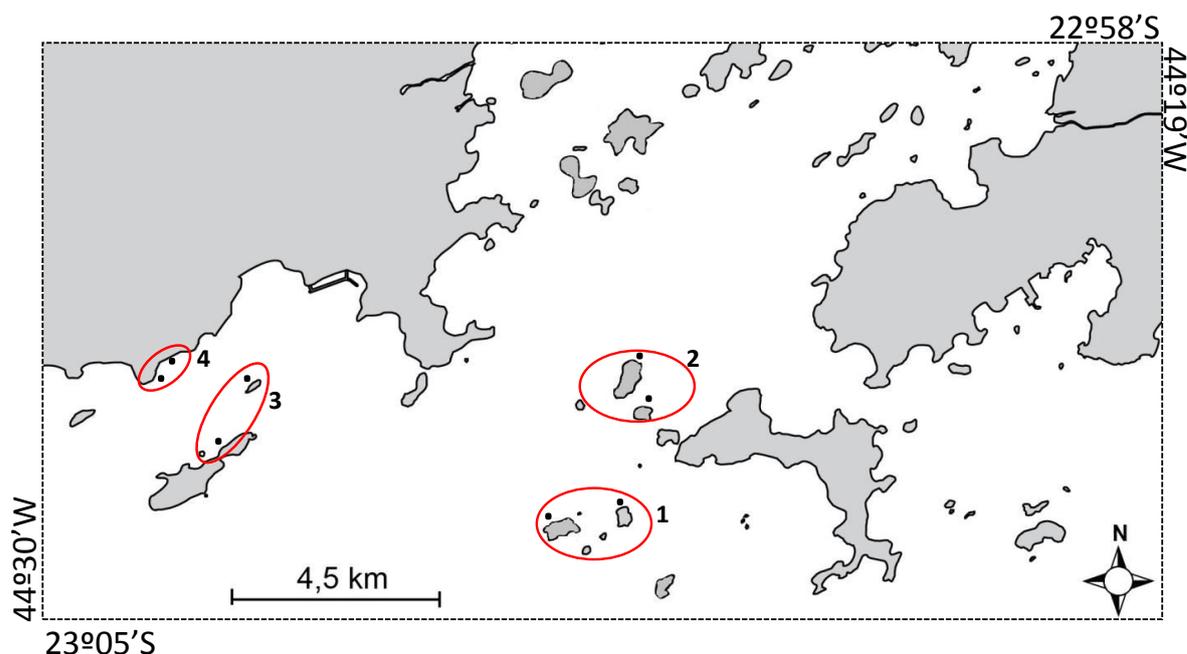


Figura III-1. Mapa da área de estudo com indicação das quatro áreas dos recifes rochosos estudados. Os pontos indicam os locais de cada área onde foram realizadas as amostragens.

2.2. Programa de amostragem

As amostragens de peixes e de variáveis do habitat foram realizadas em junho de 2010. Durante esse período as descargas dos rios são típicas do inverno e não influenciaram as amostragens. Censos visuais subaquáticos foram realizados através do mergulho autônomo ao longo de transectos de 20 m de comprimento e 2 m de largura (40 m²) em profundidades de 3 a 5 metros. Em cada área, 24 transectos foram amostrados, 12 em cada uma das duas ilhas das áreas de 1 – 3, e 12 em cada recife rochoso da área 4, totalizando 96 transectos. Em cada transecto, os censos visuais foram realizados em duas etapas. Na primeira vez, o observador registrou as espécies da coluna d'água, e na segunda vez, realizou a busca em tocas e fendas para observar as espécies crípticas. A unidade amostral, número de peixes por 40 m², foi definida como a soma das espécies observadas na coluna d'água e as crípticas. As amostragens foram realizadas com tempo bom e condições oceanográficas estáveis, entre 9:00 e 14:00 h, durante a maré de quadratura, perto da lua crescente.

O desenho amostral foi elaborado para avaliar o efeito da heterogeneidade do habitat sobre a variabilidade da assembleia de peixes. Foram realizadas 20 fotografias em cada transecto de 40m² (total de 480 fotografias por área) para avaliar tanto a complexidade estrutural quanto a cobertura bêntica. Para a obtenção das fotos foi utilizada a câmera digital PowerShot G9 (Cannon) com caixa estanque WP-DC21 presa a um *quadrat* de PVC, permitindo amostrar uma área de 0,36m² de substrato em cada foto. A complexidade estrutural foi medida em duas escalas: para uma menor escala o número de buracos e fendas de cada *quadrat* foi considerado, enquanto para uma maior escala de complexidade, a altura do substrato foi estimada. O número de buracos e fendas de cada fotografia foi contado. Apesar de diferentes medidas de buracos e fendas terem sido registradas, todas as categorias foram agrupadas em uma única medida chamada “número de refúgios”. A altura do substrato foi registrada no campo, estimando a altura média das rochas localizadas na mesma posição que cada foto foi retirada, utilizando a altura do *quadrat* como referência para a estimativa.

As imagens também foram analisadas para estimar a percentagem da cobertura bêntica utilizando o programa Coral Point with Excel Extensions—CPCe 3.4 (KÖHLER & GILL, 2006) plotando 20 pontos aleatórios em cada imagem, e identificando o substrato sob cada um dos pontos. Os organismos bentônicos expressados como a percentagem de cobertura bêntica foram agrupados em 12 categorias, porém foram utilizadas as categorias mais representativas das áreas estudadas para a avaliação da heterogeneidade do habitat. Estas foram: **Coral maciço** – representado principalmente pelo coral escleractínio *Mussismilia hispida*; **Zoantídeos** – representado por *Palythoa caribaeorum* e *Zoanthus sociatus*; **MAE** (matriz de algas epilíticas)– compreende uma matriz de pequenas macroalgas pertencendo principalmente às ordens Corallinales, Ceramiales e outras algas filamentosas verdes e vermelhas; **Alga frondosa** – principalmente *Sargassum* spp, e **Alga calcárea incrustante** e **esponja**.

2.3. Análises dos dados

2.3.1 - Coeficientes utilizados para os dados biológicos e da estrutura do habitat

Os coeficientes de Bray–Curtis (para dados de abundância) e de Sørensen (para dados de presença/ausência) foram utilizados para calcular matrizes de dissimilaridade dos dados das assembleias de peixes de cada área. Os dados de presença/ausência também foram analisados com a distância de Hellinger (LEGENDRE *et al.*, 2005) e os dados de abundância com a distância de Hellinger (LEGENDRE & GALLAGHER, 2001), similaridade de Gower, e similaridade de Gower excluindo zeros duplos (Gower exc. 0-0) (ANDERSON *et al.*, 2008). As comparações utilizando os coeficientes de Bray–Curtis e Sørensen foram enfatizadas nos resultados, entretanto em todas as análises foram aplicadas as medidas de distância ou similaridade descritas acima. A dissimilaridade de Bray–Curtis é apontada como adequada para análises de dados quantitativos, porque evita o problema dos zeros duplos, varia de 0 para assembleias totalmente similares até 100 para assembleias totalmente dissimilares, e não é afetada por mudanças nas unidades de medidas (CLARKE & WARWICK, 2001). ANDERSON *et al.* (2006) recomendaram o uso de diversas medidas de dissimilaridade para enfatizar tanto mudanças nas composições, quanto mudanças nas abundâncias. Esta recomendação partiu de resultados que demonstraram que comparações das dispersões entre grupos podem revelar diferentes padrões e pela falta de um consenso sobre qual a medida mais adequada para avaliar a dispersão multivariada. No presente estudo, em todas as análises foram utilizadas diferentes medidas de dissimilaridade para certificar que os resultados obtidos, sobre a natureza da heterogeneidade na composição de espécies (beta diversidade) ou sobre dispersões baseadas na estrutura da assembleia, são robustos e não para analisar as especificidades de cada medida utilizada.

A distância Euclidiana foi utilizada para os dados de estrutura do habitat (dados de percentagem de cobertura, número de refúgios e altura do substrato/cm). Os dados de abundância sofreram a transformação raiz quadrada para diminuir o peso das espécies mais abundantes e as variáveis do habitat foram log transformadas, para minimizar a dispersão do dado, e normalizados para padronizar a contribuição de variáveis medidas como percentagem de cobertura e aquelas medidas em diferentes escalas.

2.3.2 - Diferenças entre as áreas na estrutura da assembleia e estrutura do habitat

A análise Canônica das Coordenadas Principais (CAP; ANDERSON & WILLIS, 2003) foi utilizada para avaliar se existem diferenças na assembleia de peixes (dados de abundância e de presença/ausência) e nas variáveis do habitat (dados de percentagem de cobertura, número de refúgios e altura do substrato/cm) entre as quatro áreas. Esta análise pode ser baseada em qualquer distância ou medida de dissimilaridade, a qual dispõe os pontos da nuvem de dados multivariados tendo como referência grupos definidos a priori (ANDERSON & WILLIS, 2003). Para todas as análises, foram considerados os transectos dentro de cada área (total de 24 transectos por área). O procedimento *leave-one-out* foi utilizado para alocar os transectos na correta classificação dos grupos e para testar por diferenças entre as áreas na assembleia de peixes utilizando permutações aleatórias. Foram utilizadas 999 permutações para testar a hipótese nula de que os centroides das áreas não diferem.

2.3.3 - Diferenças na heterogeneidade da assembleia de peixes e na heterogeneidade do habitat

O teste de Homogeneidade das Dispersões Multivariadas (PERMDISP, Anderson, 2006) foi utilizado para testar se as dispersões multivariadas dentro de cada área diferem entre as áreas. Este método, proposto por (ANDERSON *et al.*, 2006), permite que a beta diversidade (se baseada em dados de presença/ausência) ou a variação da estrutura da assembleia (se baseada em dados de abundância), seja medida para um grupo de unidades amostrais em uma dada área como, a média da distância (ou dissimilaridade) de cada unidade individual para o centroide do grupo. PERMDISP em seguida utiliza a análise de variância F-estatístico para comparar as diferenças entre os grupos, na distância das observações para o centroide de cada grupo. A hipótese nula testada foi de que a dispersão biológica (beta diversidade ou a variação na estrutura da assembleia) dentro das áreas não difere entre as áreas. Também foi testada a hipótese nula de que a dispersão do habitat dentro das áreas (heterogeneidade do habitat) não difere entre as áreas. A média para a distância do centroide do grupo foi utilizada como uma medida de heterogeneidade do habitat em cada área.

2.3.4 - Relações entre a beta diversidade e a heterogeneidade do habitat

Regressões foram realizadas para testar a hipótese nula de que a média da distância dos dados biológicos para o centroide, calculado pelo PERMDISP (beta diversidade ou a variação da estrutura da assembleia) e a média da distância dos dados do habitat para o centroide (heterogeneidade do habitat) não são relacionados através das áreas.

2.3.5 - Relações entre a beta diversidade e a diversidade alfa

A diversidade alfa foi considerada para cada área como: a riqueza de espécies observada, de acordo com a terminologia de GRAY (2000); a média da diversidade de Shannon de cada área (H') e a estimativa de Bootstrap da riqueza de espécies. O método de Bootstrap foi realizado para estimar a riqueza de espécies de cada área e, curvas cumulativas de espécies foram realizadas para verificar se valores assintóticos foram atingidos para cada área. Este procedimento foi realizado utilizando o programa EstimateS 8.2 (COLWELL, 2011). Regressões foram realizadas para testar a hipótese nula de que a diversidade alfa e a média da distância dos dados de presença/ausência para o centroide calculado pelo PERMDISP (beta diversidade) não são relacionadas através das áreas.

2.3.6 - Relações entre a assembleia de peixes e as variáveis de habitat

As relações entre as variáveis da estrutura do habitat e a assembleia de peixes foram avaliadas através do modelo de regressão linear baseada na distância (*DistLM*) e visualizadas através da análise de redundância baseada em distância (*dbRDA*). As matrizes respostas foram baseadas nos coeficientes de distância descritos acima. Os modelos foram construídos utilizando a *forward selection* das variáveis de habitat explanatórias e os valores do coeficiente de determinação (adj. R^2) foram utilizados para comparações em todas as análises do *DistLM*.

As análises CAP, PERMDISP e dbRDA foram realizadas com o uso do pacote estatístico PRIMER versão 6 + PERMANOVA (Clarke & Gorley, 2006; Anderson et al., 2008).

3 – RESULTADOS

3.1 – Estrutura do habitat

A estrutura do habitat variou consideravelmente dentro e entre as áreas (tabela III-1). A média e o desvio padrão da percentagem de cobertura de matrizes de algas epilíticas (MAE) de algas, algas frondosas e zoantídeos variaram consideravelmente entre as áreas. Na área 2, a cobertura de zoantídeos predominou, enquanto na área 4, a cobertura bêntica apresentou maior variação, com os três principais grupos (MAE, algas frondosas e zoantídeos) apresentando médias mais elevadas. A altura do substrato variou mais dentro das áreas 3 e 4, com os respectivos desvios padrões correspondendo a 54% e 51% da média, respectivamente, enquanto nas áreas 1 e 2, os desvios padrões foram cerca de 27% e 28% da média. O número de refúgios variou mais dentro das áreas 1, 2 e 3 (desvios padrões entre 80 e 100% do valor da média), e apresentou a menor variação na área 4 (desvio padrão = de 35% da média) (Tabela III-1).

Tabela III-1. Média (\pm desvio padrão) das variáveis do habitat através dos costões rochosos das quatro áreas.

Variável	Área 1	Área 2	Área 3	Área 4
Alga calcária incrustante	1,12 \pm 3,97	0,71 \pm 3,06	0,35 \pm 1,77	0,83 \pm 3,93
MAE	46,38 \pm 33,35	18,25 \pm 18,55	41,46 \pm 39,12	23,10 \pm 25,78
Alga frondosa	16,41 \pm 24,11	7,00 \pm 17,14	2,48 \pm 11,18	40,45 \pm 34,94
Coral maciço	0,19 \pm 1,20	0,29 \pm 1,75	0,26 \pm 1,45	0,38 \pm 2,50
Zoantídeos	34,69 \pm 37,03	65,11 \pm 30,73	36,24 \pm 36,63	21,65 \pm 34,58
Esponjas	1,11 \pm 3,20	4,33 \pm 7,70	0,48 \pm 2,14	1,75 \pm 4,53
Refúgios	5,58 \pm 5,74	9,20 \pm 7,27	5,47 \pm 4,10	6,71 \pm 2,43
Altura do substrato	47,07 \pm 13,27	43,76 \pm 12,16	72,74 \pm 39,51	69,30 \pm 35,49

3.2 - Riqueza de espécies

A diversidade alfa baseada na riqueza de espécies, apresentou o maior valor na área 4 (44 espécies), seguida da área 3 (42 espécies) e área 1 (39 espécies), com o menor valor observado na área 2 (30 espécies). Estes valores corresponderam entre 87% a 93% da estimativa de Bootstrap para cada área. As curvas cumulativas de espécies para cada área demonstraram um maior sinal de estabilização até valores assintóticos para as áreas 1 e 2, enquanto as áreas 3 e 4 não apresentaram um sinal de estabilização (Figura III-2).

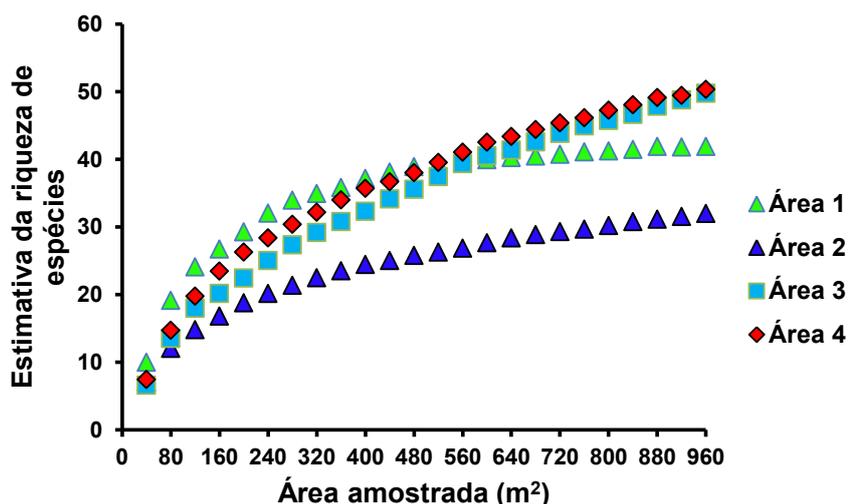


Figura III-2. Curva cumulativa de espécies para o total da área amostrada. O estimador de Bootstrap foi utilizado baseado em 50 aleatorizações.

3.3 - Diferenças entre as áreas na estrutura da assembleia e estrutura do habitat

A análise da assembleia de peixes baseada nos coeficientes de Bray-Curtis e de Sørensen (Figura III-3A, B) produziram padrões semelhantes daquele observado com os dados de habitat na Análise Canônica das Coordenadas Principais (CAP) (Figura III-3C). A composição da assembleia diferiu entre as áreas na CAP, com similares sucessos de classificação com relação ao tipo de dado analisado e medida de distância utilizada (Tabela III-2). Uma grande variação na heterogeneidade do habitat foi observada no diagrama do CAP, com os transectos dentro das áreas sendo distribuídos amplamente ao longo do espaço da ordenação (Figura III-3C). As condições do habitat foram significativamente diferentes entre as áreas de acordo com o CAP (Tabela III-2).

Tabela III-2. Sumário dos resultados da Análise Canônica de Coordenadas Principais (CAP) para as diferenças nas assembleias de peixes (medida com dados de abundância ou presença/ausência) e na estrutura do habitat entre as áreas. As análises foram realizadas utilizando diferentes medidas de distância. *Trace* = soma dos autovalores canônicos, *delta* = o primeiro autovalor. Valores de *P* (entre parênteses) foram baseados em 999 permutações.

Medida	% de classificações corretas	Trace (<i>p</i>)	Delta (<i>p</i>)
Abundância (Bray-Curtis)	67	1,21 (0,001)	0,63 (0,001)
Presença/ausência (Sørensen)	63	1,26 (0,001)	0,61 (0,001)
Abundância (Hellinger)	74	1,33 (0,001)	0,67 (0,001)
Presença/ausência (Hellinger)	69	2,46 (0,001)	0,92 (0,001)
Abundância (Gower)	64	1,16 (0,001)	0,64 (0,001)
Abundância (Gower excluindo zeros duplos)	69	1,98 (0,001)	0,83 (0,001)
Habitat (Euclidean)	73	1,34 (0,001)	0,59 (0,001)

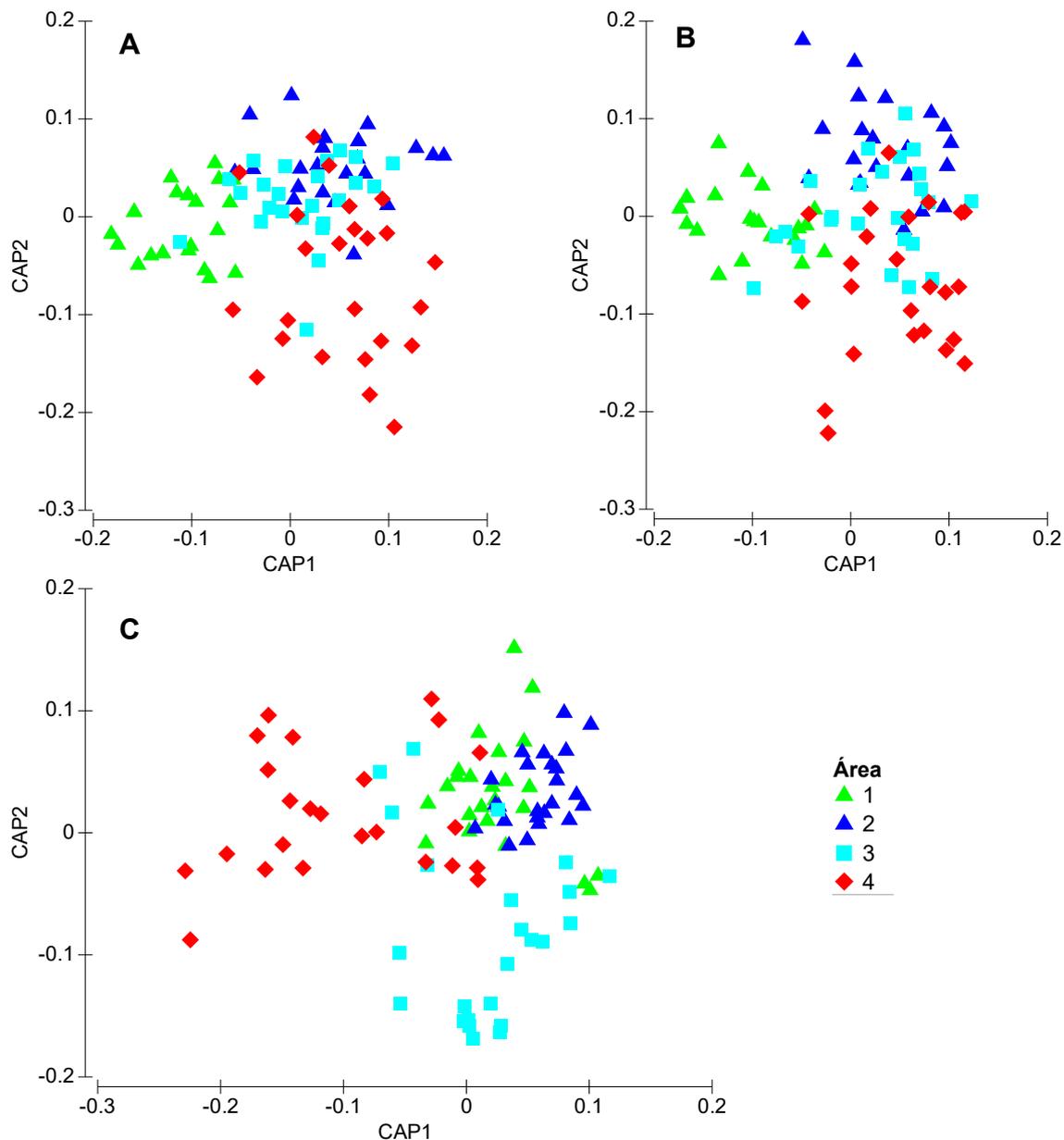


Figura III-3. Diagramas de ordenação da Análise Canônica das Coordenadas Principais (CAP) dos dados de abundância (coeficiente de Bray-Curtis) (A), dados de presença/ausência da assembleia de peixes (coeficiente de Sørensen) (B) e dados da estrutura do habitat (distância Euclidiana) (C).

3.4 - Diferenças na heterogeneidade da assembleia de peixes e na heterogeneidade do habitat

Diferenças na heterogeneidade do habitat foram observadas entre as 4 áreas ($F = 9,44$, $p < 0,001$). (Tabela III-3). A heterogeneidade do habitat entre as áreas, medida pela média da distância Euclidiana para o centroide do grupo, variou de 1,77 a 2,62. A área 4 teve uma maior variação do habitat, enquanto a área 2 apresentou uma variabilidade menor do que quaisquer outras áreas. Diferenças significativas da heterogeneidade do habitat para cada par

de áreas foi observada, exceto para a área 1, que não foi diferente da área 3 (comparações par a par, $P > 0,5$).

A heterogeneidade da assembleia de peixes também variou significativamente entre as áreas, tanto para a estrutura da assembleia ($F = 16,52$, $P < 0,001$) quanto para a beta diversidade ($F = 11,38$, $P < 0,001$). A estrutura da assembleia variou de 32,84 a 50,34 (dados de abundância, média de Bray-Curtis da distância para o centroide do grupo), e a beta diversidade variou de 32,51 a 47,1 (dados de presença/ausência, média de Sørensen da distância para o centroide do grupo). A variação na estrutura da assembleia de peixes e na beta diversidade diferiu significativamente entre as áreas baseado em todas as medidas de distância (Tabela III-3).

Tabela III-3. Média da distância para o centroide do grupo para os dados da assembleia de peixes e de estrutura do habitat em cada área. As análises de PERMDISP foram baseadas na abundância ou presença/ausência das espécies de peixes e dados da estrutura do habitat. Valores de F e de P foram obtidos dos testes das dispersões multivariadas entre as áreas (999 permutações).

Áreas	Abundância (Bray-Curtis)	Presença/ausência (Sørensen)	Abundância (Hellinger)	Presença/ausência (Hellinger)	Abundância (Gower)	Abundância (Gower excluindo zeros duplos)	Habitat (Euclideana)
1	40,42	40,04	0,66	0,72	8,92	37,29	2,34
2	32,84	32,51	0,56	0,65	4,76	28,58	1,77
3	42,89	42,00	0,68	0,74	6,29	34,92	2,23
4	50,34	47,1	0,77	0,79	7,20	35,07	2,62
F	16,52	11,38	17,84	11,63	7,46	8,32	9,44
p	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,002	0,001

3.5 - Relações entre a beta diversidade e a heterogeneidade do habitat

Relações significativas foram observadas entre a média das distâncias para o centroide do grupo de dados da assembleia de peixes e a média das distâncias para o centroide do grupo de dados do habitat (Tabela III-4, Figura III-4A, B). As relações positivas entre a heterogeneidade do habitat e a beta diversidade foram significativas para todos os coeficientes de distância utilizados. Relações positivas entre a variabilidade da estrutura da assembleia de peixes e a heterogeneidade do habitat foram observadas para os coeficientes de Bray-Curtis e Hellinger, mas não para Gower e Gower excluindo zeros duplos. A menor heterogeneidade do habitat observada da área 2, foi associada com a menor variação da estrutura da assembleia e a menor beta diversidade, enquanto a área 4 apresentou padrão oposto (Figura III-4).

Tabela III-4. Regressões para as relações entre a heterogeneidade do habitat (média da distância Euclidiana para o centroide do grupo) e a variação na estrutura da assembleia peixes (dados de abundância) e a beta diversidade (dados de presença/ausência).

Coefficiente de distância	<i>F</i>	<i>R</i> ²	<i>p</i>
Abundância (Bray-Curtis)	20,3	0,91	0,04
Presença/ausência (Sørensen)	27,7	0,93	0,03
Abundância (Hellinger)	30,4	0,93	0,03
Presença/ausência (Hellinger)	25,4	0,92	0,03
Abundância (Gower)	2,1	0,52	0,2
Abundância (Gower excluindo zeros duplos)	4,2	0,68	0,17

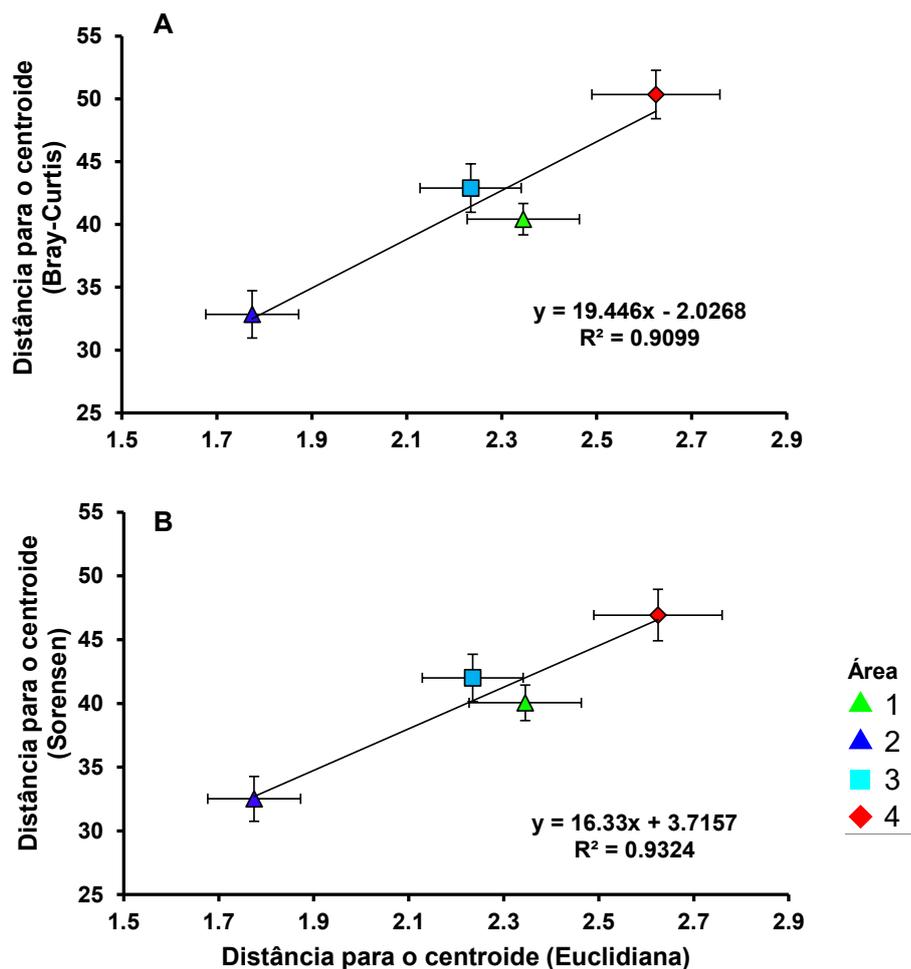


Figura III-4. Relações entre a heterogeneidade do habitat (distância Euclidiana) e a variação da estrutura da assembleia de peixes baseada na dissimilaridade de Bray-Curtis (abundância) (A) e beta diversidade baseada na dissimilaridade de Sørensen (presença/ausência) (B) medida como a média das distâncias dos transectos para seu grupo centroide (análise de PERMDISP).

3.5 - Relações entre a beta diversidade e a diversidade alfa

Relações positivas significativas foram observadas entre a riqueza de espécies e a beta diversidade, baseada nos coeficientes de Sørensen e Hellinger (Tabela III-5; Figura III-5 A). Entretanto, as relações positivas observadas entre a estimativa de Bootstrap da riqueza de espécies e a diversidade de Shannon com a beta diversidade não foram significativas para nenhum dos dois coeficientes utilizados (Tabela III-5; Figura III-5B, C).

Tabela III-5. Regressões para as relações entre a diversidade alfa [riqueza de espécies observada, estimativa de Bootstrap da riqueza de espécies e diversidade de Shannon (H')] e a beta diversidade (dados de presença/ausência).

Diversidade alfa	Coeficiente (β diversidade)	F	R^2	p
Riqueza de espécies	Sørensen	36,67	0,95	0,02
Riqueza de espécies	Hellinger	32,62	0,94	0,02
Estimativa Bootstrap	Sørensen	16,63	0,89	0,05
Estimativa Bootstrap	Hellinger	16,16	0,88	0,06
Diversidade (H')	Sørensen	0,91	0,31	0,43
Diversidade (H')	Hellinger	0,93	0,32	0,43

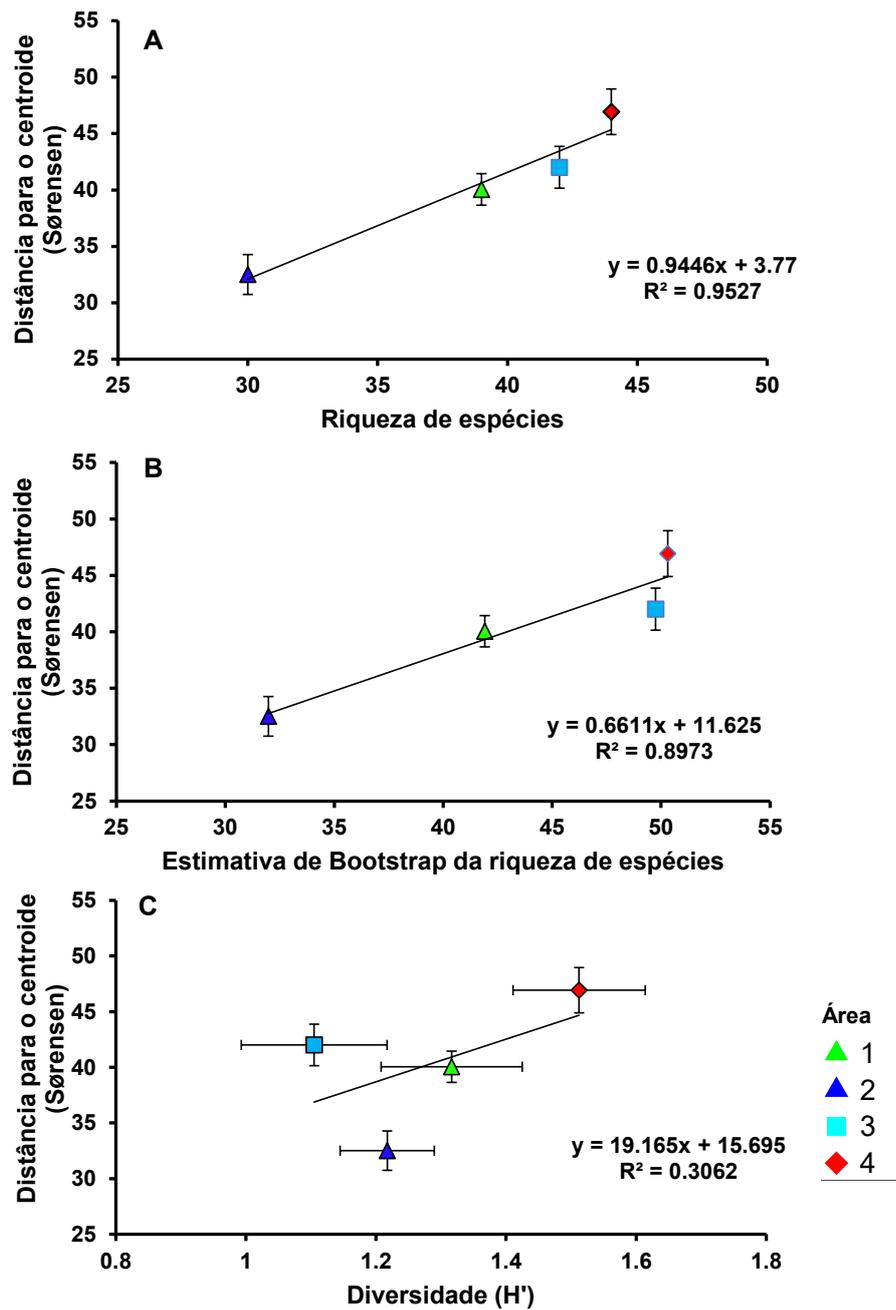


Figura III-5. Relações entre a diversidade alfa baseadas na riqueza de espécies observada (A), estimativa de Bootstrap da riqueza de espécies (B), diversidade de Shannon (H') (C) e a beta diversidade, baseada na dissimilaridade de Sørensen (presença/ausência) e medida como a média das distâncias dos transectos para o seu grupo centroide (análise de PERMDISP).

3.6 - Relações entre a assembleia de peixes e as variáveis de habitat

O modelo de regressão linear baseada na distância (*DistLM*) indicou relações significativas entre a assembleia de peixes e as variáveis de habitat (Tabela III-6, Figura III-6A, B). As variáveis explanatórias significantes variaram dependendo da medida de distância utilizada, porém MAE e zoantídeos apareceram na maioria dos modelos. A medida de Gower excluindo os zeros duplos foi o pior modelo e tanto Bray-Curtis utilizando dados de abundância, quanto Sørensen, com dados de presença ausência, tiveram o melhor desempenho com relação à variação explicada pelas variáveis da estrutura do habitat.

Tabela III-6. Sumário dos modelos finais da regressão linear baseada na distância (*DistLM*) explicando a variação da estrutura da assembleia de peixes através das áreas.

Medida utilizada	Variáveis do habitat selecionadas no modelo	Pseudo-F	R ²	p
Abundância (Bray-Curtis)	MAE, Zoantídeos, Coral maciço, Número de refúgios	2,11	0,14	0,02
Presença/ausência (Sørensen)	MAE, Zoantídeos, Coral maciço, Altura do substrato	2,04	0,14	0,03
Abundância (Hellinger)	MAE, Zoantídeos, Coral maciço	2,43	0,10	0,002
Presença/ausência (Hellinger)	MAE, Zoantídeos	3,04	0,07	0,001
Abundância (Gower)	Número de refúgios, MAE, Coral maciço	2,10	0,10	0,03
Abundância (Gower excluindo zeros duplos)	Número de refúgios, MAE	2,47	0,05	0,001

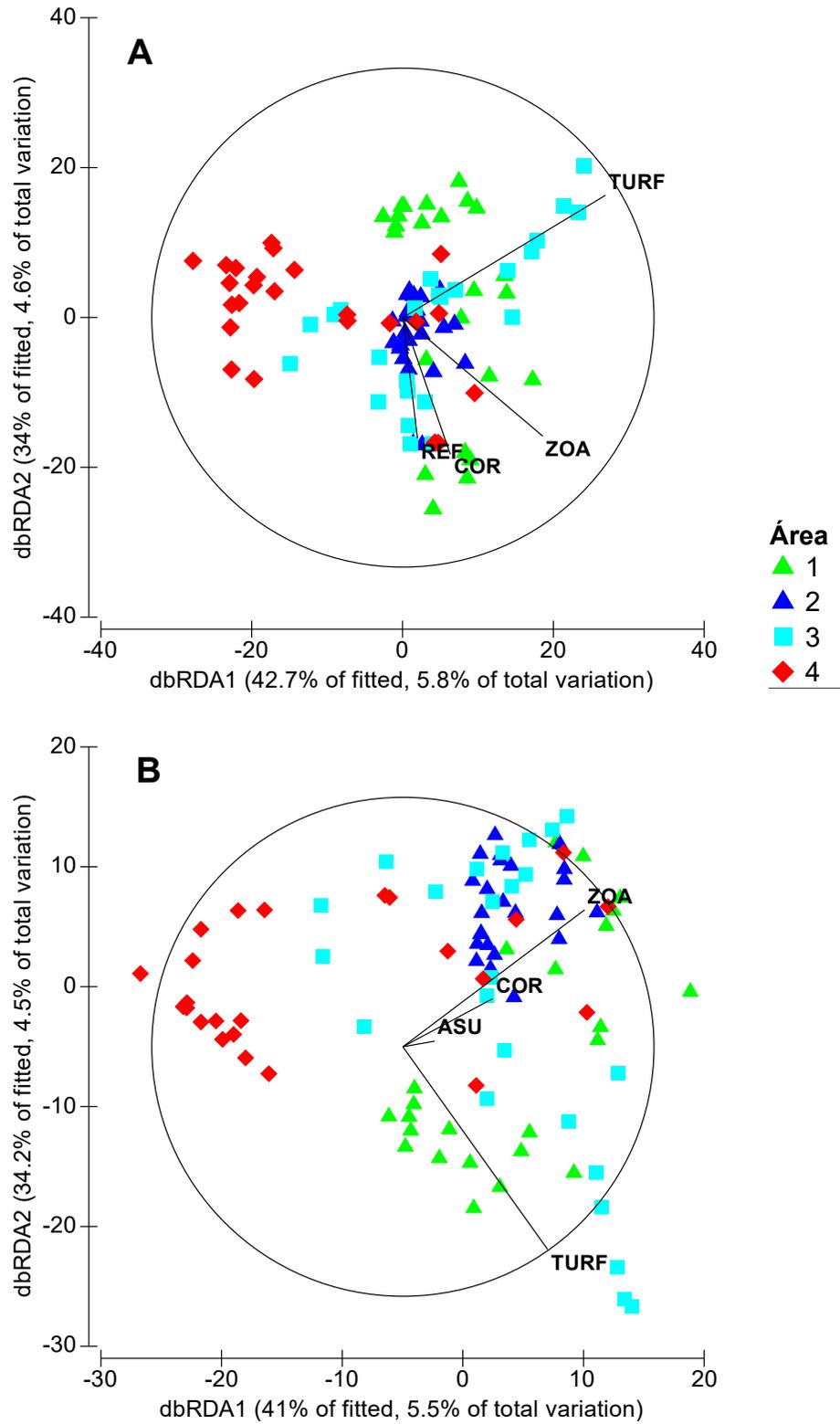


Figura III-6. Diagrama de ordenação da dbRDA da dissimilaridade de Bray-Curtis (dados de abundância) (A) e da dissimilaridade de Sørensen (dados de presença/ausência) (B) como matrizes resposta. ZOA, zoantídeos; COR, coral maciço; REF, número de refúgios; ASU, altura do substrato.

4. DISCUSSÃO

Este estudo corrobora com a ideia de que ambientes recifais são muito heterogêneos em diferentes escalas espaciais. A estrutura do habitat variou tanto entre os transectos de uma mesma área quanto entre diferentes áreas. Esta variabilidade foi claramente observada pela dispersão dos transectos no diagrama de ordenação e pelas diferenças detectadas pelo PERMDISP. Neste estudo, a heterogeneidade do habitat de cada área foi avaliada na escala dos transectos. Dessa maneira, áreas com transectos que exibem menor dominância de um grupo bentônico específico ou que alternam a dominância entre transectos são mais heterogêneas, enquanto transectos sucessivos onde predominam um único grupo bentônico configuram áreas mais homogêneas. Além da cobertura benthica, características estruturais do habitat, como a alternância entre substratos tridimensionalmente complexos para substratos planos, são importantes agentes da heterogeneidade. Variações no grau de heterogeneidade entre as áreas foram associadas estes fatores, com a área mais homogênea (área 4) sendo dominada por zoantídeos, com uma pequena variação na altura do substrato, enquanto a área mais heterogênea (área 2), foi aquela com uma percentagem mais equitativa de zoantídeos, algas frondosas e MAE e com a altura do substrato mais variável. Processos governados pelas características das espécies (p. ex. crescimento, predação, diferenças na mortalidade) e/ou processos aleatórios (p.ex. dispersão espacialmente limitada) são conhecidos por produzir comunidades heterogêneas que variam através de gradientes espaciais (BORCARD *et al.*, 1992; DRAY *et al.*, 2006; HENRY *et al.*, 2010).

A variação espacial na estrutura da assembleia e na composição de espécies (beta diversidade) dentro de cada área foi diferente entre as áreas. Além disso, a beta diversidade através das áreas foi positivamente relacionada com a heterogeneidade do habitat, independentemente da medida de dissimilaridade utilizada. Uma maior variação na composição de espécies foi observada para a área 4, que apresenta a menor dominância de um grupo bentônico específico, enquanto a área 2, com elevada cobertura de zoantídeos (65,11%±30,73, representados pela *Palythoa caribaeorum* e *Zoanthus sociatus*) apresentou uma menor beta diversidade. Os zoantídeos não contribuem para gerar a complexidade, e quando cobrem grandes porções do substrato impedem mais vigorosamente que outros organismos se estabeleçam (MUELLER & HAYWICK, 1995; HAYWICK & MUELLER, 1997), reduzindo assim a heterogeneidade do habitat. Nesse sentido, a dominância de organismos tridimensionalmente pouco complexos (zoantídeos) parece ter contribuído para a menor beta diversidade, enquanto a composição de espécies variou mais fortemente em uma área com cobertura que confere maior complexidade (algas frondosas), intercaladas com outras coberturas (como zoantídeos e MAE).

As espécies de peixes variam em resposta da presença/ausência de macroalgas, as quais podem suportar diferentes espécies de peixes recifais (PÉREZ-MATUS & SHIMA, 2010). As estruturas vegetativas das macroalgas podem fornecer uma série de 'serviços' para peixes, como alimento (ou locais de alimentação) e refúgio para peixes pequenos ou de médio porte contra potenciais predadores (MEDEIROS *et al.*, 2010). A importância das algas também pode variar com a ontogenia ou dependendo das condições ambientais locais (grau de exposição às ondas e presença de predadores) (STENECK *et al.*, 2002; CHRISTIE *et al.*, 2007). As áreas com os extremos de heterogeneidade do habitat deste estudo variaram quanto à percentagem de cobertura de algas frondosas (área 2 - 7,00±17,14%; área 4- 40,45±34,94%), sugerindo a importância das macroalgas para a beta diversidade em uma pequena escala.

Diversos mecanismos podem estar envolvidos na relação positiva entre a heterogeneidade do habitat e a variação da estrutura e composição de espécies em escalas espaciais curtas (entre transectos de uma mesma área). Agregações intraespecíficas de espécies podem existir devido a partição do recurso, interações biológicas e limitações do habitat físico (VEECH *et al.*, 2003), dispondo as espécies de maneira particular dentro de cada local (RODRÍGUEZ-ZARAGOZA *et al.*, 2011). Espécies podem exibir uma preferência a determinado tipo de estrutura, que quando compartimentalizada pode fornecer obstáculos para a ampla distribuição de peixes sedentários ou territoriais em um recife, gerando variações na composição em uma pequena escala. A complexidade estrutural também promove uma estrutura mais compartimentalizada pelo decréscimo das interações entre os subgrupos. Estudos demonstram que obstáculos interferem os movimentos das presas e dos predadores e podem acarretar uma menor taxa de ataque (encontros entre predadores e presas) e menores taxas de interferência (encontros entre predadores) (HAUZY *et al.*, 2010). A variabilidade ambiental é considerada a principal causa da diversidade biológica e transfere esta diversidade para a diversidade alfa a partir da beta diversidade (LOREAU, 2000).

Apesar da área 4 (com maior heterogeneidade do habitat e beta diversidade) ter apresentado uma maior diversidade alfa do que a área 2 (habitat mais homogêneo, com menor beta diversidade), relações positivas significativas com a diversidade beta foram observadas apenas para a riqueza de espécies. O menor valor de r^2 registrado para as relações entre a beta diversidade e a diversidade de Shannon demonstra que as relações significativas encontradas tiveram forte influência das espécies raras. Outros fatores, como as diferenças nas distâncias das áreas para a costa e as diferenças nos níveis de interferências humanas causadas por atividades turísticas, por exemplo, podem ser mais influenciadores da diversidade alfa de cada área do que a heterogeneidade do habitat. Além disso, processos locais, como a competição e a predação, são conhecidos por influenciarem a riqueza de espécies local (LAWTON, 1999).

Distúrbios descentralizados causados pela influência humana podem ser agentes da heterogeneidade do habitat em pequenas escalas espaciais. Dinâmicas assíncronas de manchas individuais de habitat podem produzir heterogeneidade em níveis de distúrbios baixos, com a formação de mosaicos de habitats com diferentes estágios sucessionais (HEWITT *et al.*, 2010). Um aumento na heterogeneidade do habitat em uma pequena escala foi associado à visitação por mergulhadores em cavernas submarinas, onde as áreas onde a atividade de mergulho é proibida apresentaram organismos bentônicos mais homogênea e distribuídos do que em áreas onde a visitação é permitida (GUARNIERI *et al.*, 2012). Nesse sentido, a maior heterogeneidade do habitat observada nesse estudo para a área localizada no continente pode ter um componente não medido diretamente relacionado à interferência humana.

As mudanças potenciais na heterogeneidade em pequenas escalas podem ser um sintoma de uma perda da biodiversidade em andamento, como resultado de baixos níveis de distúrbios humanos (FRASCHETTI *et al.*, 2001). Estes distúrbios quando não aleatórios podem aumentar a heterogeneidade na distribuição de organismos sensíveis, podendo afetar a biodiversidade através do desaparecimento de determinadas taxas (GUARNIERI *et al.*, 2012). DORNELAS *et al.* (2006) demonstrou que habitats adjacentes podem apresentar marcantes diferenças na comunidade, decrescendo então a escala na qual a heterogeneidade deve ser considerada importante para a biodiversidade. Mesmo dentro de áreas aparentemente homogêneas em uma pequena escala (como em substratos inconsolidados), foi observada uma heterogeneidade nas distribuições de espécies, de forma que a homogeneização destes habitats pode impor uma ameaça à diversidade gama (HEWITT *et al.*, 2010). Tais mudanças na beta diversidade dentro de um site podem ter importantes implicações na avaliação de potenciais

trocas de regimes, entre estados de habitats heterogêneos, com maior diversidade de espécies, a estados depauperados, com estrutura do habitat e composição de espécies mais homogênea (GUARNIERI *et al.*, 2012).

Também foram encontradas diferentes estruturas da assembleia entre as áreas. Essas diferenças foram evidentes tanto com dados de abundância quanto com dados de presença/ausência, apesar de sobreposições entre as áreas terem sido observadas. As coberturas de MAE e zoantídeos foram as variáveis apontadas pela maioria dos modelos como responsáveis pela variação das assembleias entre as áreas. A baixa percentagem de explicação dos modelos (5 – 14%) pode ser relacionada à ausência de gradientes ambientais marcantes entre as áreas, com os mesmos grupos de organismos bentônicos presentes nas diferentes áreas. Demonstra também que mesmo em áreas situadas fora de marcantes gradientes ambientais, podem ser observadas significativas variações na heterogeneidade do habitat e na beta diversidade em menores escalas.

Este estudo indica que mesmo em escalas de dezenas de metros, para organismos móveis, a composição da assembleia de peixes como um todo pode variar e que essa variação pode ser associada à heterogeneidade do habitat. Uma associação positiva entre a beta diversidade e a heterogeneidade do habitat foi observada, que pode ser atribuída principalmente à presença de zoantídeos como agentes homogeneizadores da estrutura do habitat. Estudos futuros que priorizem determinar a influência da heterogeneidade do habitat em pequenas escalas (entre transectos) na determinação da diversidade espacial da assembleia de peixes em escalas maiores (locais e regionais) podem ser importantes para avaliar a ameaça da homogeneização de habitats, ainda em estágios iniciais, para a biodiversidade.

5. CONCLUSÕES

1. A estrutura do habitat e a assembleia de peixes variaram amplamente entre os transectos de uma mesma área. Apesar desta variação, transectos dentro de uma mesma área foram mais prováveis de terem condições de habitat e composição das assembleias semelhantes do que transectos de diferentes áreas. Isto suporta a ideia que ambientes recifais são muito heterogêneos em múltiplas escalas espaciais.
2. A heterogeneidade da estrutura assembleia de peixes e da composição (beta diversidade) foi positivamente correlacionada com a heterogeneidade do habitat em uma pequena escala (entre transectos). A cobertura de zoantídeos predominou em áreas com menor heterogeneidade do habitat, o que foi relacionado à menor beta diversidade em escalas menores.
3. Relações positivas entre a beta diversidade e a diversidade alfa foram observadas através das áreas, entretanto foram significativas apenas com o uso da riqueza de espécies. Outros fatores como, as distâncias das áreas para a costa e as diferenças nos níveis de interferências humanas causadas por atividades turísticas, podem ser mais influenciadores da diversidade alfa de cada área do que a heterogeneidade do habitat.

4. A estrutura e composição da assembleia de peixes diferiu entre as 4 áreas, e as variáveis que mais contribuíram para tais variações foram matrizes de algas epilíticas, zoantídeos, e em menor extensão coral maciço. Isto indica que, mesmo apresentando uma baixa contribuição para a complexidade topográfica, e de estarem presentes em todas as áreas, estes grupos bentônicos apresentaram uma significativa importância como agentes da heterogeneidade entre e dentro de diferentes áreas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDERSON, M.J.; MILLAR, R.B. Spatial variation and effects of habitat on temperate reef fish assemblages in northeastern New Zealand. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 305, n. 2, p. 191–221. 2004.

ANDERSON, M.J.; ELLINGSEN, K.E.; MCARDLE, B.H. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. **Ecology letters**, v. 9, n. 6, p. 683–93. 2006.

ANDERSON, M.J.; WILLIS, T.J. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. **Ecology**, v. 84, p. 511–525. 2003.

ANDERSON, M.J.; GORLEY, R.N.; CLARKE, K.R. **PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods**. Primer-E, Plymouth, UK, 2008. 214 p.

ARIAS-GONZÁLEZ, J.E.; DONE, T.J.; PAGE, C.A.; CHEAL, A.; KININMONTH, S.; GARZA-PÉREZ, J.R. Towards reef scape ecology: relating biomass and trophic structure of fish assemblages to habitat at Davies Reef, Australia. **Marine Ecology Progress Series**, v. 320, p. 29–41. 2006.

BECKING, L.E.; CLEARY, D.F.R.; DE VOOGD, N.J.; RENEMA, W. DE BEER, M.; VAN SOEST, R.W.M.; HOEKSEMA, B.W. Beta diversity of tropical marine benthic assemblages in the Spermonde Archipelago, Indonesia. **Marine Ecology**, v. 27, p. 76–88. 2006.

BORCARD, D.; LEGENDRE, P.; DRAPEAU, P. Partialling out the spatial component of ecological variation. **Ecology**, v. 73, p. 1045–1055. 1992.

CHRISTIE, H.; JØRGENSEN, N.M.; NORDERHAUG, K.M. Bushy or smooth, high or low; importance of habitat architecture and vertical position for distribution of fauna on kelp. **Journal of Sea Research**, v. 58, p. 198–208. 2007.

CLARKE, R.T.; GORLEY, R.N. **Primer v6**. PrimerE, Plymouth. 2006.

CLARKE, K.R.; WARWICK, R.M. **Change in marine communities. An approach to statistical analysis and interpretation**. PRIMER-E Ltd., Plymouth, UK. 2001.

COLWELL, R.K. **EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2. User's Guide and applications**. Disponível em <<http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>>. Acesso em janeiro 2011.

CRAMER, M.J.; WILLIG, M.R. Habitat heterogeneity, species diversity and null models. **Oikos**, v. 108, p. 209–218. 2005.

- DIAS, C.; BONECKER, S.L.C. Long-term study of zooplankton in the estuarine system of Ribeira Bay, near a power plant (Rio de Janeiro, Brazil). **Hydrobiologia**, v. 614, n. 1, p. 65–81. 2008.
- DORNELAS, M; CONNOLLY, S.R.; HUGHES, T.P. Coral reef diversity refutes the neutral theory of biodiversity. **Nature**, v. 400, p. 80–82. 2006.
- DOWNES, B.J.; LAKE, P.S.; SCHREIBER, E.S.G.; GLAISTER, A. Habitat structure and regulation of local species diversity in a stony, upland stream. **Ecological Monographs**, v. 68, p. 237–257. 1998.
- DRAY, S.; LEGENDRE, P.; PERES-NETO, P.R. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbor matrices (PCNM). **Ecological Modelling**, v. 196, p. 483–493. 2006.
- ELLINGSEN, K.E.; GRAY, J.S. Spatial patterns of benthic diversity: is there a latitudinal gradient along the Norwegian continental shelf? **Journal of Animal Ecology**, v. 71, p. 373–389. 2002.
- FRASCHETTI, S.; BIANCHI, C.N.; TERLIZZI, A.; FANELLI, G; MORRI, C.; BOERO, F. Spatial variability and human disturbance in shallow subtidal hard substrate assemblages: a regional approach. **Marine Ecology Progress Series**, v. 212, p. 1–12. 2001.
- GRAY, J.S. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 250, p. 23–49. 2000.
- GUARNIERI, G.; TERLIZZI, A.; BEVILACQUA, S.; FRASCHETTI, S. Increasing heterogeneity of sensitive assemblages as a consequence of human impact in submarine caves. **Marine Biology**, v. 159, n. 5, p. 1155–1164. 2012.
- HARBORNE, A.R.; MUMBY, P.J.; FERRARI, R. The effectiveness of different meso-scale rugosity metrics for predicting intra-habitat variation in coral-reef fish assemblages. **Environmental Biology of Fishes**, v. 94, n. 2, p. 431–442. 2011.
- HARBORNE, A.R.; MUMBY, P.J.; ZYCHALUK, K.; HEDLEY, J.D.; BLACKWELL, P.G. Modeling the beta diversity of coral reefs. **Ecology**, v. 87, n. 11, p. 2871–81. 2006.
- HAUZY, C.; TULLY, T.; SPATARO, T.; PAUL, G.; ARDITI, R. Spatial heterogeneity and functional response: an experiment in microcosms with varying obstacle densities. **Oecologia**, v. 163, n. 3, p. 625–36. 2010.
- HAYWICK, D.W.; MUELLER, E.M. Sediment retention in encrusting *Palythoa* spp. – a biological twist to a geological process. **Coral Reefs**, v. 16, p. 39–46. 1997.
- HENRY, L.A.; DAVIES, A.J.; ROBERTS, M.J. Beta diversity of cold-water coral reef communities off western Scotland. **Coral Reefs**, v. 29, n. 2, p. 427–436. 2009.
- HEWITT, J.E.; THRUSH, S.E.; HALLIDAY, J.; DUFFY, C. The importance of small-scale habitat structure for maintaining beta diversity. **Ecology**, v. 86, p. 1619–1626. 2005.
- HEWITT, J.; THRUSH, S.; LOHRER, A.; Townsend, M. A latent threat to biodiversity: consequences of small-scale heterogeneity loss. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 5, p. 1315–1323. 2010.

IGNACIO, B.L.; JULIO, L.M.; JUNQUEIRA, A.O.R.; FERREIRA-SILVA, M.A.G. Bioinvasion in a Brazilian bay: filling gaps in the knowledge of southwestern Atlantic biota. **PloS one**, v. 5, n. 9, p. 1–9. 2010.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Geografia do Brasil–Região Sudeste**. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, v. 3, p. 1–89. 1977.

HEINO, J.; GRÖNROOS, M.; ILMONEN, J.; KARHU, T.; NIVA, M.; PAASIVIRTA, L. Environmental heterogeneity and β diversity of stream macroinvertebrate communities at intermediate spatial scales. **Freshwater Science**, v. 32, p. 142–154.

LAWTON, J.H. Are there general laws in ecology? **Oikos**, v. 84, p. 177–192. 2013. 1999.

LEGENDRE, P.; BORCARD, D.; PERES-NETO, P.R. Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. **Ecological Monographs**, v. 75, p. 435–450. 2005.

LOREAU, M. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. **Oikos**, v. 91, p. 3–17. 2000.

KOHLER, K.E.; GILL, S.M. Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. **Computers & Geosciences**, v. 32, p. 1259–1269. 2006.

MACARTHUR, R.H. Patterns of species diversity. **Biological Review**, v. 40, p. 510–533. 1965.

MEDEIROS, P.R.; GREMPEL, R.G.; SOUZA, A.T.; ILARRI, M.I.; ROSA, R.S. Non-random reef use by fishes at two dominant zones in a tropical, algal-dominated coastal reef. **Environmental Biology of Fishes**, v. 87, p. 237–246. 2010.

MUELLER, E.; HAYWICK, D.W. Sediment assimilation and calcification by the Western Atlantic reef zoanthid, *Palythoa caribaeorum*. **Bulletin de l'Institut Océanographique**, v. 14, p. 89–100. 1995.

NOGUEIRA, C.R.; BONECKER, A.C.T.; BONECKER, S.L.C.; SANTOS, C.C. Studies of zooplankton near the Nuclear Power Plant—Angra I. Preoperational conditions (RJ-Brazil), p. 3221–3233. In MAGOON, O. (ed.), **Coastal Zone '91—Beach**, v. 4. New York: American Society of Civil Engineering, 1991.

PÉREZ-MATUS, A.; SHIMA, J.S. Disentangling the effects of macroalgae on the abundance of temperate reef fishes. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 388, n. 1-2, p. 1–10. 2010.

PERRY, C.T.; LARCOMBE, P. Marginal and non-reef-building coral environments. **Coral Reefs**, v. 22, n. 4, p. 427–432. 2003.

RODRÍGUEZ-ZARAGOZA, F.A.; CUPUL-MAGAÑA, A.L.; GALVÁN-VILLA, C.M.; RÍOS-JARA, E.; ORTIZ, M.; ROBLES-JARERO, E.G.; LÓPEZ-URIARTE, E.; ARIAS-GONZÁVEZ, J.E. Additive partitioning of reef fish diversity variation: a promising marine biodiversity management tool. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 8, p. 1655–1675. 2011.

STENECK, R.S.; GRAHAM, M.H.; BOURQUE, B.J.; CORBETT, D.; ERLANDSON, J.M.; ESTES, J.A.; TEGNER, M.J. Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. **Environmental Conservation**, v. 29, p. 436–459. 2002.

TOOHEY, B.D.; KENDRICK, G.A.; HARVEY, E.S. Disturbance and reef topography maintain high local diversity in *Ecklonia radiata* kelp forests. **Oikos**, v. 116, p. 1618–1630. 2007.

VEECH, J.A.; CRIST, T.O.; SUMMERVILLE, K.S. Intraspecific aggregation decreases local species diversity of arthropods. **Ecology**, v. 84, p. 3376–3383. 2003.

VOOGD, N.; DE CLEARY, D.F.R.; HOEKSEMA, B.W., NOOR, A.; VAN SOEST, R.W.M. Sponge beta diversity in the Spermonde Archipelago, SW Sulawesi, Indonesia. **Marine Ecology Progress Series**, v. 309, p. 131–142. 2006.

WHITTAKER, R.H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, v. 30, p. 279–338. 1960.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os padrões espaciais das assembleias de peixes com relação ao habitat local e em escalas temporais curtas foram avaliados neste estudo. Diferenças na composição e estrutura da assembleia foram observadas ao longo de marcantes gradientes espaciais (como a distância da foz de rios), e temporais (entre os horários do dia). Variações também foram observadas dentro e entre áreas situadas fora de marcantes gradientes ambientais. Como esperado, as variáveis de habitat medidas explicaram uma maior percentagem da variação da assembleia de peixes quando condicionadas a um gradiente ambiental marcante, em comparação com as quatro áreas onde os padrões de beta diversidade foram avaliados. As assembleias mudaram drasticamente ao longo do ciclo diário, principalmente entre os horários crepusculares, do dia e da noite. Estes resultados reforçam a ideia que as assembleias de peixes recifais são muito heterogêneas em múltiplas escalas, o que pode ser relacionado à elevada complexidade e heterogeneidade do habitat destes sistemas.

Uma medida da distância de cada local para a foz de um rio explicou a maior parte dos componentes de variação dos parâmetros da assembleia de peixes, mesmo considerando as mudanças nas variáveis locais do habitat (cobertura bêntica e complexidade topográfica). Dessa maneira, a distância pode constituir uma importante medida para considerar a influência de processos físicos oceanográficos na estruturação das assembleias de peixes. Os padrões da assembleia, como a drástica redução da abundância de peixes herbívoros com a proximidade da foz do rio indicam que a distância pode ser importante para considerar a influência de descargas de rios sobre as comunidades recifais. A cobertura bêntica, a altura do substrato e o número de refúgios explicaram uma significativa parte da variabilidade na assembleia de peixes. A redução da complexidade estrutural foi associada com a redução na riqueza e abundância de peixes, com os possíveis mecanismos envolvidos incluindo a redução de nichos disponíveis, como os locais de abrigo contra predação e descanso, bem como substrato para forrageamento.

A cobertura bêntica dos recifes rochosos estudados variou entre áreas dominadas por macroalgas ou por zoantídeos, entretanto foram observadas áreas com uma cobertura mais equitativa destes grupos bentônicos. Habitats heterogêneos tiveram uma maior cobertura de macroalgas, enquanto as áreas mais homogêneas foram dominadas por zoantídeos. Essa heterogeneidade do habitat foi positivamente associada com a variação na composição da assembleia (beta diversidade) entre transectos de uma mesma área. Estudos devem considerar a heterogeneidade do habitat como um importante preditor da variação das assembleias de peixes, e não apenas as percentagens de cobertura dos grupos bentônicos. O teste de Homogeneidade das Dispersões Multivariadas (PERMDISP) constitui uma importante ferramenta nessa avaliação.

A avaliação da complexidade do habitat é um problema multivariado, já que diversos aspectos da estrutura e composição dos habitats devem ser considerados em sua avaliação. O tempo necessário para a realização das medições em campo é um dos principais problemas na avaliação de variáveis estruturais do habitat. Neste estudo, a complexidade topográfica em uma menor escala foi avaliada através da contagem do número de refúgios por quadrat, sendo gerado um número considerável de repetições (60 fotografias por local – capítulo I; 480 fotografias por área – capítulo III). Com isso, um conjunto significativo de dados foi levantado a partir de um tempo reduzido em campo. O número de refúgios foi positivamente associado com a abundância de espécies de pequeno porte, apesar de não ter sido relacionado com a riqueza de espécies e abundância de peixes.

A altura do substrato foi estimada em campo, como uma medida de complexidade topográfica. Mostrou-se eficaz como variável explanatória dos padrões espaciais da assembleia, e pode ser relacionada com a estrutura tridimensional dos costões, importante para aumentar a área superficial para fixação de organismos bentônicos e substrato para alimentação, abrigo e reprodução de peixes recifais. As áreas compostas por pedras grandes, geralmente maiores que 1m de altura, tiveram os menores números de refúgios. Essa relação negativa foi mais marcante entre as áreas protegidas e abrigadas da ação das ondas nas ilhas mais distantes da foz do rio, tanto que estas variáveis não foram colineares dentro do critério utilizado (correlação < 0,7). Em trabalhos futuros, poderiam ser avaliadas as influências da interação entre a complexidade topográfica em uma maior escala (p. ex., a altura do substrato) e a complexidade em escalas menores (p. ex., número de refúgios) sobre as assembleias de peixes. Quatro categorias poderiam ser geradas a partir dessa interação, desde áreas com elevada complexidade em ambas as escalas até áreas pouco complexas nas duas escalas, uma vez que podem afetar as assembleias de peixes (p. ex. composição, estrutura de tamanho e grupos tróficos) de maneira diferenciada.

Este estudo representou uma descrição inicial da variação das assembleias através do ciclo diário. A riqueza de espécies e a abundância de peixes foram maiores durante os horários do dia, com valores intermediários nos horários crepusculares e atingiram os menores valores durante a noite. Diferenças na abundância de espécies dominantes foram observadas entre os horários da manhã e tarde, porém este padrão foi dependente do local. Censos visuais noturnos devem ser utilizados como uma maneira de coletar um dado mais completo. Diversos aspectos, como a efetividade de áreas marinhas protegidas sobre a assembleia de peixes noturnos, o papel dos peixes noturnos para a dinâmica trófica de comunidades de recifes rochosos ainda são desconhecidos. A influência da disponibilidade de abrigos diurnos para a abundância de peixes noturnos e suas relações com a cobertura bêntica são ainda pouco estudados.

Os três capítulos abordaram as relações das assembleias de peixes com variáveis físicas, biológicas e estruturais e variações temporais de curto prazo. As assembleias apresentaram variações em escalas espaciais curtas (de transectos até poucos km),

demonstrando que ilhas separadas a 4 km, por exemplo, podem apresentar marcadas diferenças no habitat e na estrutura, composição e heterogeneidade das assembleias de peixes. Dessa maneira, ações de conservação e manejo de recifes rochosos devem ser localmente determinadas para serem efetivas na função a que se propõem. O declínio na biodiversidade de recifes costeiros tem sido observado em todo o mundo, e para sua conservação é importante identificar os fatores que determinam a distribuição de seus organismos expansivamente. Esse trabalho apresentou uma contribuição nesse sentido, uma vez que identificou variáveis importantes para a estruturação das assembleias em escalas locais.