

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO

CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS

DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA

**PARTILHA DE HÁBITAT ENTRE PEIXES TERRITORIALISTAS
NOS RECIFES DE TAMANDARÉ – PE**

Andreza C. Gomes Pacheco

RECIFE

2008

Andreza Cecília Gomes Pacheco

**PARTILHA DE HÁBITAT ENTRE PEIXES TERRITORIALISTAS
NOS RECIFES DE TAMANDARÉ – PE**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos para a obtenção do título de mestre em Oceanografia.

Orientadora: Dr^a. Beatrice Padovani Ferreira

RECIFE

2008

P116p

Pacheco, Andreza C. Gomes

Partilha de habitat entre peixes territorialistas nos recifes de Tamandaré - PE / Andreza Cecília Gomes Pacheco. – Recife: O Autor, 2008.

vii, 74 f.; il., gráfs., tabs.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG. Programa de Pós-Graduação em Oceanografia, 2008.

Inclui referências bibliográficas.

1. Oceanografia. 2. Partilha de Habitat. 3. Pomacentridae. 4. Peixes Recifais. 5. Territorialismo. I. Título.

551.46 CDD (22.ed.)

UFPE/BCTG/2008-050

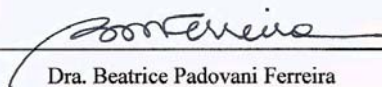
UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA

Partilha de hábitat entre peixes territorialistas nos recifes de
Tamandaré - PE

Andreza Cecília Gomes Pacheco

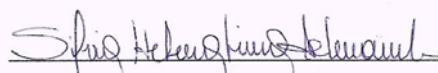
Tese defendida no dia 25 de fevereiro de 2008 e aprovada pela Banca Examinadora composta
pelos seguintes professores:



Dra. Beatrice Padovani Ferreira
Orientadora



Dr. Paulo Jorge Parreira dos Santos
Examinador Interno
Universidade Federal de Pernambuco



Dra. Silvia Helena Lima Schwaborn
Examinador Externo
Universidade do Estado da Bahia

AGRADECIMENTOS

À professora e orientadora Beatrice Ferreira pela orientação e por todos os momentos de discussão que, mesmo quando pequenos, eram sempre cheios de idéias e muita motivação.

À Universidade Federal de Pernambuco e Departamento de Oceanografia, por mais uma etapa na minha formação e a Capes pela concessão de bolsa de mestrado.

Ao Projeto Recifes Costeiros e Instituto Recifes Costeiros, em nome do Dr. Mauro Maida, pelo apoio logístico, pelas saídas de campo e coletas.

Ao Cepene, em nome de seu chefe Sr. Clerton de Paula Santos, pelo uso das instalações.

Aos agentes de campo do Projeto/Instituto Sr. Rubens, Vagner, Alberto, Telinho e Amaro pela ajuda e companhia nos mergulhos. Agradeço, em especial, Sr. Rubens e Vagner por toda a "ajuda" na coleta dos peixes.

Aos Profs. Mauro Maida e Paulo Santos pelas sugestões na metodologia, Dudu e Japa pela ajuda e companhia nas coletas, Laís pelas figuras e fotos, Mirela pela ajuda nas figuras e bibliografia, e Bea, Simone, Thales pelas fotos. Ao Alfredo pela ajuda na identificação de espécies crípticas e George pela identificação das algas. À Myrna pelo cuidado com os alunos e por sempre ajudar os alunos distantes.

Aos membros da banca Silvia Schwamborn pelas dicas e sugestões e Paulo Santos pelas contribuições e ajuda nas análises.

Aos meus pais Maurício e Adair, por mais uma vez, em mais uma etapa, me apoiarem com muito carinho e amor. Às minhas irmãs Fabíola e Nathália pela constante torcida e por atenderem meus inúmeros favores, Nath, a sua presença e cuidado na etapa final foram maravilhosos. À minha avó Alice, meus tios, primos e toda a minha família que mesmo a distância sempre estiveram zelando por mim. Ao tio Naná por toda a ajuda na vinda pra Tamandaré e por sempre prometer voltar...

Aos queridos amigos em Tamandaré e Recife Alberto, Aldo, Ana Lúcia, Angela, Arnaldo, Bárbara, Bili, Carol, Daniel, Débora, Duduzinho, Duduzão, Fábio, Iara, João Marcelo, Mirela, Nadir, Nino, Paulo, Simone e Thales pelo abrigo, amizade e por todos os momentos juntos, todos são muito importantes na minha vida. À Ana e Iara por cuidarem de mim.

Aos meus pais "adotivos" Zazá e Fátima por tudo que fizeram por mim e pela descontração do uísquitório.

Aos meus amigos e colegas de mestrado David, Ju, Nathália, Patrícia, Vitória pela amizade e torcida. À Ju e Patrícia pelo constante abrigo em Recife e por todo carinho.

À minha querida filha Cléo (Maria) pelo amor e carinho incondicionais, pela companhia em todos os meus momentos e por alegrar minha vida. Ao Baruk, que continua conosco todos os dias.

Aos amigos que estão longe, mas sempre perto do coração Café, Hélen, Lu, Míriam, Paula, Yara, Zazá, amigos do Labecopeixes e tantos outros. À Laís, amiga sempre pronta a me ajudar com fotos, idéias, conversa fiada, figuras, artigos, e lógico, conselhos. À Sequelinha por estar presente antes, durante e no fim do mestrado (muito obrigada!), por sempre me manter informada das novidades nas madrugadas e por toda a amizade.

Resumo

A influência do hábitat na distribuição e abundância de juvenis e adultos de *Stegastes fuscus*, *S. variabilis*, *Microspathodon chrysurus* e indivíduos de *Ophioblennius trinitatis*, *Labrisomus nuchippinis*, *Malacoctenus* sp1 e *M. delalandei*, foi investigada em quatro tipos de topos recifais definidos de acordo com rugosidade e cobertura de algas: topo liso e topo com rugosidade média, ambos com cobertura dominada por *Halimeda*, *Dictyota* e *Gellidiela*; topo rugoso dominado por algas filamentosas e topo rugoso dominado por tapete de *Amphiroa*. Os censos dos peixes e a estimativa da densidade do ouriço *Echinometra lucunter* foram realizados através da metodologia do transecto de faixa, enquanto a cobertura do substrato foi determinada pela metodologia de interseção de pontos e a rugosidade através do transecto de corrente. A distribuição de adultos das espécies de *Stegastes* mostrou que ambas possuem preferência por topos com rugosidade maior, que apresentam maior disponibilidade de abrigo. *S. fuscus* foi a espécie dominante nos topos rugosos independente da cobertura de algas, apresentando a densidade positivamente correlacionada a rugosidade. Juvenis de *S. fuscus* ocorreram em todos os tipos de topo, não ocorrendo diferenças significativas na densidade. Juvenis de *S. variabilis* assentaram em todos os topos recifais, mas foram significativamente menos abundantes em topos dominados por adultos de *S. fuscus*. Adultos de *S. variabilis* ocorreram somente em topos lisos e com rugosidade média, com maior abundância nesse último, e foi ausente nos topos dominados por *S. fuscus*, indicando migração ontogenética de juvenis ou processos pós-recrutamento, como competição. Houve correlação negativa entre as densidades de adultos das espécies de *Stegastes*, indicando um possível efeito de exclusão. A densidade do ouriço *E. lucunter* foi maior nos topos com cobertura de algas filamentosas. Nessas áreas a abundância de *S. fuscus* esteve inversamente correlacionada à densidade de *E. lucunter*, indicando competição por herbivoria. Apesar de adultos de *M. chrysurus* ocorrerem em topos dominados pelo tapete de *Amphiroa*, eles foram encontrados principalmente naqueles dominados por algas filamentosas, onde juvenis estiveram restritos a colônias do hidrocoral *Millepora alcicornis*. A espécie *O. trinitatis* ocorreu preferencialmente no topo rugoso com algas filamentosas. A preferência pelo topo rugoso médio com maior diversidade de espécies de algas pela espécie críptica *L. nuchippinis* pode ser devido a maior proteção, abrigo e alimento disponibilizados por este topo. As espécies *Malacoctenus* sp1 e *M. delalandei* aparentemente não apresentaram preferência por tipo de topo, entretanto, isso pode ter relação com a metodologia utilizada. A rugosidade e composição do substrato foram determinantes na distribuição dos peixes territorialistas, porém, processos pós-assentamento também exercem papel importante na estruturação dessas comunidades.

Palavras-chave: Partilha de habitat, territorialismo, peixes crípticos, Pomacentridae, peixes recifais.

Abstract

The influence of habitat on the distribution and abundance of juveniles and adults of *Stegastes fuscus*, *S. variabilis*, *Microspathodon chrysurus* and individuals of *Ophioblennius trinitatis*, *Labrisomus nuchippinis*, *Malacoctenus* sp1 and *M. delalandei* was investigated on four types of reef flats defined according to rugosity and algal cover: low and medium rugosity flats, both with algae assemblage dominated by *Halimeda*, *Dictyota* and *Gellidiela*; high rugosity dominated by turf algae and high rugosity dominated by *Amphiroa* mat. Fish censuses and the estimate density of sea urchin *Echinometra lucunter* were conducted using belt-transect method while substrate cover was estimated by point-base method and contour measurements (rugosity). The density of sea urchin *Echinometra lucunter* was also estimated. The distribution of adults of *Stegastes fuscus* and *S. variabilis* showed a preference of both for reef flats with higher rugosity, which present higher shelter availability. *S. fuscus* was the dominant species in the reef flats with higher rugosity, independent of the prevailing kind of algal cover, with density positively correlated to rugosity. Juveniles of *S. fuscus* occurred in all types of reef flats, with no significant difference in density. *S. variabilis* juveniles settled in all reef types, but they were less abundant on reef flats dominated by adults of *S. fuscus*. Adults of *S. variabilis* occurred only on low and medium rugosity habitats, with higher abundances on medium rugosity flats, being absent on *S. fuscus* dominated flats, indicating ontogenetic migration of juveniles or post settlement, such as competition. There was a negative correlation between densities of adults of *S. fuscus* and *S. variabilis*, indicating a possible exclusion effect. Densities of *E. lucunter* were higher in turf covered habitats. In these areas higher densities of *S. fuscus* were inversely correlated to higher *E. lucunter* abundances indicating herbivory competition. Although adults of *M. chrysurus* occurred in flats dominated by *Amphiroa* mat, they were mostly found at flats dominated by turf algae, coexisting with adults of *S. fuscus*, while juveniles were restricted to hydrocoral *Millepora alcicornis* colonies. *O. trinitatis* occurred mainly in the reef flat dominated by turf algae. The preference by the cryptic species *L. nuchippinis* for medium rugosity reef flats with higher algae diversity may be due to the higher protection, shelter and food provided by this flat. The species *Malacoctenus* sp1 and *M. delalandei* did not seem to have preference for reef flats, however, this can be related with the methodology used. Rugosity and substrate composition were determinant on the distribution of territorial fishes, however, post recruitment processes also exert an important role in structuring these communities.

Keywords: Habitat partitioning, territorialism, cryptic fishes, Pomacentridae, coral reef fishes.

SUMÁRIO

Introdução Geral	1
------------------------	---

Capítulo 1 – Partilha de hábitat entre pomacentrídeos territorialistas nos recifes de Tamandaré – PE.

Introdução.....	5
Material e Métodos.....	8
Resultados.....	16
Discussão.....	30

Capítulo 2 – Distribuição de peixes territorialistas crípticos nos recifes de Tamandaré – PE.

Introdução.....	37
Material e Métodos.....	40
Resultados.....	47
Discussão.....	57
Considerações Gerais.....	61
Referências Bibliográficas.....	62

Introdução Geral

Os recifes de coral abrigam as mais coloridas e diversas comunidades de peixes e oferecem uma enorme variedade de nichos ecológicos para as espécies (Lowe-McConnell, 1999). A quantidade de espécies de peixes presentes nos recifes inclui estes entre os ambientes mais ricos em peixes do mundo (Sale, 1991), sendo a diversidade a característica mais notável dos peixes recifais, tanto em de número de espécies como em variações morfológicas (Choat & Bellwood, 1991).

Os hábitos e comportamentos tróficos nesses ambientes também são muito diversos (LoweMcConnel, 1999). Entre as principais categorias tróficas dos peixes estão: planctívoros, piscívoros, onívoros, invertívoros bentônicos, que se alimentam de corais e invertebrados sésseis ou móveis, e herbívoros (Nybbakken, 2001).

A estrutura das comunidades de peixes recifais pode ser determinada por variações estocásticas tanto espaciais quanto temporais no recrutamento (Doherty, 1991) e por processos denso-dependentes como competição (por comida, habitat, etc.) ou predação, particularmente de jovens recrutas (Hixon, 1991). As interações competitivas interespecíficas podem levar as espécies a partilhar recursos, ocupar micro-habitats diferentes ou horários de atividade diferentes (Ebeling & Hixon, 1991) e as intraespecíficas mostram maior efeito nas taxas de crescimento e maturação (quantitativo) do que nas de sobrevivência (qualitativo) (Sale, 1991). Esses diferentes processos ecológicos agem de maneiras fundamentalmente diferentes influenciando uns aos outros de forma indireta (Jones & McCormick, 2006).

Vários atributos de associações de peixes recifais podem ser fortemente influenciados pelas variações nas características dos habitats (Holbrook *et al.*, 2000). A morfologia recifal parece ser um dos fatores mais importantes que regem a organização de comunidades de peixes (Letourneur, 1996). A complexidade topográfica pode exercer grande influência na abundância das espécies de peixes sedentárias e territoriais, que possuem elevada associação com o substrato (Cecarrelli, 2001), uma vez que uma maior complexidade pode fornecer mais abrigos contra predação, maior número de territórios e aumentar a disponibilidade de alimento.

Muitos dos processos ecológicos que determinam o tamanho e a dinâmica de uma população são explicitamente comportamentais, os organismos exibem

frequentemente comportamentos que asseguram o acesso a recursos em uma determinada área, um deles é o territorialismo (Osório *et al.* 2006).

O território pode ser definido como uma área ativamente defendida de forma que haja pouca ou nenhuma superposição entre os espaços usados pelos indivíduos, sendo a territorialidade mais pronunciada nos grupos que apresentam complexos padrões de comportamento reprodutivo, como por exemplo, a construção de ninhos e o cuidado parental (Odum, 1988). Os territórios alimentares em peixes podem variar no tempo, no espaço e na intensidade de defesa, alguns se sobrepõem e são divididos entre espécies diferentes, outros são definidos pelas limitações morfológicas da espécie territorialista (Horn, 1989). O comportamento territorialista também fornece vantagens consideráveis na competição por recursos ambientais críticos como, comida, espaço e abrigo (Valdés-Muñoz & Mochek, 2001).

Entre as espécies territorialistas mais características dos ambientes recifais encontram-se os pomacentrídeos herbívoros. Aos mesmos, tem sido atribuído um papel chave no aumento da diversidade de espécies de algas nos recifes através do "distúrbio intermediário", pois o consumo moderado nos territórios faz com que as espécies de algas permaneçam em estágio intermediário de sucessão, onde as densidades são mantidas baixas de maneira que os recursos não se tornam escassos, possibilitando a coexistência de várias espécies (Hixon & Brostoff, 1983; Hinds & Ballantine, 1987; Hixon & Brostoff, 1996). Os pomacentrídeos territorialistas podem ser divididos em duas categorias: fazendeiros, que defendem um pequeno território e mantêm espécies preferenciais de algas ou outros itens alimentares que diferem do entorno; ou pastadores, que defendem pequeno território composto por várias espécies de algas, mas não desenvolvem "cultivo" distinto de algas (Lewis, 1997b). Os territórios podem, ainda, ser cuidados intensivamente, mantendo uma única espécie de alga (Hata & Kato, 2002; 2003) ou extensivamente, quando mantêm ricos "jardins" com várias espécies de algas (Hata & Kato, 2004).

A herbivoria constitui um importante processo ecológico distribuindo a energia armazenada nas plantas para outros níveis tróficos, tornando os herbívoros os canalizadores de energia aos outros níveis da cadeia trófica (Choat, 1991). Ainda, a ciclagem das algas através da defecação pode prover importante fonte de detritos alóctones para a cadeia alimentar (LoweMcConnel, 1999). Dentre os herbívoros bioerosores, destacam-se os peixes-papagaio e cirurgiões e ouriços, que mordem ou raspam pedaços de substrato excretando sedimento (Horn, 1989), e exercendo ampla

influência na rugosidade do substrato. Os ouriços formam um grande grupo de herbívoros marinhos, que, apesar de possuir hábito essencialmente noturno (Ogden & Lobel, 1978), podem diminuir a atividade alimentar e a abundância de peixes herbívoros (Hay & Taylor, 1985). Uma das famílias de peixes herbívoros mais características de ambientes recifais é a família Pomacentridae, outro grupo potencialmente importante é a família Blenniidae (Choat, 1991).

Os pomacentrídeos possuem elevada importância ecológica nos recifes de coral, a qual se deve, principalmente, ao elevado número de espécies territorialistas. Estas, uma vez que assentam nos recifes e formam territórios, permanecem neles por toda a vida, vivendo em íntima relação com os substratos recifais. Devido a essas características, os pomacentrídeos territorialistas forneceram base para uma série de estudos, principalmente na década de 80, que embasam teorias sobre os processos pré e pós-recrutamento estruturantes das comunidades de peixes recifais (Sale, 1991) e de estudos sobre o papel determinante deles na estrutura de comunidades bentônicas nos recifes de coral (Cecarrelli *et al.*, 2001).

O Brasil é definido como uma das províncias biogeográficas do Oceano Atlântico, separada do Caribe principalmente pela barreira discreta formada pela pluma rio Amazonas, que é a principal responsável pelo endemismo em várias famílias de peixes recifais (Floeter *et al.*, 2008). Estima-se que aproximadamente 12 % das espécies de peixes recifais brasileiras são endêmicas, incluindo espécies da família Pomacentridae, como *Stegastes fuscus* (Rocha, 2003).

Entre os peixes recifais brasileiros destaca-se a importância do gênero *Stegastes*, que possui elevada abundância e ampla distribuição pela costa e ilhas oceânicas (Ferreira *et al.*, 1995; Ferreira *et al.*, 1998; Schwamborn & Ferreira, 2002; Floeter *et al.*, 2003; Osório *et al.*, 2006; Souza *et al.*, 2007). As espécies do gênero *Stegastes* (*S. fuscus* e *S. variabilis*) são as mais abundantes nos topos recifais de Tamandaré, onde coexistem com o outro pomacentrídeo *Microspathodon chrysurus* (Maida e Ferreira, 1997).

As espécies territorialistas crípticas também são potencialmente muito abundantes e possuem papel importante na dinâmica trófica dos ambientes recifais (Depczynski & Bellwood, 2003). Entretanto, devido à coloração e comportamento crípticos e aos métodos comumente utilizados nos estudos de peixes recifais, a abundância e número de espécies desse grupo são frequentemente subestimados (Ackerman & Bellwood, 2000; Smith-Vaniz *et al.*, 2006). Essas características também

levam a muitas dificuldades taxonômicas, principalmente, das espécies menores e menos abundantes.

O conhecimento das inter-relações dos indivíduos que co-habitam os recifes de coral partilhando espaço, alimento e abrigo, é de fundamental importância para o estabelecimento do papel da complexidade do substrato e competição na dinâmica dessas populações.

O entendimento dessas interações é essencial para o manejo das áreas recifais e para a plena compreensão dos processos responsáveis pela estruturação das comunidades de peixes em recifes de coral.

Este trabalho tem como objetivo a caracterização da abundância, distribuição e partilha de habitat entre as espécies de peixes territorialistas herbívoras e crípticas nos recifes de Tamandaré, bem como, o estudo da estrutura das populações e interações com a rugosidade, o tipo de fundo, e a densidade de ouriços.

Capítulo 1: Partilha de hábitat entre pomacentrídeos territorialistas nos recifes de Tamandaré - PE

Introdução

A família Pomacentridae está entre as famílias de peixes mais características de ambientes recifais (Choat & Bellwood, 1991), compreendendo as espécies territorialistas mais conspícuas dos recifes (Ogden & Lobel, 1978). É formada principalmente por peixes pastadores e beliscadores de uma grande variedade de alimentos, sobretudo algas. As espécies territorialistas, que são principalmente aquelas solitárias que vivem próximas ao substrato, mostram-se muito agressivas e protegem seus territórios (locais de abrigo, alimentação e desova) contra conspecíficos e contra outras espécies de peixes (LoweMcConnel, 1999), principalmente aquelas com hábito alimentar semelhante (Choat, 1991). Seus territórios podem ser imediatamente identificados como agregações de algas de cor e consistência frequentemente características (Horn, 1989).

Os peixes-donzela excluem outros herbívoros dos territórios e mantêm densas agregações de algas (Montgomery, 1980; Hixon & Brostoff, 1983; Sammarco, 1983; Klumpp & Polunin, 1989; Ferreira *et al.*, 1998). Os territórios podem apresentar maior porcentagem de cobertura, biomassa, riqueza, diversidade, produtividade e possuir diferente composição de espécies de algas (Sammarco, 1983; Hinds & Ballantine, 1987; Klumpp *et al.*, 1987; Hixon & Brostoff, 1996; Ceccarelli *et al.*, 2001; Gobler *et al.*, 2006; Ceccarelli, 2007) e podem influenciar a sobrevivência, abundância e diversidade de corais (Potts, 1977; Wellington, 1982; Ceccarelli *et al.*, 2001).

O gênero *Stegastes* é um dos principais herbívoros da família Pomacentridae e possui distribuição ampla, ocorrendo principalmente no leste do Pacífico e nos trópicos no Atlântico (Choat, 1991). Possuem papel importante na estruturação das comunidades recifais e abundância de algas (Ceccarelli *et al.*, 2001).

Entre os herbívoros territorialistas mais característicos dos recifes brasileiros encontram-se *Stegastes fuscus* (Cuvier & Valenciennes, 1830), que é endêmico do Brasil, possui alta longevidade (Schwamborn & Ferreira, 2002) e é um dos peixes mais abundantes da costa brasileira (Ferreira *et al.*, 2004) e *Stegastes variabilis* (Castelnau, 1855), que também é uma espécie endêmica (Floeter *et al.*, 2003), porém, menos

abundante. *Microspathodon chrysurus* (Cuvier & Valenciennes, 1830) é um herbívoro territorialista comum no Caribe e que, no Brasil, se encontra restrito a alguns locais do nordeste (Ferreira *et al.*, 2004).

A espécie mais bem estudada, provavelmente devido à sua elevada abundância, é *S. fuscus*. A alimentação, assimilação e biomassa, diversidade e produção primárias de algas nos territórios da espécie foi estudada por Ferreira *et al.* (1998) em Arraial do Cabo, enquanto, a idade e crescimento foram analisados por Schwamborn & Ferreira (2002) e as interações agonísticas e forrageamento por Menegatti *et al.* (2003). A defesa dos territórios e alimentação da espécie foi investigada por Osório *et al.* (2006) nos recifes da Paraíba e a biologia reprodutiva por Souza *et al.* (2007). O padrão de distribuição de *M. chysurus* foi estudado nos recifes de Tamandaré (Ferreira *et al.*, 2005). Há ausência de estudos ecológicos sobre *S. variabilis*.

Interações comportamentais intra e interespecíficas podem ser importantes na determinação da distribuição espacial das populações adultas. Essas interações podem ser competitivas e levar à segregação espacial entre as espécies (Robertson & Gaines, 1986) e controlar a abundância e uso de microhabitat em habitats compartilhados (Robertson, 1996). Além de interações agressivas, o uso de diferentes microhábittats pode também ser resultado de distintas preferências em relação ao hábitat (Ebersole, 1985). As populações de herbívoros territorialistas apresentam forte relação e dependem intensamente do substrato, podendo competir ativamente com indivíduos da mesma espécie e com indivíduos de outras espécies.

Um dos principais objetivos da ecologia de comunidades é determinar os fatores que influenciam a distribuição das espécies, assim como, o papel de cada um. Esses fatores podem estar relacionados não somente a fatores biológicos, mas também à estrutura física dos ambientes (Ferreira *et al.*, 2001).

Alguns atributos recifais como rugosidade e cobertura do fundo podem influenciar diretamente a abundância e o tamanho dos indivíduos dessas espécies. Os herbívoros territorialistas têm importância considerável na estruturação de comunidades bentônicas nos territórios e na elevação da heterogeneidade espacial nos recifes de coral (Ceccarelli *et al.*, 2001).

A elevada abundância de peixes territorialistas herbívoros nos topos recifais de Tamandaré (Maida & Ferreira, 1997) aliada à conhecida importância ecológica desse grupo nos ambientes recifais (Sale, 1991), torna muito importante a investigação dos

padrões de distribuição, partilha de hábitat e das interações dessas espécies nesses recifes.

Este trabalho tem como objetivo a caracterização da distribuição dos herbívoros territorialistas da família Pomacentridae entre os diferentes tipos de topo recifal nos recifes de Tamandaré através da análise da abundância e estrutura de tamanho frente a diferentes composições e complexidades de substrato; e a investigação das interações intra e interespecíficas nessa comunidade.

Material e Métodos

A área de estudo localiza-se na região de Tamandaré (Fig. 1), caracterizada pelas formações recifais dispostas paralelamente à costa e que apresenta um clima tropical com uma estação seca de outubro a maio e temperaturas em volta de 30° C, e uma estação chuvosa entre maio e setembro com temperaturas em torno de 26° C (Maida e Ferreira, 1997). O município de Tamandaré faz parte da Área de Proteção Ambiental (APA) Marinha Costa dos Corais, que se estende ao longo de 135 km de litoral desde Tamandaré, sul do estado de Pernambuco, até Maceió, estado de Alagoas, e constitui a primeira unidade de conservação federal a incluir os recifes costeiros e a maior unidade de conservação marinha brasileira, com uma área aproximada de 413.563 hectares (Ferreira & Cava, 2001).

No complexo de recifes de Tamandaré, localiza-se a região mais extensa de desenvolvimento de recifes de corais entre as cidades de Recife e Maceió. Os recifes, em algumas áreas, podem apresentar até três linhas, formando uma proteção efetiva à linha da costa. Possuem geralmente pequena espessura e são formados por corais, algas calcárias e moluscos vermetídeos, estruturas típicas da costa nordeste brasileira (Maida & Ferreira, 2004). A extensão de cada recife varia de 1 a 4 km naqueles que estão expostos às marés baixas e até 10 km nos recifes submersos (Dominguez *et al.*, 1990).



Figura 1. Localização das áreas de estudo na região de Tamandaré – PE. Fonte: Google Earth.

De acordo com Maida & Ferreira (1997), em Tamandaré podem ser reconhecidos três grupos de formação recifal, dispostos em linhas aproximadamente paralelas à costa. A primeira linha de recifes, próxima a praia, é coberta por sedimento calcário e macroalgas, possui declive suave e se encontra expostas nas marés baixas. Nessas áreas são encontrados principalmente juvenis das famílias Acanthuridae, Labridae, Chaetodontidae, Haemulidae, Scaridae formando cardumes mistos que percorrem a área se alimentando.

Segundo Maida & Ferreira (1997), a segunda linha recifal está localizada nas lagoas recifais entre a linha da praia e a terceira linha de recifes emergentes. Essa faixa apresenta forma colunar em profundidades de 1 a 8 metros, a variadas distâncias da praia. Os topos podem ser regulares com rugosidade baixa ou apresentar superfície irregular com rugosidade maior, proporcionando maior diversidade de habitats. Depressões entre as rochas recifais formam um mosaico de piscinas arenosas pequenas e rasas e canais com pequenas cavernas internas. A fauna dos topos mais regulares é mais pobre, consistindo de pomacentrídeos juvenis (*Stegastes fuscus* e *S. variabilis*) e labrídeos juvenis da espécie *Halichoeres poeyi*. Em contraste, os topos mais irregulares são biologicamente mais diversos e mais abundantes, incluindo pomacentrídeos,

escarídeos juvenis, labrídeos, labrisomídeos e blenídeos. Pequenas cavernas e canais são habitadas por holocentrídeos, apogonídeos, penferídeos, acanturídeos, lutjanídeos haemulídeos e serranídeos.

A terceira linha recifal forma uma barreira típica do complexo recifal de Tamandaré, os recifes são formados de colunas isoladas com os topos expandidos lateralmente e coalescidos. Esse padrão de crescimento formou uma estrutura recifal com uma complexa rede de cavernas interconectadas. O topo dessa barreira é plano e erodido e normalmente emerso na maré baixa. A diversidade de peixes é similar àquela encontrada nos mesmos habitats da segunda linha de recifes (Maida & Ferreira, 1997).

Uma análise exploratória inicial (fase piloto) foi realizada de outubro a dezembro de 2006. Durante essa fase, foram realizados transectos de faixa de 5 metros de comprimento por 2 metros de largura em três tipos de topos recifais, nos quais foram identificadas espécies de pomacentrídeos territorialistas e observadas características dos topos recifais como rugosidade e composição do substrato, assim como, o status do recife em relação ao uso humano. Ao final dessa etapa foram selecionados quatro tipos de topos em quatro recifes a serem usados posteriormente nas coletas.

As coletas foram realizadas de janeiro a abril de 2007 em quatro áreas recifais, duas localizadas dentro da área de recuperação recifal, Ilha da Barra (IB) e Ilha do Cisco (IC), que compreende aproximadamente 400 hectares e onde são proibidos, desde 1999, todos os tipos de pesca e exploração, visitação, atividades náuticas e turísticas, sendo permitido apenas os estudos e monitoramento científico por equipe licenciada pelo IBAMA; e duas na área recifal aberta a essas atividades Igreja São Pedro (IG) e Pirambú (PR).

Em cada área (IB, IC, PR e IG) foram selecionados quatro topos recifais, que se encontravam na segunda ou terceira linha recifal, com diferentes características de cobertura e rugosidade: liso (Fig. 2 A) e rugoso intermediário, ambos com dominância de *Halimeda* e macroalgas não calcárias (Fig. 2 B), e dois topos com rugosidade maior, rugoso com algas filamentosas (Fig. 2 C) e rugoso com tapete dominado por *Amphiroa* (Fig. 2 D).

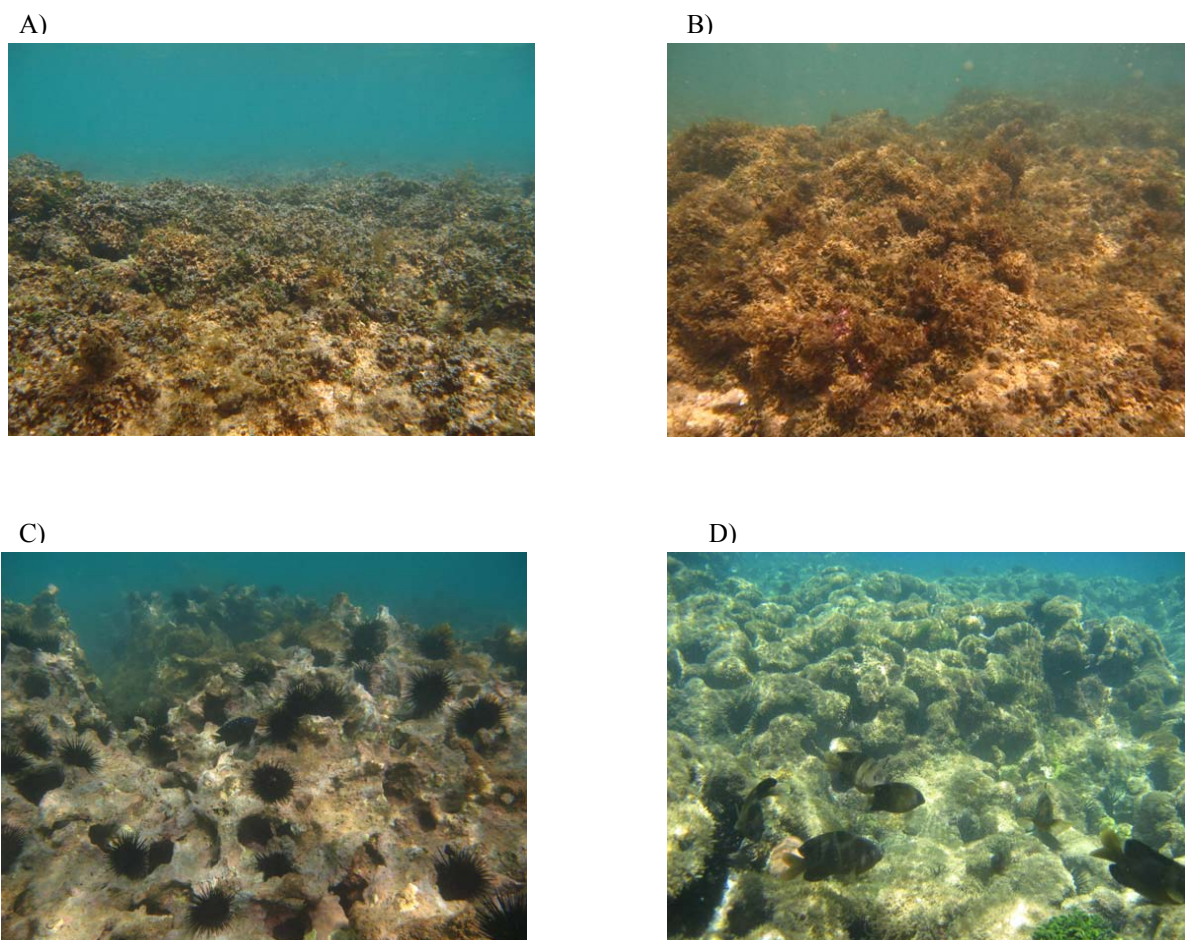


Figura 2. Tipos de topo em cada recife: liso (A), rugoso intermediário (B), rugoso com algas filamentosas C) e rugoso com tapete (D). Fotos: B.P.Ferreira e L.Chaves.

Em cada topo recifal foram realizados transectos de faixa de 5 metros de comprimento por 2 metros de largura, ao longo dos quais o número de indivíduos juvenis e adultos das espécies *Stegastes fuscus* (Fig. 3 A e B), *S. variabilis* (Fig. 4 A e B) e *Microspathodon chrysurus* (Fig. 5 A e B) foram contados, assim como, o número de ouriços. Os indivíduos foram classificados como adultos ou juvenis baseando-se na coloração, de acordo com Carvalho-Filho (1999), os juvenis de *S. fuscus* apresentam cor azul com séries de pequenas manchas azul-brilhantes da cabeça ao dorso, duas manchas ocelares negras marginadas de azul, uma abaixo da nadadeira dorsal, e outra, menor, no topo do pedúnculo caudal. Os juvenis de *S. variabilis* apresentam coloração amarelada-viva, a região superior é azul com pequenas manchas azuis brilhantes na região ocular e dorso e duas manchas ocelares negras marginadas de azul, uma abaixo da nadadeira dorsal, e outra, pequena no topo do pedúnculo caudal (Carvalho-Filho, 1999). Segundo

este autor, juvenis de *M. chrysurus* apresentam coloração azul-escura com manchas azuis brilhantes esparsas e muito contrastantes.

Durante os censos o tamanho dos indivíduos foi estimado em classes de tamanho de 2 cm. Foram realizadas 5 réplicas distribuídas aleatoriamente em cada ponto amostral, totalizando 20 réplicas em cada um dos quatro tipos de fundo recifal.

Enquanto *S. fuscus* é uma espécie reconhecidamente endêmica do Brasil (Humann & Deloach, 2003) e de status taxonômico aparentemente bem resolvido, o mesmo não ocorre com *S. variabilis*. Esta espécie difere da que ocorre no Caribe pela coloração (B.P. Ferreira com. pess.). Como a espécie foi descrita por Castelnau (1855), a partir de um espécime coletado na Bahia (B.P. Ferreira com. pess.) o tipo brasileiro é realmente *S. variabilis*, permanecendo a necessidade de validação para estas conclusões. Nos recifes de Tamandaré *S. variabilis* é uma espécie de menor porte que *S. fuscus*, que apresenta a forma juvenil de cor amarela e dorso azulado, mudando gradualmente para a forma adulta de coloração marrom uniforme (Fig. 4).

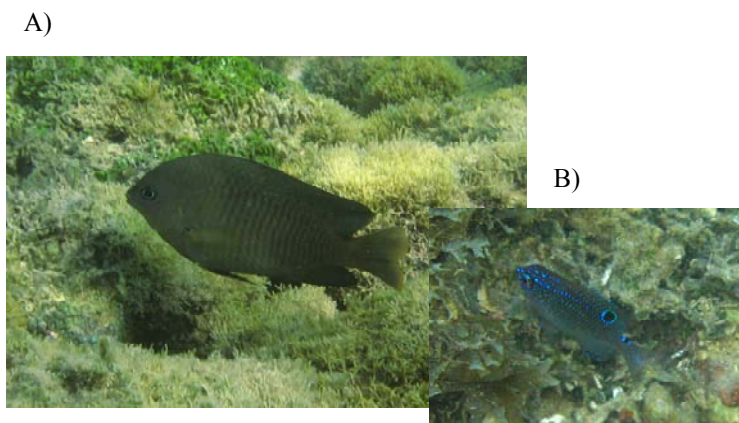


Figura 3. Adulto (A) e juvenil (B) de *Stegastes fuscus*. Fotos: T. Ushizima e S. Marques.

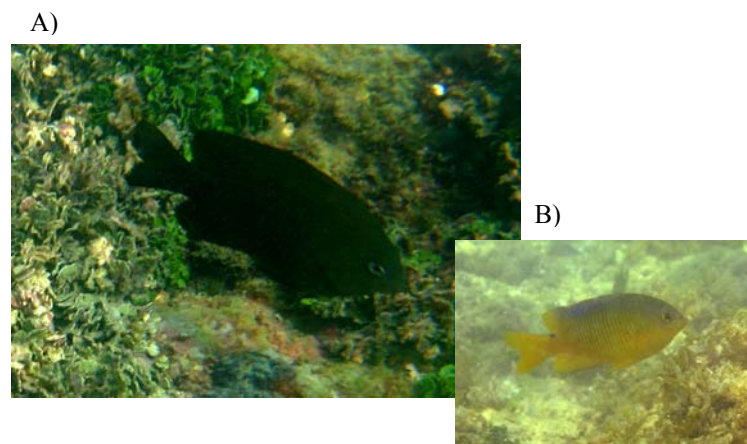


Figura 4. Adulto (A) e juvenil (B) de *Stegastes variabilis*. Fotos: B.P.Ferreira e L.Chaves.

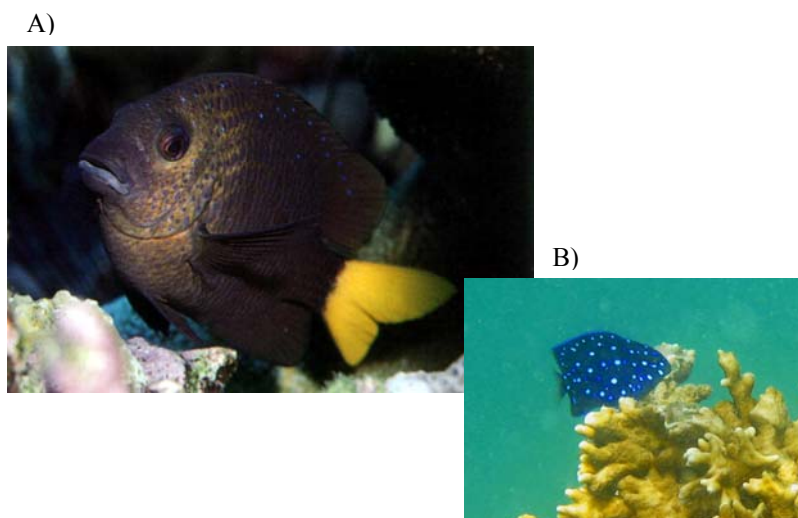


Figura 5. Adulto (A) e juvenil (B) de *Microspathodon chrysurus*. Fotos: L.Chaves e Humann & Deloach (2003).

A cobertura do fundo recifal em cada ponto amostral foi determinada através da metodologia de transecto de interseção de pontos, seguindo o protocolo Reef Check, aonde é registrada a cobertura do fundo sob pontos da linha do transecto de faixa em intervalos de 0,5m.

Os itens encontrados sob cada ponto da linha foram identificados até o menor nível taxonômico possível. Esses itens foram posteriormente agrupados em categorias, por grupos funcionais, e a porcentagem de cobertura de cada categoria em cada transecto foi calculada.

A rugosidade foi determinada através do método de transecto de corrente (Hill & Wilkinson, 2004), no qual uma corrente leve é colocada ao longo do transecto de faixa contornando a superfície recifal, e marcada a cada metro de trena. O índice de rugosidade foi obtido pela razão entre o comprimento da corrente e a distância linear de um metro da trena, assim, foram obtidas 5 réplicas para cada transecto (Rogers *et al.*, 1983).

Alguns fatores como maré e estação do ano, não levados em conta no desenho amostral, foram neutralizados através da coleta de dados sempre na mesma faixa de altura de maré e na mesma época do ano (verão).

A normalidade dos dados foi avaliada pelo teste Kolmogorov-Smirnov e a homogeneidade das variâncias pelo teste de Levene.

As abundâncias das espécies que não se apresentaram normais, foram transformadas calculando-se a raiz quadrada do valor adicionado de 3/8 ($X' = \sqrt{x + 3/8}$)

(Zar, 1999). As espécies que apresentaram os dados de abundância normais e as variâncias homogêneas, tiveram as diferenças entre recifes e tipos de topo testadas pela Análise de Variância (ANOVA).

Para estabelecer as diferenças entre os recifes, tipos de topo e a interação entre eles foi calculada uma ANOVA fatorial. Comparações *a posteriori*, quando detectadas diferenças significativas, foram feitas pelo teste de Tukey.

A abundância das espécies para as quais os dados não foram normalizados e não houve homocedasticidade, assim como, o tamanho de todas as espécies, foram comparados entre recifes e tipos de topo pelo método não paramétrico de Kruskal-Wallis, este teste foi escolhido pois permite que a variação entre recifes não seja excluídas na comparação entre tipos de topo, e vice-versa. Quando encontradas diferenças significativas, comparações *a posteriori* foram feitas através do teste de Student-Newman-Keuls (SNK) (Zar, 1999).

O teste não-paramétrico de Mann-Whitney foi usado para testar a diferença entre a abundância de adultos e juvenis de *S. fuscus* e *S. variabilis*, assim como, diferenças na abundância e no tamanho entre os tipos de topo para adultos de *S. variabilis* e *M. chrysurus* e entre os recifes para juvenis de *M. chrysurus* (Zar, 1999).

A diferença na abundância das espécies entre as áreas fechada e aberta foi feita pelo teste t quando os dados foram homocedásticos e normais. Quando esses pré-requisitos não foram satisfeitos, o teste de Mann-Whitney foi usado.

A correlação linear entre a abundância de adultos de *S. fuscus* e juvenis e adultos de *S. variabilis*, entre a rugosidade e abundância de juvenis foi feita pelo teste de reamostragem Bootstrap ($n = 80$; permutações = 1.000). A correlação linear simples (r de Pearson) foi testada entre a rugosidade e abundância de adultos de *S. fuscus*, entre a rugosidade e densidade de ouriços, e entre esta última e adultos de *S. fuscus* no topo rugoso com algas filamentosas ($n = 80$).

O nível de significância estabelecido para todas as análises foi de 5 % ($\alpha = 0,05$).

As hipóteses desse trabalho são de que a ocorrência das espécies está relacionada ao tipo de topo e à ocorrência das outras espécies, e que a abundância delas é diferente entre as áreas fechada e aberta.

O padrão de similaridade entre matrizes de dados de abundância das espécies em cada amostra (transecto), foi observada através da ordenação multidimensional não-paramétrica (MDS). Para esta análise, os dados de abundância foram transformados extraíndo-se a raiz quadrada, e posteriormente foi construída a matriz de similaridade

entre as amostras, utilizando a distância de Bray Curtis. Foram realizadas 10 iterações para gerar a análise. O valor de estresse fornecido pelo MDS, é uma medida do grau de dificuldade em comprimir as relações entre as amostras em 2 dimensões, e deve ser menor que 0,1 para que a análise bidimensional represente uma boa ordenação dos resultados (Clarke & Warwick, 1994).

Para essa análise, foram selecionados apenas indivíduos adultos e juvenis do gênero *Stegastes*, pois eram as espécies mais abundantes e com acentuada diferença na distribuição.

A diferença entre a estrutura da associação das espécies foi verificada pela análise de similaridade (ANOSIM), que permite o teste de significância entre grupos baseando-se na matriz de similaridade entre eles. Para esta análise, foi usada a mesma matriz gerada na análise anteriormente mencionada e os fatores utilizados foram os topos recifais (permutações = 999).

A análise de correspondência canônica (ACC) permite avaliar a relação entre dados biológicos e variáveis ambientais (Legendre & Legendre, 1998) e foi utilizada para observar a relação entre a abundância das espécies nas áreas e topos e as variáveis ambientais medidas. Foram retiradas desta análise variáveis ambientais que apresentaram variância pequena (rugosidade) ou foram raras (algumas categorias do substrato) e, portanto, apresentaram pouca influência na distribuição das amostras.

Resultados

Os quatro topos recifais possuem rugosidade e tipo de cobertura características e bastante distintas entre si.

A rugosidade variou de 1,03 a 1,93 entre todos os topos e apresentou-se homogênea em cada tipo de topo nos quatro recifes (Fig. 1). A rugosidade média foi diferente entre os tipos de topo (Anova, $p < 0,001$), mas não entre os quatro recifes (Anova, $p = 0,62$) e a interação entre topos e recifes não foi significativa (Anova, $p = 0,366$) (Tab. 1).

Tabela 1. Anova fatorial da rugosidade entre os quatro recifes e quatro tipos de topo.

	Soma dos quadrados	Grau de Liberdade	Quadrado médio	F	p
topo	2,4337	3	0,8112	43,381	0,000
recife	0,0333	3	0,0111	0,594	0,621
topo*recife	0,1876	9	0,0208	1,115	0,366
erro	1,1968	64	0,0187		

A rugosidade no topo liso foi menor do que os outros três tipos de topo (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$). O topo rugoso intermediário apresentou rugosidade intermediária e menor que os topos rugoso com tapete e rugoso com algas filamentosas (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$; para ambos) (Tab. 2).

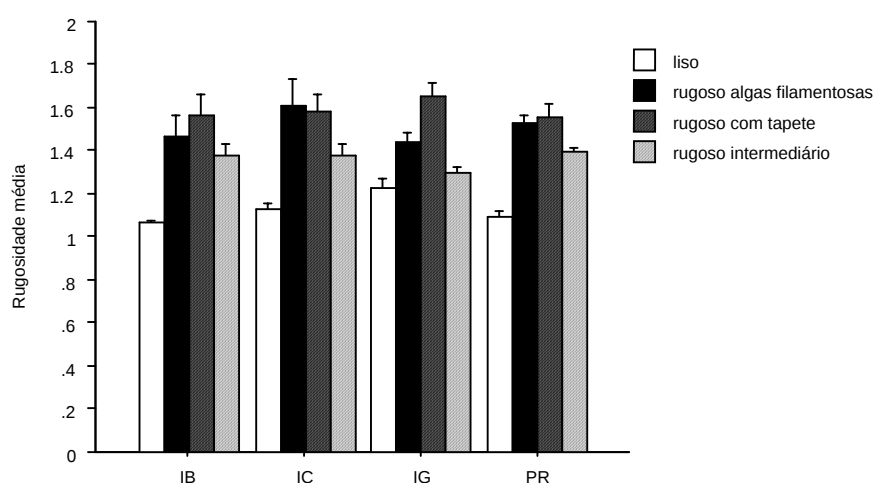


Figura 1. Rugosidade média em cada tipo de topo, nos quatro recifes. Ilha da Barra = IB; Ilha do Cisco = IC; Igreja São Pedro = IG; Pirambú = PR. Barras indicam erro padrão.

Tabela 2. Média e desvio padrão da rugosidade nos quatro tipos de topo.

Topo	Média	Desvio Padrão
liso	1,132	0,079
rugoso intermediário	1,362	0,096
rugoso algas filamentosas	1,510	0,182
rugoso tapete	1,591	0,161

O topo liso apresentou a menor rugosidade entre todos os tipos de topo (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$). Neste, juntamente com o topo rugoso intermediário, são encontradas algas das espécies *Acanthophora spicifera*, *Caulerpa cupressoides*, *Laurencia* sp., *Sargassum* sp., *Dictyota* sp., *D. cervicornis*, *D. mertensii*, *Gellidiera acerosa*, e algas calcárias do gênero *Halimeda*. O topo rugoso com algas filamentosas é caracterizado pelo substrato recifal coberto apenas com algas calcárias incrustantes e, principalmente, pequenas algas filamentosas, e alta densidade de ouriços, enquanto, o topo rugoso com tapete de *Amphiroa* é formado por um tapete de 1 a 10 mm de espessura, que consiste de um emaranhado de algas calcárias articuladas do gênero *Amphiroa* e por *Gellidiera acerosa*.

O número de indivíduos das espécies de *Stegastes* e *M. chrysurus* somados em cada transecto foi diferente entre os recifes (Anova, $p = 0,010$) e entre os tipos de topo (Anova, $p < 0,001$). A abundância total foi maior na Ilha da Barra (média = 19,45) e Igreja São Pedro (média = 19,95) em relação à Ilha do Cisco (média = 16,25; *post hoc* Tukey, $p = 0,041$ e $0,013$; respectivamente), o Pirambú teve média de 19,35 indivíduos. Os topos rugosos com algas filamentosas e com tapete (médias = 21,3 e 23,7, respectivamente) apresentaram médias maiores do que os topo liso e rugoso intermediário (médias = 13,8 e 16,1, respectivamente; *post hoc* Tukey, $p < 0,001$).

Houve diferença na abundância entre espécies (Kruskal-Wallis, $p < 0,001$). A espécie mais abundante foi *Stegastes fuscus* ($n = 1166$; *post hoc* Student-Newman-Keuls, $p < 0,001$), seguida por *S. variabilis* ($n = 308$; *post hoc* Student-Newman-Keuls, $p < 0,001$) e *Microspathodon chrysurus* ($n = 26$).

Os adultos de ambas as espécies de *Stegastes* possuem menor abundância no topo liso em todos os recifes (Figs. 2 e 3).

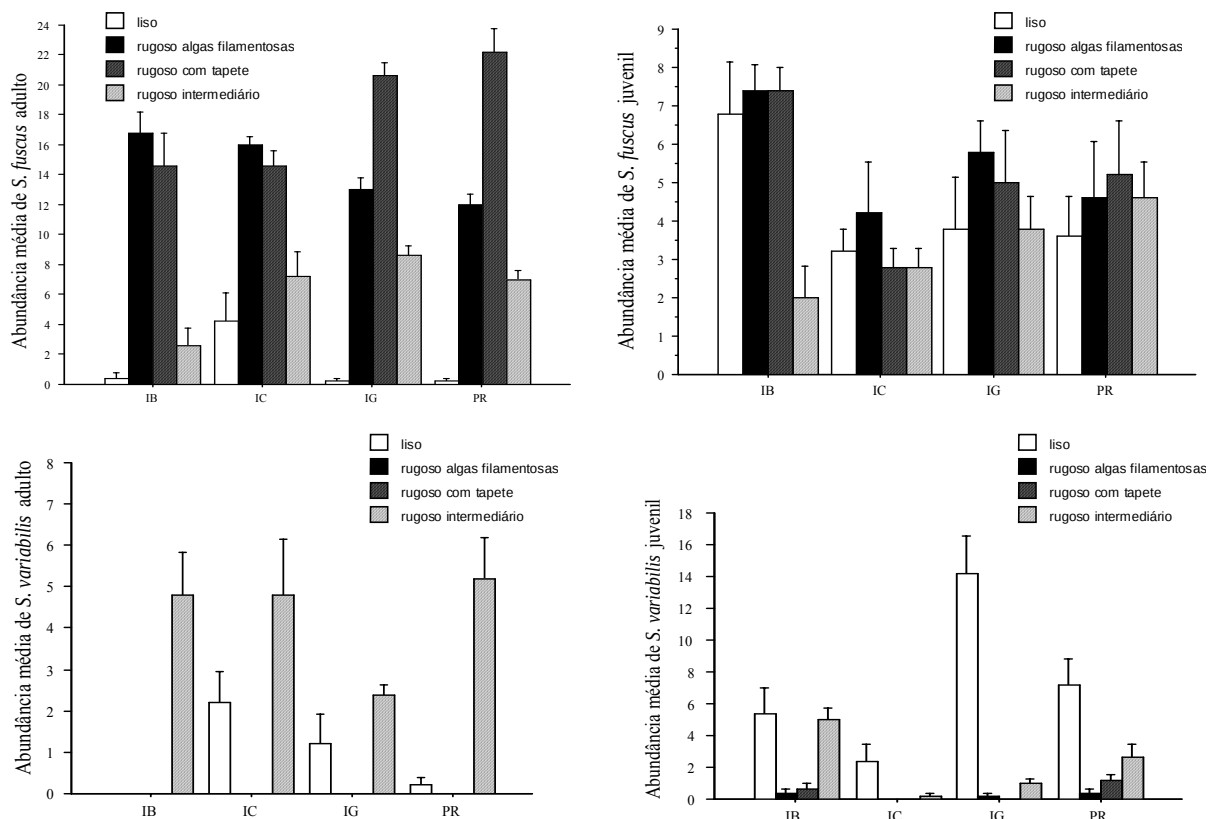


Figura 2. Abundância média de adultos e juvenis de *Stegastes fuscus* e *S. variabilis* em cada tipo de topo, nos quatro recifes. Ilha da Barra = IB; Ilha do Cisco = IC; Igreja São Pedro = IG; Pirambú = PR. Barras indicam erro padrão.

A abundância de indivíduos adultos de *S. fuscus* apresentou diferença entre os tipos de topo (Anova, $p < 0,001$) entre os recifes (Anova, $p = 0,010$), e houve interação entre recifes e topos (Anova, $p < 0,001$) (Tab. 3). Não houve diferença na abundância entre as áreas fechada e aberta (teste t, $p = 0,731$).

Tabela 3. Anova fatorial de indivíduos adultos de *S. fuscus* entre os quatro recifes e quatro tipos de topo.

	Soma dos quadrados	Grau de Liberdade	Quadrado médio	F	p
topo	127,6656	3	42,5552	166,603	0,000
recife	3,2103	3	1,0701	4,189	0,009
topo*recife	12,3537	9	1,3726	5,374	0,000
erro	16,3475	64	0,2554		

Indivíduos adultos de *S. fuscus* foram significativamente mais abundantes nos topos rugosos com tapete e com algas filamentosas (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$) (Fig. 3). A abundância de indivíduos na Ilha do Cisco foi maior que na Ilha da Barra (*post hoc* Tukey, $p = 0,010$).

Em relação à interação entre topos e recifes (Tab. 4), a abundância foi de adultos de *S. fuscus* foi significativamente menor no topo liso em relação aos topos rugosos em

todos os recifes (*post hoc* Tukey, $p \leq 0,04$), não sendo diferente, no entanto, os topos lisos do topo rugoso intermediário da Ilha da Barra (*post hoc* Tukey, $p \geq 0,45$). Outra exceção é o liso da Ilha do Cisco, que não foi significativamente diferente dos topos rugosos intermediários em nenhum recife (*post hoc* Tukey, $p \geq 0,53$).

No topo rugoso com algas filamentosas da Ilha da Barra, a abundância de *S. fuscus* adulto foi significativamente maior que em todos os topos intermediários (*post hoc* Tukey, $p \leq 0,04$), o mesmo ocorre na Ilha do Cisco (*post hoc* Tukey, $p \leq 0,01$), que só não é diferente da Igreja São Pedro (*post hoc* Tukey, $p = 0,098$).

Em relação aos topos rugosos com tapete, as abundâncias de adultos de *S. fuscus* foram maiores que as encontradas em todos os topos rugosos intermediários para o Pirambú, Igreja São Pedro e Ilha do Cisco (*post hoc* Tukey, $p = 0,000$). Este último, entretanto, apresenta exceção para Igreja São Pedro, onde a abundância de *S. fuscus* no topo intermediário não possui diferença significativa (*post hoc* Tukey, $p = 0,335$). As abundâncias encontradas no topo rugoso com tapete da Ilha da Barra foram diferentes do rugoso intermediário apenas na própria Ilha da Barra, que apresentou as menores abundâncias para este tipo de topo (*post hoc* Tukey, $p = 0,000$). O topo rugoso com algas filamentosas foi diferente do rugoso com tapete somente no Pirambú (*post hoc* Tukey, $p = 0,023$).

Tabela 4. Grupos homogêneos formados no teste a *posteriori* de Tukey da Anova fatorial para adultos de *S. fuscus* entre os quatro recifes e quatro tipos de topo. Rugoso intermediário = rug. int.; rugoso com algas filamentosas = rug. fil.; rugoso com tapete de *Amphiroa* = rug. tap..

média	recife	topo	Grupos homogêneos				
			1	2	3	4	5
0,2	PR	liso	*				
0,2	IG	liso	*				
0,4	IB	liso	*				
2,6	IB	rug. int.	*				
4,2	IC	liso	*	*			
7,0	PR	rug. int.		*			
7,2	IC	rug. int.		*			
8,6	IG	rug. int.		*	*		
12,0	PR	rug. fil.		*	*	*	
13,0	IG	rug. fil.		*	*	*	*
14,6	IB	rug. tap.		*	*	*	*
14,6	IC	rug. tap.			*	*	*
16,0	IC	rug. fil.			*	*	*
16,8	IB	rug. fil.				*	*
20,6	IG	rug. tap.				*	*
22,2	PR	rug. tap.					*

Indivíduos adultos de *S. fuscus* foram mais abundantes que os juvenis (Mann-Whitney, $p < 0,001$).

Os juvenis de *S. fuscus* possuíram distribuição mais homogênea (Figs. 2 e 3) entre os tipos de topo (Anova, $p = 0,05$), porém, diferente entre os recifes (Anova, $p = 0,03$) e não houve interação entre recifes e topo (Anova, $p = 0,130$) (Tab. 5). Não foi encontrada diferença na abundância entre as áreas fechada e aberta (teste t, $p = 0,942$).

Tabela 5. Anova fatorial de indivíduos juvenis de *S. fuscus* entre os quatro recifes e quatro tipos de topo.

	Soma dos quadrados	Grau de Liberdade	Quadrado médio	F	p
topo	2,8833	3	0,9611	2,824	0,046
recife	3,1436	3	1,0479	3,079	0,034
topo*recife	4,9419	9	0,5491	1,613	0,130
erro	21,784	64	0,3404		

A abundância foi maior na Ilha da Barra em relação à Ilha do Cisco (*post hoc* Tukey, $p = 0,01$).

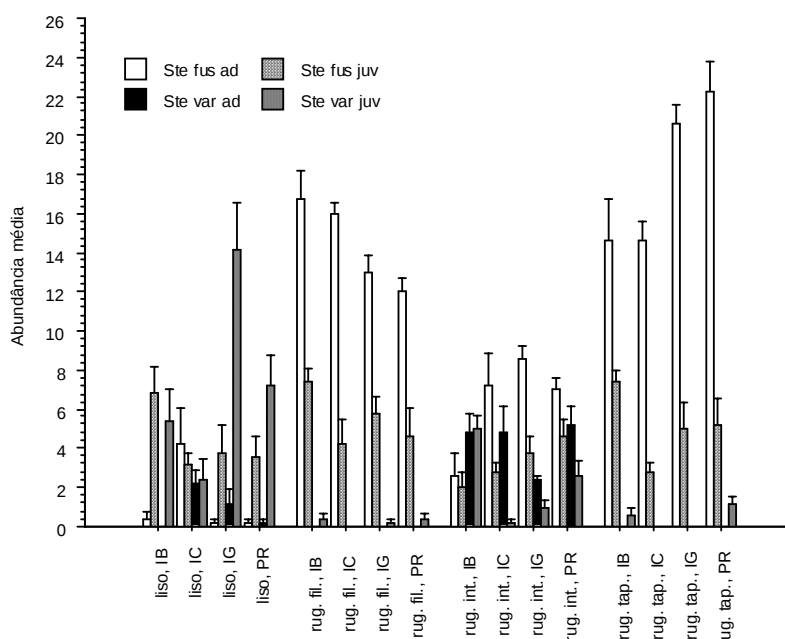


Figura 3. Abundância média de adultos e juvenis de *Stegastes fuscus* e *S. variabilis* nos tipo de topo, em cada recife. Ilha da Barra = IB; Ilha do Cisco = IC; Igreja São Pedro = IG; Pirambú = PR; rugoso intermediário = rug. int.; rugoso com algas filamentosas = rug. fil.; rugoso com tapete de *Amphiroa* = rug. tap.. Barras indicam erro padrão.

A distribuição de adultos de *S. variabilis* está restrita aos topos com predominância de *Halimeda*, *Dictyota* e *Gellidiela* (Figs. 2 e 3). Houve diferença significativa entre tipos de topo (Mann-Whitney, $p < 0,001$), sendo a abundância maior no topo rugoso intermediário em comparação ao liso. Não foi encontrada diferença entre recifes (Kruskal-Wallis, $p = 0,523$) (Tab. 6) e entre as áreas fechada e aberta (Mann-Whitney, $p = 0,810$).

Tabela 6. Kruskal-Wallis de indivíduos adultos de *S. variabilis* entre os quatro recifes.

	Grau de Liberdade	H	p
recife	3	2,246	0,523
topo	1	20,153	< 0,001

Ao contrário dos adultos, os juvenis de *S. variabilis* ocorreram em todos os tipos de topo (Figs. 2 e 3). Houve diferença na abundância entre os recifes (Kruskal-Wallis, $p = 0,008$) e entre os tipos de topo (Kruskal-Wallis, $p < 0,001$) (Tab. 7), mas não entre as áreas fechada e aberta (Mann-Whitney, $p = 0,164$).

Tabela 7. Kruskal-Wallis de indivíduos juvenis de *S. variabilis* entre os quatro recifes e quatro tipos de topo.

	Grau de Liberdade	H	p
recife	3	11,696	0,008
topo	3	42,241	< 0,001

A abundância de juvenis de *S. variabilis* foi menor na Ilha do Cisco do que na Ilha da Barra e Pirambú (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p < 0,007$ e $p = 0,003$; respectivamente). O topo liso apresentou maior número de indivíduos do que o rugoso intermediário (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,011$), e ambos foram mais abundantes que os topos rugoso com algas filamentosas (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p < 0,001$ e $p = 0,004$; respectivamente) e rugoso com tapete filamentosas (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p < 0,001$ e $p = 0,012$; respectivamente).

A abundância de adultos de *S. variabilis* foi menor que a de juvenis (Mann-Whitney, $p = 0,028$).

Houve correlação negativa entre a abundância de adultos de *S. fuscus* e adultos e juvenis de *S. variabilis* (Bootstrap, $r = -0,41$, $p < 0,001$ e $r = -0,62$ $p < 0,001$; respectivamente).

Na ordenação escalonada multidimensional (MDS) foram formados três agrupamentos distintos (Fig. 4) e significativamente diferentes (Tab. 8), o primeiro é formado pelos topos rugoso com algas filamentosas e rugoso com tapete, esses foram os topos de ocorrência preferencial de adultos de *S. fuscus* e foram diferentes do rugoso intermediário (Anosim, $R_G = 0,87$; $p = 0,001$), o segundo agrupamento é formado pelo topo liso, que apresenta maior abundância de juvenis de *S. variabilis*, e o terceiro, pelo topo rugoso intermediário, onde ocorrem principalmente indivíduos adultos dessa espécie o (Anosim, $R_G = 0,542$; $p = 0,001$) (Fig. 5).

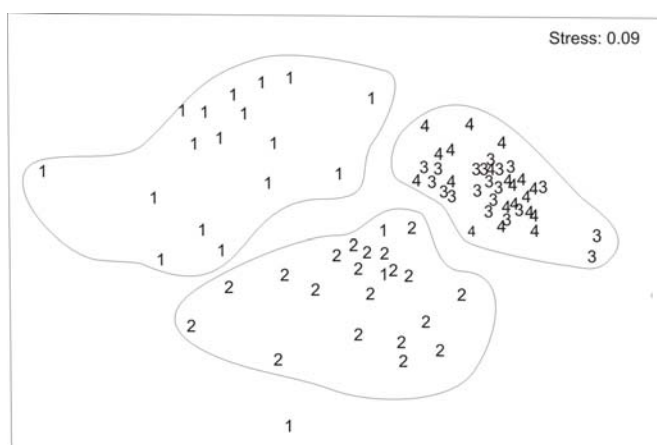


Figura 4. Grupos formados na escala multidimensional (MDS) da matriz de similaridade de Bray Curtis baseada nos dados de abundância e transformados em raiz quadrada, das espécies entre as áreas e topos. Topo liso = 1; rugoso intermediário = 2; rugoso com algas filamentosas = 3; rugoso com tapete de *Amphiroa* = 4.

Tabela 8. Anosim dos grupos formados na escala multidimensional. Rugoso intermediário = rug. int.; rugoso com algas filamentosas = rug. fil.; rugoso com tapete de *Amphiroa* = rug. tap..

	R_G	p
liso x rug. int.	0,135	0,006
rug.fil. x rug.tap.	0,542	0,001
rug.int. x rug.fil. e rug.tap.	0,871	0,001

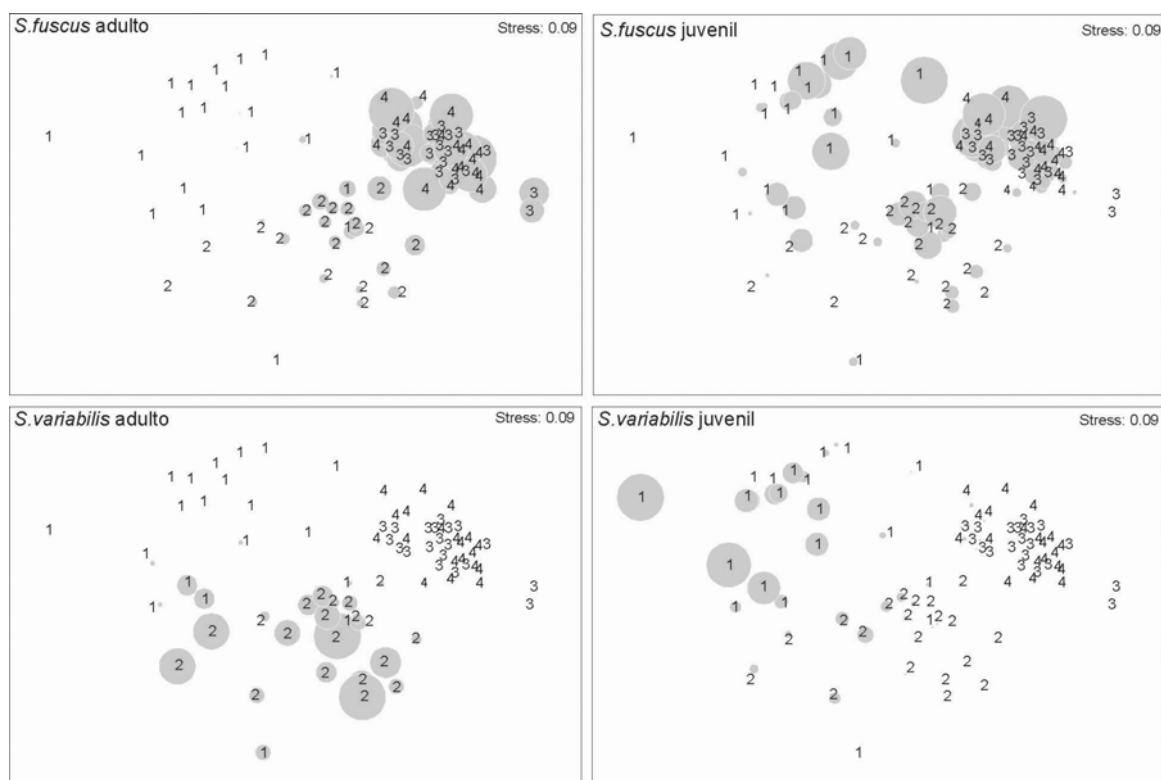


Figura 5. Abundância de juvenis e adultos das espécies de *Stegastes* na escala multidimensional. O tamanho dos círculos corresponde à abundância em cada amostra, da espécie discriminada. Topo liso = 1; rugoso intermediário = 2; rugoso com algas filamentosas = 3; rugoso com tapete de *Amphiroa* = 4.

A correlação entre a rugosidade e a abundância de indivíduos foi positiva para adultos de *S. fuscus* (r de Pearson, $r = 0,70$; $p < 0,001$) (Fig. 6) e negativa para juvenis de *S. variabilis* (r de Pearson, $r = -0,48$; $p < 0,001$).

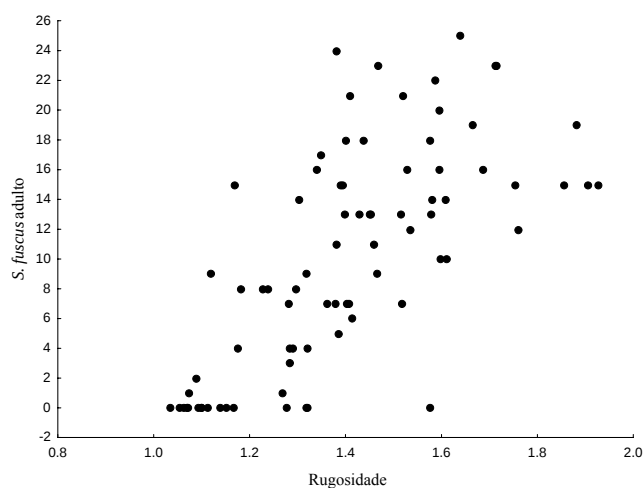


Figura 6. Correlação entre a rugosidade e a abundância de adultos de *S. fuscus*.

A espécie menos abundante e mais restrita no uso do hábitat foi *M. chrysurus* (Fig. 7). Adultos de *M. chrysurus* encontram-se principalmente no topo rugoso com algas filamentosas, mas ocorreram também no topo rugoso com tapete no Pirambú, porém, a diferença não é significativa (Mann-Whitney, $p = 0,189$). O mesmo ocorre entre os recifes (Kruskal-Wallis, $p = 0,088$) (Tab. 9). Não houve diferença na abundância entre as áreas fechada e aberta (Mann-Whitney, $p = 0,343$).

Tabela 9. Kruskal-Wallis de indivíduos adultos de *M. chrysurus* entre os quatro recifes.

	Grau de Liberdade	H	p
recife	3	6,551	0,088

Não houve diferença na abundância de juvenis de *M. chrysurus* entre os dois recifes (Mann-Whitney, $p = 0,552$) e entre as áreas fechada e aberta (Mann-Whitney, $p = 0,686$). Estes se apresentaram restritos ao topo rugoso com algas filamentosas (Fig. 7).

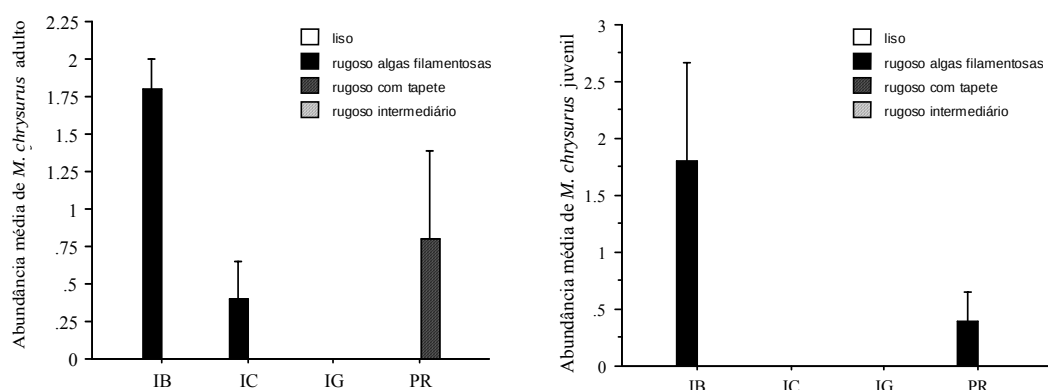


Figura 7. Abundância média de adultos e juvenis de *M. chrysurus* em cada tipo de topo, nos quatro recifes. Ilha da Barra = IB; Ilha do Cisco = IC; Igreja São Pedro = IG; Pirambú = PR. Barras indicam erro padrão.

As espécies apresentaram tamanhos significativamente diferentes, tanto indivíduos adultos, como juvenis (Kruskal-Wallis, $p < 0,001$). Os maiores indivíduos foram adultos de *M. chrysurus* (média = 18 cm; *post hoc* Student-Newman-Keuls, $p < 0,001$), seguidos de adultos de *S. fuscus* (média = 10,45 cm; *post hoc* Student-Newman-Keuls, $p < 0,001$) e adultos de *S. variabilis* (média = 8,08). Entre os juvenis, *M. chrysurus* apresentou maior tamanho médio (7,64 cm), seguido *S. fuscus* (4,80 cm), ambos foram significativamente maiores que juvenis de *S. variabilis* (média = 2,50 cm;

post hoc Student-Newman-Keuls, $p < 0,001$). A transição entre as fases juvenil e adulta das espécies de *Stegastes* ocorre entre 6 e 8 cm (Tabs. 10 e 11).

Houve diferença no tamanho médio entre os recifes (Kruskal-Wallis, $p = 0,004$) e tipos de topo (Kruskal-Wallis, $p < 0,001$) para adultos de *S. fuscus* (Fig. 8). Os indivíduos nas Ilhas da Barra e do Cisco (área fechada) foram maiores, porém, a diferença foi significativa somente com o Pirambú (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,047$ e $p = 0,004$). O topo rugoso com tapete apresentou indivíduos maiores (Tab. 10) do que os outros três topos (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p < 0,001$), seguido pelo topo rugoso com algas filamentosas que teve média maior que os topos rugoso intermediário e liso (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p < 0,001$). Os juvenis apresentaram tamanho diferente somente entre tipos de topo (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,001$) e foram maiores no topo rugoso com tapete (Tab. 10) do que no liso e no rugoso intermediário (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,001$ e $p = 0,012$).

Tabela 10. Faixas de tamanho de indivíduos adultos e juvenis de *S. fuscus* nos quatro tipos de topo.

Topo	Adulto		Juvenil	
	mínimo	máximo	mínimo	máximo
liso	6	10	1	8
rugoso intermediário	6	12	2	6
rugoso algas filamentosas	6	14	1	8
rugoso tapete	8	14	2	8

Adultos de *S. variabilis* ocorreram em tamanhos diferentes entre recifes (Kruskal-Wallis, $p = 0,002$) e tipos de topo (Mann-Whitney, $p < 0,001$) (Fig. 8). As médias foram maiores nos dois recifes localizados dentro da área fechada (Ilha da Barra e do Cisco), porém, apresentaram diferença significativa somente com o Pirambú (aberta) (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,032$ e $p < 0,001$; respectivamente). O tamanho dos indivíduos no topo rugoso intermediário foi maior do que no topo liso (Tab. 11). Juvenis apresentaram tamanhos diferentes somente entre os tipos de topo (Kruskal-Wallis, $p = 0,031$), o topo liso apresentou tamanho maior do que o rugoso com algas filamentosas (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,018$). Os menores tamanhos ocorreram nos topos rugosos (Tab. 11).

Tabela 11. Faixas de tamanho de indivíduos adultos e juvenis de *S. variabilis* nos quatro tipos de topo.

Topo	Adulto		Juvenil	
	mínimo	máximo	mínimo	máximo
liso	4	8	1	8
rugoso intermediário	6	10	1	4
rugoso algas filamentosas	-	-	1	2
rugoso tapete	-	-	1	2

Indivíduos adultos de *M. chysurus* apresentaram tamanhos diferentes entre recifes (Kruskal-Wallis, $p = 0,009$) (Fig. 8), sendo maior na Ilha da Barra em relação ao Pirambú (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,011$), e tipos de topo (Mann-Whitney, $p = 0,022$), com média maior no topo rugoso com algas filamentosas do que no rugoso com tapete (Tab. 12).

Tabela 12. Faixas de tamanho de indivíduos adultos e juvenis de *M. chrysurus* nos quatro tipos de topo.

Topo	Adulto		Juvenil	
	mínimo	máximo	mínimo	máximo
rugoso algas filamentosas	16	22	2	12
rugoso tapete	14	16	-	-

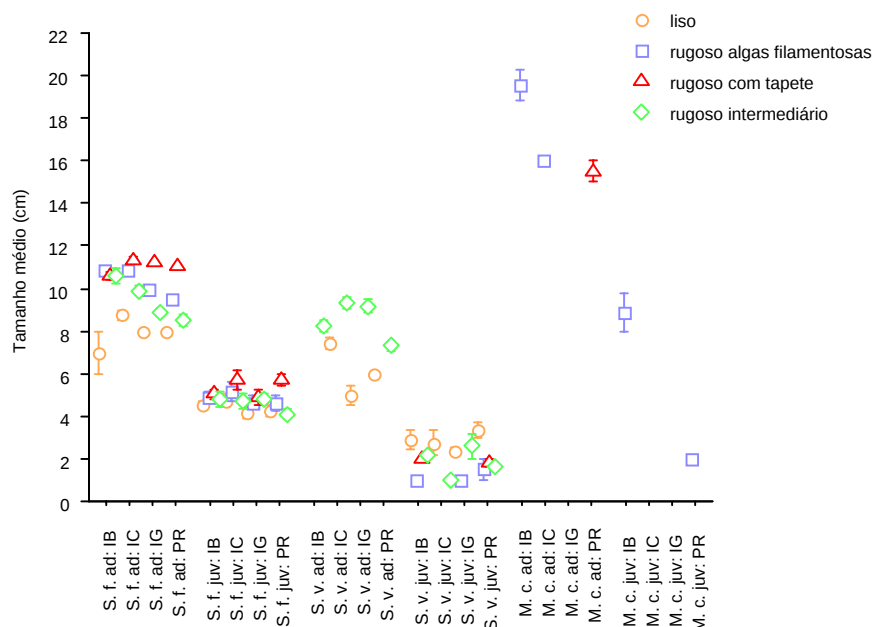


Figura 8. Tamanho médio de adultos e juvenis de *S. fuscus*, *S. variabilis* e *M. chysurus* em cada tipo de topo, nos quatro recifes. *Stegastes fuscus* adulto = S. f. ad; *S. fuscus* juvenil = S. f. juv; *Stegastes variabilis* adulto = S. v. ad; *S. variabilis* juvenil = S. v. juv; *Microspathodon chysurus* adulto = M. c. ad; *M. chysurus* juv = M. c. juv; Ilha da Barra = IB; Ilha do Cisco = IC; Igreja São Pedro = IG; Pirambú = PR. Barras indicam erro padrão.

A densidade de ouriços nos topos recifais variou de 0 a 89,8 indivíduos . m⁻². Os ouriços ocorreram nos quatro tipos de topo e em todas as áreas (Fig. 9), porém, foi encontrada diferença na densidade entre os recifes (Anova, $p < 0,001$), tipos de topo (Anova, $p < 0,001$) e houve interação entre recifes e topos (Anova, $p < 0,001$) (Tab. 13). A densidade de ouriços foi diferente entre as áreas fechada (média = 8,44) e aberta (média = 13,11) (teste t, $p = 0,003$).

Tabela 13. Anova fatorial da densidade de ouriços *Echinometra lucunter* entre os quatro recifes e quatro tipos de topo.

	Soma dos quadrados	Grau de Liberdade	Quadrado médio	F	p
topo	2154,484	3	718,161	123,377	0,000
recife	571,277	3	190,426	32,714	0,000
topo*recife	996,065	9	110,674	19,013	0,000
erro	372,536	64	5,821		

A densidade de ouriço foi menor nos recifes localizados dentro da área fechada (Ilhas da Barra e do Cisco; *post hoc* Tukey, $p \leq 0,019$) em relação àqueles localizados fora, e entre esses, o Pirambú apresentou densidade maior que a Igreja São Pedro (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$),

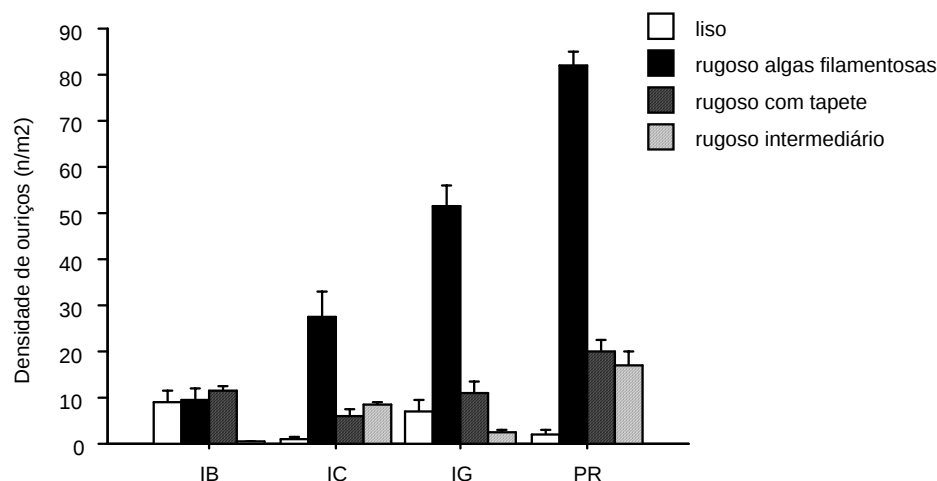


Figura 9. Densidade dos ouriços em cada tipo de topo, nos quatro recifes. Ilha da Barra = IB; Ilha do Cisco = IC; Igreja São Pedro = IG; Pirambú = PR. Barras indicam erro padrão.

O topo com maior número de ouriços foi rugoso com algas filamentosas, que apresentou densidade maior que o liso (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$), rugoso intermediário (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$) e rugoso com tapete (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$). Este último, também apresentou densidade superior aos topos liso e rugoso intermediário (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$ e $p < 0,001$; respectivamente).

As densidades de ouriços no topo rugoso com algas filamentosas no Pirambú e na Igreja São Pedro são as maiores em relação aos outros tipos de topo nestes e nos outros recifes (*post hoc* Tukey, $p \leq 0,018$). O topo rugoso com algas filamentosas na Ilha da Barra apresentou densidades menores que as observadas para este topo em todos os outros recifes (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$) (Tab. 14).

Tabela 14. Grupos homogêneos formados no teste a *posteriori* de Tukey da Anova fatorial para ouriços *E. lucunter* entre os quatro recifes e quatro tipos de topo. Rugoso intermediário = rug. int.; rugoso com algas filamentosas = rug. fil.; rugoso com tapete de *Amphiroa* = rug. tap..

média	recife	topo	Grupos homogêneos				
			1	2	3	4	5
4,4	IB	rug. int.	*				
12,0	IC	liso	*	*			
19,8	PR	liso	*	*			
26,2	IG	rug. int.	*	*			
62,2	IC	rug. tap.		*			
71,8	IG	liso		*			
84,4	IC	rug. int.		*	*		
91,6	IB	liso		*	*		
97,0	IB	rug. fil.		*	*		
110,8	IG	rug. tap.		*	*		
113,4	IB	rug. tap.		*	*		
170,6	PR	rug. int.		*	*		
201,6	PR	rug. tap.			*		
273,4	IC	rug. fil.			*		
514,4	IG	rug. fil.				*	
817,6	PR	rug. fil.					*

Nos topos rugosos com algas filamentosas houve correlação negativa entre a densidade de ouriços e a abundância de adultos de *S. fuscus* (r de Pearson, $r = - 0,70$; $p = 0,001$). A correlação entre rugosidade e densidade de ouriços foi positiva, porém, fraca (r de Pearson, $r = 0,33$; $p = 0,002$).

Na análise de correspondência canônica os dois primeiro eixos explicaram 52, 39% das variâncias das espécies (Fig. 10), Substratos compostos por tapete de *Amphiroa*, algas filamentosas e ouriços foram os preferenciais para adultos de *S. fuscus*. Os juvenis de *S. fuscus* ocorreram no centro dos eixos, indicando que esses indivíduos não foram influenciados pelo tipo de substrato. Os indivíduos adultos de *S. variabilis* ocorreram principalmente em substratos com dominância de algas calcárias (*Halimeda* sp.), porém, parecem ser influenciados também por algas folhosas (principalmente *Dictyota* spp. e *Gelidiella acerosa*). A ocorrência de juvenis esteve fortemente ligada à presença de algas folhosas.

A distribuição das espécies no gráfico reflete o padrão de ocorrência de cada uma nos diferentes topos recifais, assim como, de partilha de hábitat entre elas.

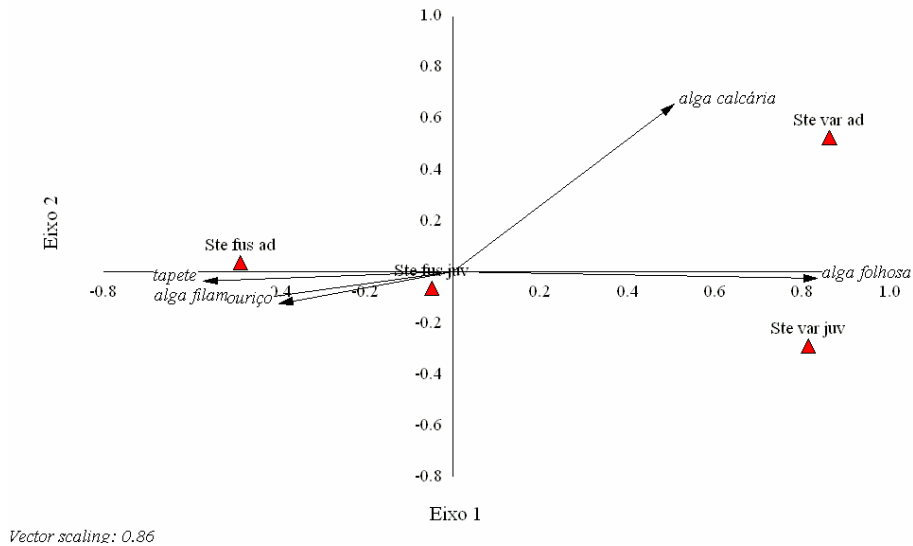


Figura 10. Gráfico representativo da análise de correspondência canônica com os eixos I e II, mostrando as espécies e os principais componentes do substrato. *Stegastes fuscus* adultos = Ste fus ad; *Stegastes fuscus* juvenil = Ste fus juv; *Stegastes variabilis* adulto = Ste var ad; *Stegastes variabilis* juvenil = Ste var juv.

Discussão

Os quatro topos recifais apresentaram características bastante peculiares de cobertura e complexidade do substrato, e apesar de haver um padrão geral de distribuição das espécies entre os tipos de topo, pode-se observar que há uma variação local entre recifes, entretanto, não houve um padrão de aumento na abundância entre as áreas fechada e aberta.

A Ilha do Cisco apresentou o menor número total de indivíduos. Houve um padrão particular de partilha entre juvenis e adultos das espécies de *Stegastes* nesse recife. Enquanto os adultos apresentaram a maior média de indivíduos em relação aos outros recifes, os juvenis apresentaram padrão contrário. Essa tendência pode refletir características peculiares desse recife, visto que, ele tem conformação mais fragmentada e aparentemente maior hidrodinamismo em relação aos outros, fatores que podem afetar os processos ecológicos de pré e pós-assentamento (Sale, 1991). O menor assentamento larval pode ser consequência das características físicas ou disponibilidade de larvas (Doherty, 1991), enquanto a maior abundância de adultos pode decorrer de uma menor predação, migração entre recifes, ou processos denso-dependentes (Jones, 1991).

Entre os tipos de topo, a maior média de indivíduos ocorreu nos topos rugosos, o que parece estar relacionado à maior complexidade destes em relação aos topos liso e com rugosidade intermediária.

A espécie mais abundante foi *S. fuscus*, que apresentou três vezes mais indivíduos do que *S. variabilis*, enquanto, *M. chrysurus* teve a menor abundância entre os pomacentrídeos territorialistas. *S. fuscus* é considerada a espécie mais abundante nos recifes de Tamandaré (Ferreira *et al.*, 1995) e em costões rochosos em Arraial do Cabo, onde pode ocupar 70% do substrato em áreas rasas (Ferreira *et al.*, 1998) e é o herbívoro territorialista mais abundante da costa brasileira (Ferreira *et al.*, 2004). A baixa abundância de *M. chrysurus* pode ser consequência de um histórico de coleta de juvenis para o comércio ornamental ao longo de vários anos (vide Ferreira *et al.*, 2005), ou refletir padrões naturais de abundância, visto que essa espécie é maior e parece apresentar territórios maiores (obs. pess.). Em estudo com pomacentrídeos territorialistas Roberston (1984) encontrou menor abundância e maior área de território para *M. chrysurus* em relação a *Stegastes adustus* e *S. planifrons*.

Os juvenis de ambas as espécies de *Stegastes* ocorreram em todos os tipos de topos, apresentando distribuição espacial mais ampla em relação aos adultos, padrão também encontrado por Bay *et al.* (2001) para espécies de Pomacentridae do gênero *Dischistodus* na Grande Barreira de Corais.

Os juvenis de *S. fuscus* não apresentaram distribuição preferencial por tipo de topo. A abundância de juvenis de *S. variabilis* foi maior nos topos com dominância de *Halimeda* sp., *Gelidiella acerosa* e *Dictyota* spp. A sobreposição de hábitat entre adultos e juvenis de *S. fuscus* sugere que não há competição intraespecífica, enquanto, a pequena sobreposição, o pequeno tamanho de juvenis de *S. variabilis* nos topos de maior abundância de adultos de *S. fuscus* e a correlação negativa entre eles indicam que pode haver exclusão competitiva, ou então, que existe diferença no hábitat preferencial dos mesmos. O efeito dos adultos no assentamento dos juvenis pode ser variável entre espécies de pomacentrídeos, enquanto algumas espécies preferem assentar em hábitats ocupados por adultos, outras evitam hábitats que contêm conspecíficos (Wellington, 1992; Ohman *et al.*, 1998; Almany, 2003; Cheney & Côté, 2003; Lecchini *et al.*, 2007).

Apesar de juvenis de *Stegastes* assentarem em todos os hábitats, o aumento da abundância em determinados tipos de topo indica que há topos preferenciais de assentamento, padrão que é corroborado por estudos de peixes recifais em diferentes locais (Booth & Wellington, 1988; Wellington, 1992; Ormond *et al.*, 1996; Ohman *et al.*, 1998; Schmitt & Holbrook, 1999; Bay *et al.*, 2001; Leis, 2002; Almany, 2004; Leis & McCormick, 2006; Lecchini *et al.*, 2007).

Os padrões de distribuição encontrados entre juvenis e adultos mostram que há migração ontogenética entre hábitats, esse comportamento é amplamente registrado em peixes tropicais (Jones, 1991; Ormond *et al.*, 1996; Lewis, 1997A; Holbrook *et al.*, 2000; Bay *et al.*, 2001; Lecchini & Galzin, 2005). Um outro fator que pode influenciar é a mortalidade diferencial de juvenis por predação (Carr & Hixon, 1995), entretanto, esta parece ser maior logo após o assentamento (Jones, 1991; Almany, 2003). O maior tamanho de juvenis de *S. fuscus* no topo rugoso com tapete sugere migração de pré-adultos para esses hábitats, ou que a presença de adultos da espécie está aumentando o crescimento dos juvenis, como registrado para o pomacentrídeo *Dascyllus aruanus* por Booth (2004). A presença de juvenis de *S. variabilis* em todos os tipos de topo e a restrição dos adultos aos topos liso e rugoso intermediário também indica que há migração de juvenis para esses topos, o que pode ocorrer voluntariamente ou através de exclusão competitiva por *S. fuscus* quando da entrada dos juvenis na fase adulta. Uma

análise comparativa da distribuição de adultos e juvenis realizada por Lecchini & Galzin (2005) na Polinésia Francesa encontrou 4 estratégias diferentes de recrutamento: aumento do número de habitats utilizados na fase adulta, redução de habitats durante a fase adulta em comparação aos juvenis recém-assentados, nenhuma mudança no uso do habitat e uso de áreas como berçário por juvenis seguida por mudança para um habitat de adultos.

A maior abundância de adultos de *S. fuscus* em relação a juvenis parece ser decorrente da elevada longevidade da espécie, que pode viver até 15 anos (Schwamborn & Ferreira, 2002). Por outro lado, adultos de *S. variabilis* foram menos abundantes que juvenis, sugerindo uma longevidade menor em relação a *S. fuscus*, maior mortalidade ou migração para áreas mais profundas quando entra na fase adulta, uma vez que adultos de *S. variabilis* parecem ser mais comuns que *S. fuscus* em recifes localizados em profundidades maiores (obs. pess.).

A menor ocorrência de adultos de ambas as espécies de *Stegastes* no topo liso está relacionada à baixa rugosidade deste topo, fornecendo menor área para territórios e abrigo. A redução na abundância de *S. fuscus* em um dos costões rochosos estudados por Ferreira *et al.* (2001) esteve correlacionado à menor disponibilidade de refúgio (número de fendas). Analisando a territorialidade em vertebrados Maher & Lott (2000) encontraram que a complexidade estrutural é uma das características do habitat mais determinantes da territorialidade e parece influenciar características importantes da biologia dos indivíduos, como forrageamento e habilidade em evitar predadores.

Um padrão de distribuição diferenciado foi encontrado para *S. fuscus* entre os topos nos recifes localizados dentro e fora da área fechada. Apesar de haver diferença significativa somente no Pirambú, os indivíduos foram maiores e apresentaram abundância maior no topo rugoso com algas filamentosas nos recifes dentro da área fechada (Ilha da Barra e Ilha do Cisco), enquanto, os indivíduos na área aberta (Pirambú e Igreja São Pedro) foram mais abundantes nos topo rugoso com tapete de *Amphiroa*.

A abundância encontrada para a espécie nos topos rugosos com tapete, onde também foram registrados os maiores tamanhos sugere que esse é topo preferencial de ocorrência de *S. fuscus*. Essa preferência é diferente daquela encontrada por Ferreira *et al.* (1998) em Arraial do Cabo, onde territórios de *S. fuscus* foram dominados por algas filamentosas, enquanto, a alga calcária *Jania* sp. dominava a comunidade de algas fora destes. Na revisão realizada por Ceccarelli *et al.* (2001), de maneira geral, foi verificada uma dominância de rodofíceas e cianofíceas filamentosas nos territórios de peixes-

donzela, enquanto, algas mais densas e resistentes como macroalgas calcárias ocorrem em maior abundância fora dos territórios. Entretanto, num estudo realizado por Chittaro (2004) nas Ilhas Virgens a abundância de *Stegastes leucostictus* e *S. partitus* esteve positivamente correlacionada a *Amphiroa rigida* e a *Halimeda incrassata*.

Em recifes dominados por macroalgas na Grande Barreira de Corais, Ceccarelli *et al.* (2005) observou que algas impalatáveis fornecem substrato onde os peixes-donzela podem cultivar algas palatáveis como epífitas. Os territórios de *Stegastes apicalis* foram dominados por tapete de *Gelidiopsis*, *Amphiroa* e *Jania* que fornecia substrato para o crescimento de *Polysiphonia*. Em estudo realizado nos recifes da Paraíba por Osório *et al.* (2006) indivíduos de *S. fuscus* consumiram principalmente as algas *Gellidium* sp., *Amphiroa* sp. e *Halimeda* sp., entretanto, os resultados foram baseados em observações subaquáticas e não na análise de conteúdo estomacal. No presente estudo, observa-se dominância de *Amphiroa*, porém a macrófita *Gelidiella acerosa* também é encontrada no tapete, indicando que a espécie pode se alimentar de ambas as espécies de algas ou que esta última pode estar sendo cultivada por *S. fuscus* para alimentação.

O ouriço *Echinometra lucunter* apresenta as maiores densidade nos topos rugosos com algas filamentosas, entretanto, existe uma diferença na densidade nesse topo entre os recifes da área fechada e os recifes abertos ao turismo e pesca, sendo maior nesses últimos. Isso parece influenciar a abundância de *S. fuscus* nesses recifes, resultando em um aumento da abundância de adultos dessa espécie nesse topo dentro da área fechada em relação aos recifes abertos.

A grande densidade e alta taxa de bioerosão de *E. lucunter* nos recifes de Tamandaré foram mencionadas por Maida & Ferreira (1997). Kilpp (1999), também nos recifes de Tamandaré, encontrou que a elevada herbivoria desse ouriço causada pela alta densidade afeta diretamente a abundância e distribuição de algas e indiretamente outros organismos sésseis bentônicos. Em algumas áreas recifais de Tamandaré são observadas agregações com elevadas densidades de *E. lucunter*, que parecem consumir grande quantidade de alga, permitindo que somente pequenas algas filamentosas cresçam. Evidências de densas agregações alimentares de ouriços que se movem em frentes, consumindo macroalgas por todo o caminho são mencionadas por Hereu (2005). É possível que esse seja um dos processos que levam à elevada densidade em algumas áreas, entretanto, em alguns locais, essas agregações podem ser consequência de um elevado assentamento de larvas, visto que, alguns recifes onde esse padrão é observado,

como o Pirambú, são separados de outras áreas recifais por substrato inconsolidado (areia), dificultando a locomoção dos ouriços.

A menor densidade de ouriços dentro da área fechada é decorrente, provavelmente, de um aumento de predadores já observado desde o fechamento, nesses recifes (Ferreira & Maida, 2006). Killp (1999) encontrou que a predação e competição estão entre os fatores que possivelmente influenciam a distribuição de *E. lucunter* nos recifes de Tamandaré. O padrão de aumento na densidade de ouriços em locais com pesca elevada foi observada no Caribe por Hay (1984) e Hay & Taylor (1985). McClanahan & Shafir (1990) encontraram um aumento de aproximadamente cem vezes nas populações de ouriços em área não-protegida no Quênia, onde estudos de McClanahan *et al.* (1994) apontaram que é mais provável que a abundância de ouriços seja controlada pela predação e não competição com outros herbívoros como peixes-papagaio.

A elevada densidade de ouriços foi a segunda causa responsável pela redução da abundância e diversidade de peixes nos recifes do Quênia (McClanahan *et al.*, 1996). Hay & Taylor (1985) verificaram que a alta densidade de *Diadema antillarum* pode diminuir a densidade de peixes herbívoros nos recifes do Caribe, no entanto, o estudo considera apenas herbívoros não territorialistas das famílias Acanthuridae e Scaridae. São poucos os estudos que avaliam interações entre peixes territorialistas e ouriços. Williams (1981) estudou interações competitivas entre ouriços e peixes-donzela na Jamaica e observou que *Stegastes planifrons* pareceu mediar a competição entre *Diadema antillarum* e *Echinometra viridis*, e a retirada do peixe-donzela levou a um aumento na densidade das duas espécies de ouriço, enquanto, o acréscimo de uma espécie de ouriço provocou inibição no aumento da outra espécie e do peixe-donzela. No mesmo local, Sammarco & Williams (1982) observaram que os territórios de *S. planifrons* são defendidos contra invasão de *D. antillarum*, afetando a sua distribuição local.

É possível que essas densas agregações de ouriços invadam os territórios de *S. fuscus*, reduzindo o espaço para abrigo e a quantidade de alimento, diminuindo consequentemente, a abundância destes nesses locais.

Apesar de ocorrerem no topo liso, adultos de *S. variabilis* apresentam maior abundância no rugoso intermediário. A distribuição dessa espécie parece estar restrita aos topos com maior diversidade de algas, onde predominam *Halimeda* sp., *Dictyota* spp. e *Gelidiella acerosa*.

A distribuição de adultos de *Stegastes* entre os tipos de topos evidencia um padrão claro de partilha de hábitat entre as duas espécies. A partilha de recursos, como hábitat, pode ocorrer como resultado de competição ou simplesmente porque as espécies preferem recursos diferentes (Munday *et al.* 2001). A segregação de hábitat entre duas espécies de *Stegastes* (*S. leucostictus* e *S. aff. variabilis*) ecologicamente semelhantes foi estabelecida pelo assentamento diferencial, ao invés de persistência após o assentamento, e esse fator foi determinante na distribuição espacial dessas espécies no Caribe (Wellington, 1992). Em estudos com pomacentrídeos no Caribe, Ebersole (1985) observou que as diferenças no uso de microhábitat se deveu a interações agressivas que, por sua vez, são responsáveis pela evolução de diferentes hábitats preferenciais. O padrão observado para os *Stegastes* em Tamandaré sugere que a partilha de hábitat parece ter ligação com as diferentes necessidades de cada espécie, mas também com a exclusão competitiva de *S. variabilis* nos topos preferenciais de ocorrência de *S. fuscus*, já que esta espécie tem tamanho maior. Indivíduos maiores parecem apresentar vantagem competitiva em relação a indivíduos menores (Robertson, 1984) e interações competitivas com espécies abundantes e bastante agressivas podem limitar a abundância de congêneres de maneira denso-dependente (Robertson, 1996).

Adultos das três espécies de pomacentrídeos apresentaram tendência de tamanho maior nos recifes localizados dentro da área fechada, mostrando que as mudanças ecológicas decorrentes do fechamento desses recifes para a pesca podem estar influenciando positivamente o crescimento desses pomacentrídeos, como por exemplo, disponibilizando maior quantidade de alimento em decorrência da menor densidade de ouriços.

Juvenis de *M. chrysurus* são encontrados somente no topo rugoso com algas filamentosas, que também é o topo de maior abundância de adultos. Apesar de estes ocorrerem no topo com tapete de *Amphiroa*, isso foi observado em somente um recife. Esse padrão mostra que, nesta espécie, juvenis tendem a assentar nos hábitats de ocorrência dos adultos.

No topo de ocorrência de juvenis de *M. chrysurus* são observadas colônias de *Millepora alcicornis*, às quais os juvenis se encontram associados. Os indivíduos menores parecem ser dependentes desses hidrocorais (Ferreira *et al.*, 2005), entretanto, no Pirambú foi observada a presença de indivíduos menores que 2 cm se abrindo entre os espinhos do ouriço *E. lucunter*, comportamento também observado entre juvenis das espécies de *Stegastes*. Os adultos de *M. chrysurus* parecem coexistir com *S.*

fuscus nos topos preferenciais destes. Robertson (1984) descreve que a coexistência entre *M. chysurus* e *Stegastes* spp. em recifes no Caribe ocorre porque o tamanho maior de *M. chysurus* permite que ele domine agressivamente os *Stegastes*, que são menores. Há também, uma tendência na concentração dos adultos de *M. chysurus* nas traseiras recifais, enquanto *S. fuscus* concentra-se mais no topo e crista recifal.

Pode-se concluir que apesar dos juvenis assentarem em todos os tipos de topo considerados nesse estudo, há uma acentuada partilha de hábitat entre adultos da família Pomacentridae nos recifes de Tamandaré. Assim como verificado por Ormond *et al.*, (1996), o padrão de distribuição das espécies nos mesmos topos em diferentes recifes são mais semelhantes entre si do que entre diferentes topos no mesmo recife. Entretanto, existe variação indicando efeito local, visto que algumas tendências são mais acentuadas em uns recifes do que em outros, o que sugere que fatores pré-assentamento, determinando o aporte de recrutas, possam estar interagindo com os processos pós-assentamento principalmente os de competição.

Capítulo 2: Distribuição de peixes territorialistas crípticos nos recifes de Tamandaré - PE

Introdução

A característica mais marcante dos peixes recifais é a diversidade em termos de número de espécies e variedade morfológica, além de, exibirem as mais diversas guildas e estratégias alimentares. As complexas estruturas dos recifes de coral fornecem espaço e abrigo para organismos dos mais variados tamanhos e são responsáveis pela grande abundância de pequenos peixes (Choat & Bellwood, 1991). Apesar da conhecida elevada proporção de pequenos peixes crípticos bentônicos nas comunidades recifais, a maior parte dos estudos tem focado a ecologia de peixes maiores e mais conspícuos dos recifes (Sale, 1991), que, aliado a restrições nas metodologias de censo visual mais comumente utilizadas (Smith-Vaniz *et al.*, 2006), resulta no escasso conhecimento ecológico de pequenas espécies criptobentônicas. Willis (2001) avaliou que o método de censo visual subestimou o número de espécies e a densidade dos peixes crípticos em até 91%. Isso se explica facilmente devido à dificuldade que representa o estudo de espécies de pequeno porte, e difíceis de se observar, tanto pelo hábito críptico, como pela coloração que muitas vezes mimetiza o fundo.

Depczynski & Bellwood (2004) estudaram 16 espécies de peixes crípticos na Grande Barreira de Corais e encontraram que as altas densidades em que podem coexistir, a pequena área de uso e o comportamento sedentário sugerem que a competição pode ser um fator expressivo na distribuição de peixes criptobentônicos.

As espécies de peixes crípticos apresentam padrões de coloração que maximizam a camuflagem e evitam predação, podem ser generalistas ou especialistas no uso do habitat, pertencem a diversas categorias tróficas, são presas essenciais para predadores piscívoros e conseqüentemente importantes para a cadeia trófica nos recifes. Ainda, exibem crescimento potencial igual ou superior a várias famílias de peixes recifais compostas de indivíduos com tamanho até três vezes maior (Depczynski & Bellwood, 2003; 2004; Depczynski *et al.*, 2007). Por serem sedentários, habitantes obrigatórios dos recifes e frequentemente ocorrerem em altas densidades com populações menos impactadas diretamente pela pesca, também podem ser melhores

indicadores de poluição localizada ou outras condições ambientais adversas do que peixes comumente registrados por censos visuais comuns (Smith-Vaniz *et al.*, 2006).

Gobiidae e Labrisomidae estão entre as famílias de peixes mais numerosas do Caribe, com espécies principalmente crípticas recifais (Smith-Vaniz *et al.*, 2006). Bleniidae é potencialmente umas das famílias mais importantes de peixes herbívoros nos recifes (Choat, 1991) e estão entre os dominantes da fauna de pequenos peixes bentônicos recifais (Mendes, 2007). Os aspectos tróficos e utilização de microhabitat da comunidade de peixes criptobentônicos, incluindo as famílias Bleniidae e Gobiidae, foram estudados por Depczynski & Belwood (2003; 2004) nos recifes da Grande Barreira de Corais, onde também foram avaliadas a biomassa e produção de pequenos peixes crípticos por Depczynski *et al.* (2007). Smith-Vaniz *et al.* (2006) estudaram a importância de peixes crípticos nas avaliações de biodiversidade. Também na Grande Barreira de Corais Wilson (2001) observou a distribuição e associação a habitats em blenídeos detritívoros e Townsend & Tibbetts (2000) estudaram a distribuição e biomassa de blenídeos herbívoros, assim como, a importância ecológica de *Salarias fasciatus* (Townsend & Tibbetts, 2004). Os efeitos das características do habitat e densidade de predadores na comunidade de peixes crípticos em recife rochosos na Nova Zelândia foram estudados por Willis & Anderson (2003). La Mesa *et al.* (2006) estudou a composição de espécies, diversidade e densidade relativa de peixes criptobentônicos residentes no mar Mediterrâneo. O sucesso reprodutivo, dimorfismo sexual e fidelidade territorial foram avaliadas por Petersen (1988) para duas espécies do gênero *Malacoctenus* no Golfo da Califórnia.

No Brasil, o comportamento de espécies das famílias Bleniidae, Gobiidae foram observados em Fernando de Noronha por Mendes (2006). A distribuição de *O. trinitatis* foi estudada por Mendes (2007) em São Pedro e São Paulo, Fernando de Noronha e Atol das Rocas e o comportamento reprodutivo de *L. nuchipinnis* estudado por Gibran *et al.* (2004).

Os blenídeos do gênero *Ophioblennius* habitam costões rochosos e recifes rasos e se alimentam principalmente de algas. *O. trinitatis* (Miranda-Ribeiro, 1919) é endêmico do sudoeste do Atlântico, com distribuição na costa e ilhas oceânicas brasileiras (Muss *et al.*, 2001; Mendes, 2007). A distribuição e densidade populacional da espécie foi estudada por Mendes (2007) nos arquipélagos de São Pedro e São Paulo, em Fernando de Noronha e no Atol das Rocas e o comportamento por Mendes (2006) também em Fernando de Noronha.

Labrisomus nuchipinnis (Quoy & Gaimard, 1824) é uma espécie abundante em águas rasas sobre fundos de rocha ou algas, está sempre em contato com o substrato, camuflado entre algas ou frestas de pedras e se alimenta de pequenos vertebrados e invertebrados. Esta é a maior espécie do gênero e distribui-se pelo Atlântico Tropical e Ocidental da Flórida até Santa Catarina (Carvalho-Filho, 1999). A coloração difere entre fêmeas e machos, estes últimos durante a reprodução ficam mais agressivos e adquirem cor mais brilhante. O comportamento de corte e desova da espécie foi descrito por Gibran *et al.* (2004) no sudeste do Brasil e o comportamento territorial e interações agonísticas foram observados por Mendes (2006).

Os labrisomídeos do gênero *Malacoctenus* apresentam, em geral, comportamento parecido ao de *L. nuchipinnis*, porém, possuem tamanho menor. *M. delalandei* (Valenciennes, 1836) busca proteção abrigando-se entre algas, atinge no máximo oito centímetros e se encontra distribuído no Atlântico Ocidental de Belize a Santa Catarina (Carvalho-Filho, 1999). A biologia alimentar da espécie foi analisada por Pereira (2007) em Ubatuba. *Malacoctenus* sp1 é uma espécie endêmica da costa brasileira (Floeter *et al.*, 2003), os indivíduos possuem 5 ou 6 manchas em triângulo invertido que podem ser laranja nos machos e amarelo-pálido, verde ou preta nas fêmeas, atingem cerca de sete centímetros e são bentônicos, ocorrem do Maranhão ao Rio de Janeiro (Carvalho-Filho, 1999). Há ausência tanto de trabalhos ecológicos, como de taxonômicos descrevendo a espécie.

Portanto, este estudo se torna muito importante na descrição da distribuição e das inter-relações de peixes recifais crípticos, pois apesar de serem comuns nos costões rochosos e áreas recifais em toda a costa brasileira e apresentarem coloração e comportamento conspícuos e interessantes, é evidente a escassez de estudos taxonômicos e ecológicos abordando essas espécies no Brasil e, sobretudo, no nordeste.

Os resultados obtidos nesse trabalho fazem parte de um estudo cujo objetivo foi identificar e quantificar as espécies territorialistas herbívoras, bem como, as espécies crípticas.

O objetivo desse trabalho é a caracterização da distribuição dos peixes territorialistas crípticos mais comuns nos recife de Tamandaré através da análise da abundância e estrutura de tamanho em relação a diferentes composições e complexidades de substrato e das interações entre estes e territorialistas herbívoros.

Material e Métodos

A área de estudo localiza-se na região de Tamandaré (Fig. 1), caracterizada pelas formações recifais dispostas paralelamente à costa e que apresenta um clima tropical com uma estação seca de outubro a maio e temperaturas em volta de 30° C, e uma estação chuvosa entre maio e setembro com temperaturas em torno de 26° C (Maida e Ferreira, 1997). O município de Tamandaré faz parte da Área de Proteção Ambiental (APA) Marinha Costa dos Corais, que se estende ao longo de 135 km de litoral desde Tamandaré, sul do estado de Pernambuco, até Maceió, estado de Alagoas, e constitui a primeira unidade de conservação federal a incluir os recifes costeiros e a maior unidade de conservação marinha brasileira, com uma área aproximada de 413.563 hectares (Ferreira & Cava, 2001).

No complexo de recifes de Tamandaré, localiza-se a região mais extensa de desenvolvimento de recifes de corais entre as cidades de Recife e Maceió. Os recifes, em algumas áreas, podem apresentar até três linhas, formando uma proteção efetiva à linha da costa. Possuem geralmente pequena espessura e são formados por corais, algas calcárias e moluscos vermetídeos, estruturas típicas da costa nordeste brasileira (Maida & Ferreira, 2004). A extensão de cada recife varia de 1 a 4 km naqueles que estão expostos às marés baixas e até 10 km nos recifes submersos (Dominguez *et al.*, 1990).



Fig. 1. Localização da área de estudo na região de Tamandaré - PE. Fonte: Google Earth.

De acordo com Maida & Ferreira (1997), em Tamandaré podem ser reconhecidos três grupos de formação recifal, dispostos em linhas aproximadamente paralelas à costa. A primeira linha de recifes, próxima a praia, é coberta por sedimento calcário e macroalgas, possui declive suave e se encontra expostas nas marés baixas. Nessas áreas são encontrados principalmente juvenis das famílias Acanthuridae, Labridae, Chaetodontidae, Haemulidae, Scaridae formando cardumes mistos que percorrem a área se alimentando.

Segundo Maida & Ferreira (1997), a segunda linha está localizada nas lagoas recifais entre a linha da praia e a terceira linha de recifes emergentes. Essa faixa apresenta forma colunar em profundidades de 1 a 8 metros, a variadas distâncias da praia. Os topos podem ser regulares com rugosidade baixa ou apresentar superfície irregular com rugosidade maior, proporcionando maior diversidade de habitats. Depressões entre as rochas recifais formam um mosaico de piscinas arenosas pequenas e rasas e canais com pequenas cavernas internas. A fauna dos topos mais regulares é mais pobre, consistindo de pomacentrídeos juvenis (*Stegastes fuscus* e *S. variabilis*) e labrídeos juvenis da espécie *Halichoeres poeyi*. Em contraste, os topos mais irregulares são biologicamente mais diversos e mais abundantes, incluindo pomacentrídeos, escarídeos juvenis, labrídeos, labrisomídeos e blenídeos. Pequenas cavernas e canais são

habitadas por holocentrídeos, apogonídeos, pempherídeos, acanturídeos, lutjanídeos haemulídeos e serranídeos.

A terceira linha recifal forma uma barreira típica do complexo recifal de Tamandaré, os recifes são formados de colunas isoladas com os topos expandidos lateralmente e coalescidos. Esse padrão de crescimento formou uma estrutura recifal com uma complexa rede de cavernas interconectadas. O topo dessa barreira é plano e erodido e normalmente emerso na maré baixa. A diversidade de peixes é similar àquela encontrada nos mesmos habitats da segunda linha de recifes (Maida & Ferreira, 1997).

Uma análise exploratória inicial (fase piloto) foi realizada de outubro a dezembro de 2006. Durante essa fase, foram realizados transectos de faixa de 5 metros de comprimento por 2 metros de largura em três tipos de topos recifais, nos quais foram identificadas as principais espécies de peixes territorialistas crípticos e observadas características dos topos recifais como rugosidade e composição do substrato, assim como, o status do recife em relação ao uso humano. Ao final dessa etapa foram selecionados quatro tipos de topos em quatro recifes a serem usados posteriormente nas coletas.

Este estudo foi realizado juntamente com um levantamento dos herbívoros territorialistas, com ênfase na família Pomacentridae e, por isso, foi utilizada uma metodologia que pudesse abranger ambos os grupos de espécies territorialistas.

As coletas foram realizadas de janeiro a abril de 2007 em quatro áreas recifais, duas localizadas dentro da área de recuperação recifal, Ilha da Barra (IB) e Ilha do Cisco (IC), que compreende aproximadamente 400 hectares e onde são proibidos, desde 1999, todos os tipos de pesca e exploração, visitação, atividades náuticas e turísticas, sendo permitido apenas os estudos e monitoramento científico por equipe licenciada pelo IBAMA; e duas na área recifal aberta a essas atividades Igreja São Pedro (IG) e Pirambú (PR).

Em cada área (IB, IC, PR e IG) foram selecionados quatro topos recifais, que se encontravam na segunda ou terceira linha recifal, com diferentes características de cobertura e rugosidade: liso (Fig. 2 A) e rugoso intermediário, ambos com dominância de *Halimeda* e macroalgas não calcárias (Fig. 2 B), e dois topos com rugosidade maior, rugoso com algas filamentosas (Fig. 2 C) e rugoso com tapete dominado por *Amphiroa* (Fig. 2 D).

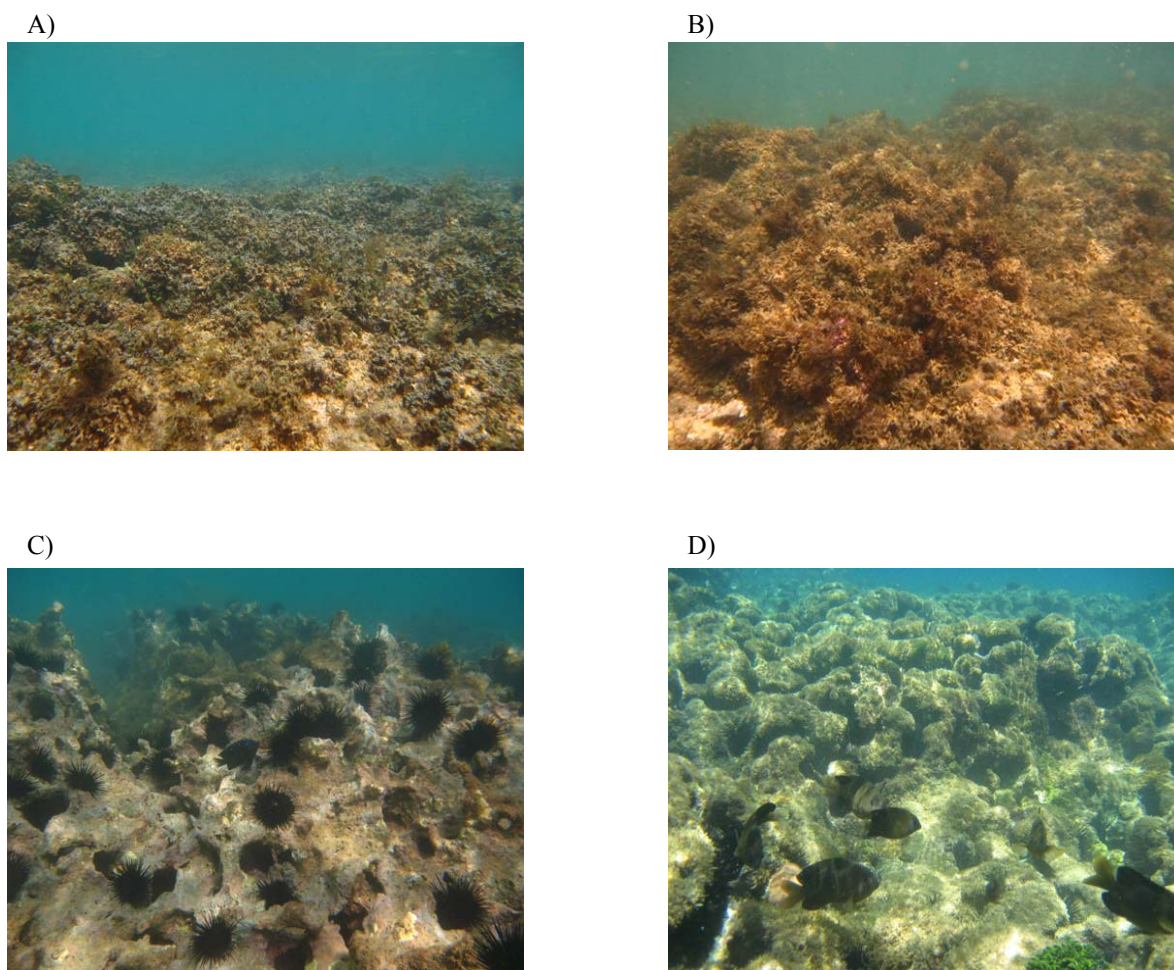


Figura 2. Tipos de topo em cada recife: liso (A), rugoso intermediário (B), rugoso com algas filamentosas C) e rugoso com tapete (D). Fotos: B.P.Ferreira e L.Chaves.

Em cada topo recifal foram realizados transectos de faixa de 5 metros de comprimento por 2 metros de largura, ao longo dos quais o número de indivíduos das espécies *Ophioblennius trinitatis* (Fig. 3), *Labrisomus nuchipinnis* (Fig. 4), *Malacoctenus sp1* (Fig. 5 A, B e C) e juvenis de *M. delalandei* (Fig. 6) foram contados, assim como, o número de ouriços. Os indivíduos foram classificados como adultos ou juvenis baseando-se na coloração e durante os censos o tamanho dos indivíduos era estimado em classes de tamanho de 2 cm. Foram realizadas 5 réplicas distribuídas aleatoriamente em cada ponto amostral, totalizando 20 réplicas em cada um dos quatro tipos de fundo recifal.



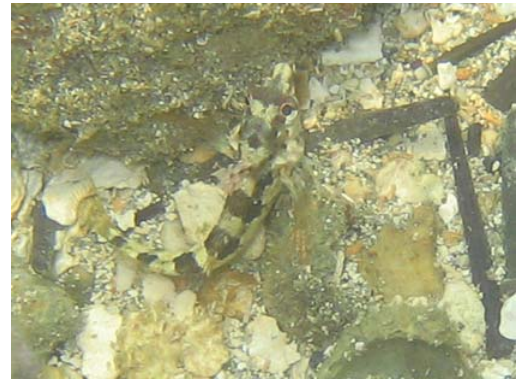
Figura 3. *Ophioblennius trinitatis*. Foto: B.P.Ferreira.



Figura 4. Macho (colorido) e fêmea de *Labrisomus nuchipinnis*. Foto: B.P.Ferreira.

A)

B)



C)



Figura 5. Macho (A) e fêmeas (B) e (C) de *Malaccoctenus* sp1. Fotos: L.Chaves e S.Marques.



Figura 6. Juvenil de *Malaccoctenus delalandei*. Foto: S.Marques.

A cobertura do fundo recifal em cada ponto amostral foi determinada através da metodologia de transecto de interseção de pontos, seguindo o protocolo Reef Check, aonde é registrada a cobertura do fundo sob pontos da linha do transecto de faixa em intervalos de 0,5m.

Os itens encontrados sob cada ponto da linha foram identificados até o menor nível taxonômico possível. Esses itens foram posteriormente agrupados em categorias, por grupos funcionais, e a porcentagem de cobertura de cada categoria em cada transecto foi calculada.

A rugosidade foi determinada através do método de transecto de corrente (Hill & Wilkinson, 2004), no qual uma corrente leve é colocada ao longo do transecto de faixa contornando a superfície recifal, e marcada a cada metro de trena. O índice de rugosidade foi obtido pela razão entre o comprimento da corrente e a distância linear de um metro da trena, assim, foram obtidas 5 réplicas para cada transecto (Rogers *et al.*, 1983).

Alguns fatores como maré e estação do ano, não levados em conta no desenho amostral, foram neutralizados através da coleta de dados sempre na mesma faixa de altura de maré e na mesma época do ano (verão).

Indivíduos adultos e juvenis de *Labrisomus nuchipinnis*, assim como, machos e fêmeas de *Malaccoctenus* sp1 foram agrupados para a análise dos dados, uma vez que foram pouco abundantes. Quando necessário, todas as espécies do gênero *Malaccoctenus* foram agrupadas.

A normalidade dos dados foi avaliada pelo teste Kolmogorov-Smirnov e a homogeneidade das variâncias pelo teste de Levene.

As abundâncias das espécies que não apresentaram-se normais, foram transformadas calculando-se a raiz quadrada ($X' = \sqrt{x + 3/8}$) e as espécies que apresentaram normalidade dos dados e homogeneidade de variâncias, tiveram as diferenças entre recifes e tipos de topo calculadas pela Análise de Variância (ANOVA).

Para estabelecer as diferenças entre os recifes, tipos de topo e a interação entre eles foi calculada uma ANOVA fatorial. Comparações *a posteriori*, quando detectadas diferenças significativas, foram feitas pelo teste de Tukey.

A abundância das espécies para as quais os dados não foram normalizados e não houve homocedasticidade e o tamanho de todas as espécies, foram comparados entre recifes e tipos de topo pelo teste não paramétrico de Kruskal-Wallis, este teste foi escolhido pois permite que a variação entre recifes não seja excluídas na comparação entre tipos de topo, e vice-versa. Quando encontradas diferenças significativas, comparações *a posteriori* foram feitas através do teste de Student-Newman-Keuls (SNK) (Zar, 1999).

A diferença na abundância das espécies entre as áreas fechada e aberta foi feita pelo teste t quando os dados foram homocedásticos e normais. Quando esses pré-requisitos não foram satisfeitos, o teste de Mann-Whitney foi usado.

O nível de significância estabelecido para todas as análises foi de 5 % ($\alpha = 0,05$).

O padrão de similaridade entre matrizes de dados de abundância das espécies em cada amostra (transecto), foi observada através da ordenação multidimensional não-paramétrica (MDS). Para esta análise, os dados de abundância foram transformados extraído-se a raiz quadrada, e posteriormente foi construída a matriz de similaridade entre as amostras, utilizando a distância de Bray Curtis. Foram realizadas 10 iterações para gerar a análise. O valor de estresse fornecido pelo MDS, é uma medida do grau de dificuldade em comprimir as relações entre as amostras em 2 dimensões, e deve ser menor que 0,1 para que a análise bidimensional represente uma boa ordenação dos resultados (Clarke & Warwick, 1994).

A diferença entre a estrutura da associação das espécies foi verificada pela análise de similaridade (ANOSIM), que permite o teste de significância entre grupos baseando-se na matriz de similaridade entre eles. Para esta análise, foi usada a mesma matriz gerada na análise anteriormente mencionada e os fatores utilizados foram os topos recifais (permutações = 999).

Resultados

Os quatro topos recifais possuem rugosidade e tipo de cobertura características e bastante distintas entre si.

A rugosidade variou de 1,03 a 1,93 entre todos os topos e apresentou-se homogênea em cada tipo de topo nos quatro recifes (Fig. 1). A rugosidade média foi diferente entre os tipos de topo (Anova, $p < 0,001$), mas não entre os quatro recifes (Anova, $p = 0,62$) e a interação entre topos e recifes não foi significativa (Anova, $p = 0,366$) (Tab. 1).

Tabela 1. Anova fatorial da rugosidade entre os quatro recifes e quatro tipos de topo.

	Soma dos quadrados	Grau de Liberdade	Quadrado médio	F	p
topo	2.4337	3	0.8112	43.381	0.000
recife	0.0333	3	0.0111	0.594	0.621
topo*recife	0.1876	9	0.0208	1.115	0.366
erro	1.1968	64	0.0187		

A rugosidade no topo liso foi menor do que os outros três tipos de topo (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$). O topo rugoso intermediário apresentou rugosidade intermediária e menor que os topos rugoso com tapete e rugoso com algas filamentosas (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$; para ambos) (Tab. 2).

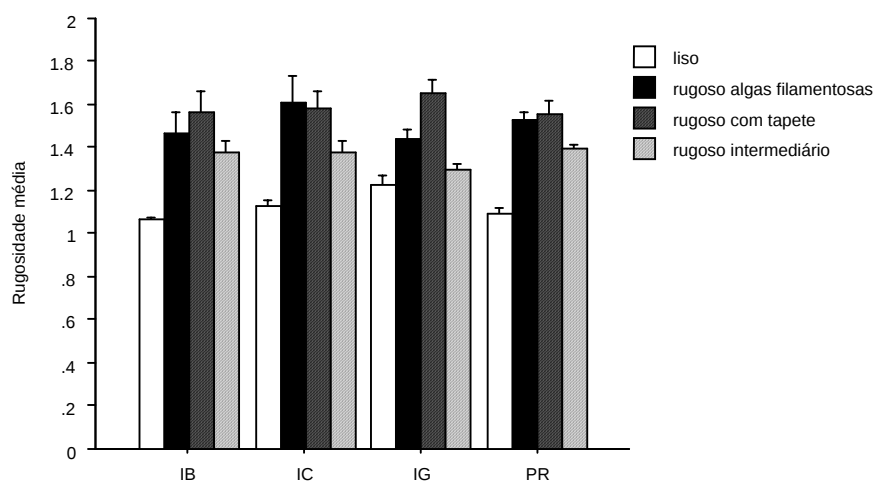


Figura 1. Rugosidade média em cada tipo de topo, nos quatro recifes. Ilha da Barra = IB; Ilha do Cisco = IC; Igreja São Pedro = IG; Pirambú = PR. Barras indicam erro padrão.

Tabela 2. Média e desvio padrão da rugosidade nos quatro tipos de topo.

Topo	Média	Desvio Padrão
liso	1,132	0,079
rugoso intermediário	1,362	0,096
rugoso algas filamentosas	1,510	0,182
rugoso tapete	1,591	0,161

O topo liso apresentou a menor rugosidade entre todos os tipos de topo (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$). Neste, juntamente com o topo rugoso intermediário, são encontradas algas das espécies *Acanthophora spicifera*, *Caulerpa cupressoides*, *Laurencia* sp., *Sargassum* sp., *Dictyota* sp., *D. cervicornis*, *D. mertensii*, *Gellidiela acerosa*, e algas calcárias do gênero *Halimeda*. O topo rugoso com algas filamentosas é caracterizado pelo substrato recifal coberto apenas com algas calcárias incrustantes e, principalmente, pequenas algas filamentosas, e alta densidade de ouriços, enquanto, o topo rugoso com tapete de *Amphiroa* é formado por um tapete de 1 a 10 mm de espessura, que consiste de um emaranhado de algas calcárias articuladas do gênero *Amphiroa* e por *Gellidiela acerosa*.

Considerando todas as espécies quantificadas, a abundância de indivíduos foi diferente entre os tipos de topo (Kruskal-Wallis, $p = 0,030$), mas não entre os recifes (Kruskal-Wallis, $p = 0,997$). O topo rugoso com algas filamentosas apresentou abundância maior que os topos liso e rugoso com tapete de *Amphiroa* (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,013$ e $p = 0,010$; respectivamente).

Houve diferença entre as abundâncias das espécies (Kruskal-Wallis, $p < 0,001$). A espécie mais abundante foi *Ophioblennius trinitatis* ($n = 73$), que foi significativamente diferente de *M. delalandei* (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,001$), seguida de *Labrisomus nuchipinnis* ($n = 66$), que foi diferente de *Malacoctenus* sp1 ($n = 41$; *post hoc* Student-Newman-Keuls, $p < 0,001$) e *Malacoctenus delalandei* ($n = 25$; *post hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,008$).

Na ordenação escalonada multidimensional (MDS) foram aparentemente formados 2 agrupamentos distintos (Fig. 2), o topo rugoso intermediário, local de maior abundância de *L. nuchipinnis*, formou um grupo diferente do topo rugoso com algas filamentosas, que é o topo de maior ocorrência de *O. trinitatis* ($R_G = 0,37$; $p = 0,001$). As espécies de *Malacoctenus* não apresentaram padrão claro de distribuição.

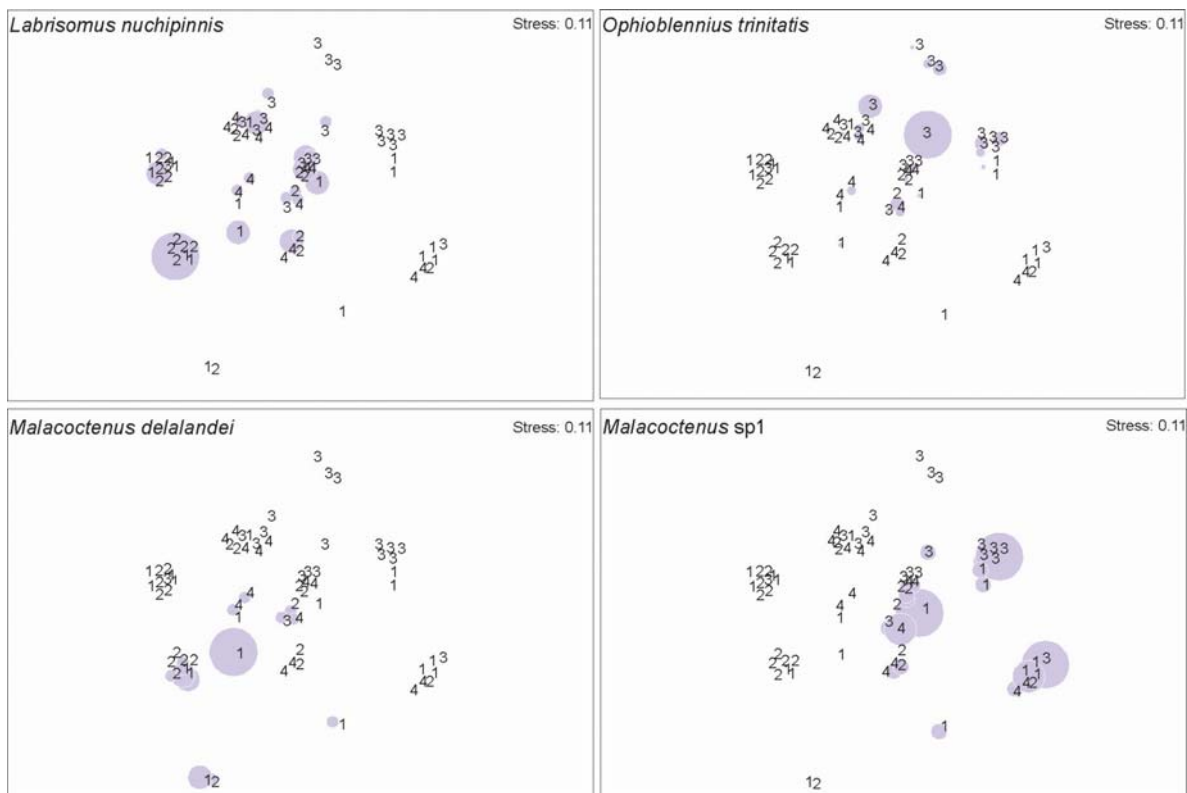


Figura 2. Escala multidimensional da matriz de similaridade de Bray Curtis baseada na abundância, transformada em raiz quadrada, das espécies entre as áreas e topos. Topo liso = 1, rugoso intermediário = 2, rugoso com algas filamentosas = 3, rugoso com tapete de *Amphiroa* = 4. O tamanho dos círculos corresponde à abundância em cada amostra, da espécie discriminada.

Indivíduos de *O. trinitatis* ocorreram em todos os tipos de topo (Fig. 3), mas a abundância de indivíduos foi diferente entre os recifes (Anova, $p = 0,020$) e tipos de topo (Anova, $p < 0,001$). Não houve interação entre recifes e topos (Anova, $p = 0,065$) (Tab. 3) e a diferença na abundância de indivíduos entre as áreas fechada e aberta não foi significativa (teste t, $p = 0,079$).

Tabela 3. Anova fatorial de indivíduos de *O. trinitatis* entre os quatro recifes e quatro tipos de topo.

	Soma dos quadrados	Grau de Liberdade	Quadrado médio	F	p
topo	6.94136	3	2.31379	15.6048	0.000
recife	1.55609	3	0.5187	3.4982	0.020
topo*recife	2.5597	9	0.28441	1.9181	0.065
erro	9.48957	64	0.14827		

Para esta espécie, a abundância foi significativamente maior na Ilha do Cisco em comparação à Igreja de São Pedro (*post hoc* Tukey, $p = 0,01$). Entre os tipos de topo, o

topo rugoso com algas filamentosas apresentou abundância maior que todos os outros topos (*post hoc* Tukey, $p = 0,00$).

A distribuição de *L. nuchipinnis* (Fig. 2) foi diferente entre os tipos de topo (Anova, $p = 0,016$), mas não entre os recifes (Anova, $p = 0,269$) e houve interação entre os tipos de topo e os recifes (Anova, $p = 0,035$) (Tab. 4). Não foi encontrada diferença significativa na abundância entre as áreas fechada e aberta (teste t, $p = 0,133$).

Tabela 4. Anova fatorial de indivíduos de *L. nuchipinnis* entre os quatro recifes e quatro tipos de topo.

	Soma dos quadrados	Grau de Liberdade	Quadrado médio	F	p
topo	1.13711	3	0.37904	3.7097	0.016
recife	0.41044	3	0.13681	1.339	0.269
topo*recife	2.00279	9	0.22253	2.178	0.035
erro	6.53907	64	0.10217		

O topo rugoso intermediário apresentou abundância maior que o liso (*post hoc* Tukey, $p = 0,046$) e rugoso com algas filamentosas (*post hoc* Tukey, $p = 0,018$). O topo rugoso intermediário na Igreja São Pedro apresentou abundância maior que o liso no Pirambú (*post hoc* Tukey, $p = 0,022$) e o rugoso com algas filamentosas na Ilha da Barra (*post hoc* Tukey, $p = 0,004$), onde esteve ausente (Tab. 5).

Tabela 5. Grupos homogêneos formados no teste *a posteriori* de Tukey da Anova fatorial para *L. nuchipinnis* entre os quatro recifes e quatro tipos de topo. Rugoso intermediário = rug. int.; rugoso com algas filamentosas = rug. fil.; rugoso com tapete de *Amphiroa* = rug. tap..

média	recife	topo	Grupos homogêneos	
			1	2
0	IB	rug. fil.	*	
0,2	PR	liso	*	
0,4	IC	liso	*	*
0,6	IG	rug. fil.	*	*
0,6	IG	rug. tap.	*	*
0,6	IC	rug. tap.	*	*
0,8	IB	liso	*	*
0,8	IC	rug. int.	*	*
0,8	IC	rug. fil.	*	*
0,8	PR	rug. tap.	*	*
1,0	IB	rug. int.	*	*
1,0	PR	rug. fil.	*	*
1,0	IB	rug. tap.	*	*
1,2	PR	rug. int.	*	*
1,4	IG	liso	*	*
2,0	IG	rug. int.		*

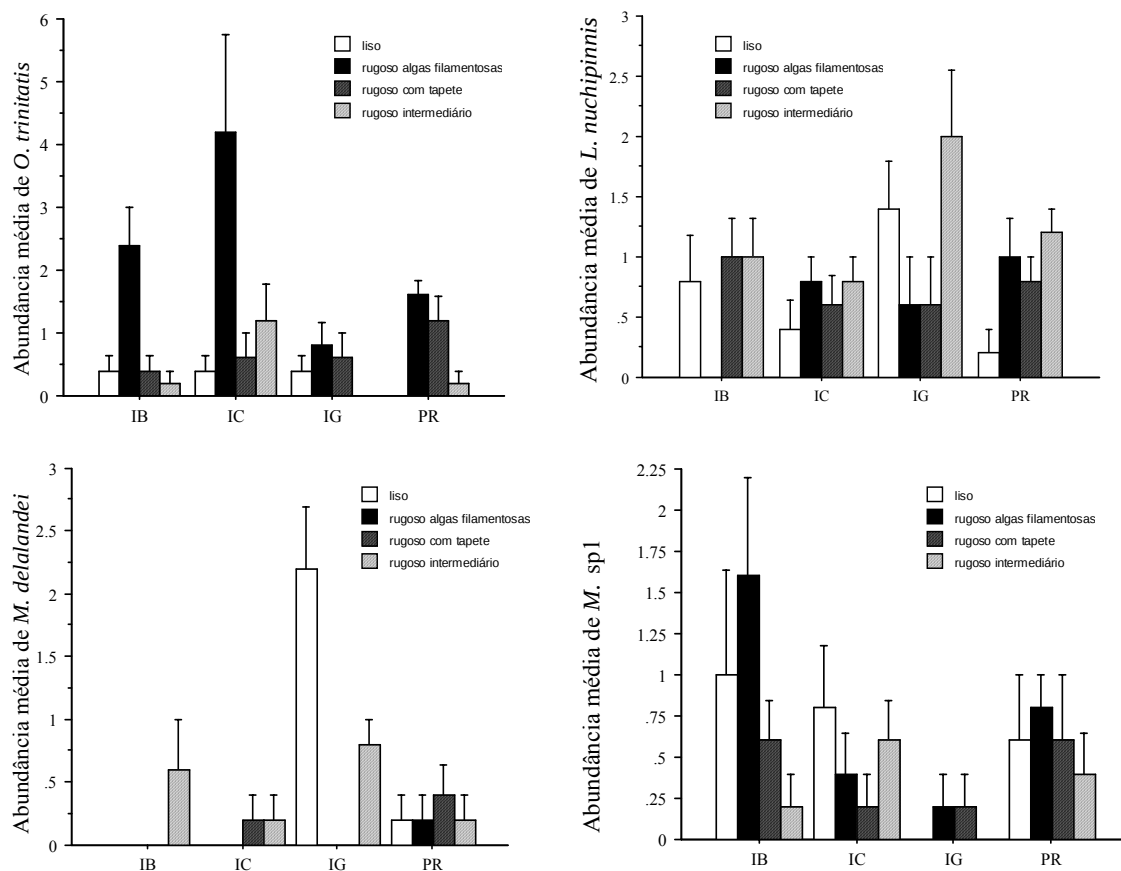


Figura 3. Abundância média de *Ophioblennius trinitatis*, *Labrisomus nuchipinnis*, *Malacoctenus delalandei* e *Malacoctenus sp1* em cada tipo de topo, nos quatro recifes. Ilha da Barra = IB; Ilha do Cisco = IC; Igreja São Pedro = IG; Pirambú = PR. Barras indicam erro padrão.

As espécies de *Malacoctenus* foram encontradas em todos os tipos de topo (Fig. 3). Indivíduos de *Malacoctenus sp1* apresentaram distribuição diferente somente entre recifes (Kruskal-Wallis, $p = 0,020$) (Tab. 6), a Ilha da Barra e Pirambú tiveram abundância maior do que a Igreja São Pedro (*post-hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,015$ e $p = 0,029$; respectivamente). *M. delalandei* teve distribuição diferente entre recifes (Kruskal-Wallis, $p = 0,017$) e tipos de topo (Kruskal-Wallis, $p = 0,039$) (Tab. 6). A Igreja de São Pedro apresentou abundância maior que as Ilhas da Barra e do Cisco (*post-hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,0481$ e $p = 0,0419$; respectivamente). O teste *post-hoc* não identificou quais tipo de topo eram diferentes entre si. e não houve diferença significativa na abundância entre as áreas fechada e aberta (Mann-Whitney, $p = 0,795$ e $p = 0,620$; respectivamente).

Tabela 6. Kruskal-Wallis de indivíduos das espécies *Malacoctenus* sp1 e *M. delalandei*. entre os quatro recifes e quatro tipos de topo.

		Grau de Liberdade	H	p
<i>M. sp1</i>	recife	3	9,827	0,020
	topo	3	3,233	0,357
<i>M. delalandei</i>	recife	3	10,134	0,017
	topo	3	8,386	0,039

Os maiores indivíduos foram da espécie *L. nuchipinnis* (média = 10,58 cm), seguida de *O. trinitatis* (média = 8,79 cm), *M. delalandei* e *Malacoctenus* sp1 e. (médias = 4 cm e 3,19 cm; respectivamente).

Houve diferença significativa de tamanho entre as espécies (Kruskal-Wallis, $p < 0,001$). *L. nuchipinnis* apresentou o maior tamanho (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p < 0,001$), seguido por *O. trinitatis*, que foi maior que *Malacoctenus* spp. (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,001$) (Fig. 4).

Em relação ao tamanho médio dos indivíduos, o tamanho médio de *O. trinitatis* não foi diferente entre recifes (Kruskal-Wallis, $p = 0,226$), mas foi diferente entre os tipos de topos (Kruskal-Wallis, $p = 0,032$), apresentando-se menor no topo liso do que em todos os outros tipos (rugoso intermediário *post hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,021$, com algas filamentosas $p = 0,003$, com tapete $p = 0,008$) (Tab. 7).

Tabela 7. Faixas de tamanho de indivíduos de *O. trinitatis* nos quatro tipos de topo.

Topo	mínimo	máximo
liso	4	10
rugoso intermediário	8	12
rugoso algas filamentosas	6	12
rugoso tapete	6	12

Houve diferença de tamanho médio também para *L. nuchipinnis* entre os recifes (Kruskal-Wallis, $p = 0,021$) e tipos de topo (Kruskal-Wallis, $p = 0,001$). Os indivíduos foram maiores na Ilha do Cisco e Pirambú em relação à Igreja de São Pedro (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,010$ e $p = 0,029$; respectivamente), em relação aos topos, o tamanho médio foi menor no liso em relação aos outros três tipos (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,001$, $p = 0,001$ e $p = 0,007$; respectivamente) (Tab. 8).

Tabela 8. Faixas de tamanho de indivíduos de *L. nuchipinnis* nos quatro tipos de topo.

Topo	mínimo	máximo
liso	6	12
rugoso intermediário	6	16
rugoso algas filamentosas	8	16
rugoso tapete	8	12

Malacoctenus sp1 e *M. delalandei* apresentaram diferença de tamanho entre recifes (Kruskal-Wallis, $p = 0,012$ e $p = 0,038$; respectivamente), mas não entre tipos de topo (Kruskal-Wallis, $p = 0,891$ e $p = 0,054$; respectivamente). As Ilhas da Barra e do Cisco apresentaram indivíduos de *Malacoctenus* sp1 maiores do que o Pirambú (*post hoc* Student-Newman-Keuls, $p = 0,030$ e $p = 0,023$; respectivamente). Este último apresenta tamanho menor do que a Igreja de São Pedro para *M. delalandei* (Tab. 9).

Tabela 9. Faixas de tamanho de indivíduos de *Malacoctenus* sp1 e *M. delalandei* nos quatro tipos de topo.

Topo	<i>M. sp1</i>		<i>M. delalandei</i>	
	mínimo	máximo	mínimo	máximo
liso	1	4	2	6
rugoso intermediário	2	4	4	6
rugoso algas filamentosas	2	4	2	2
rugoso tapete	2	4	2	4

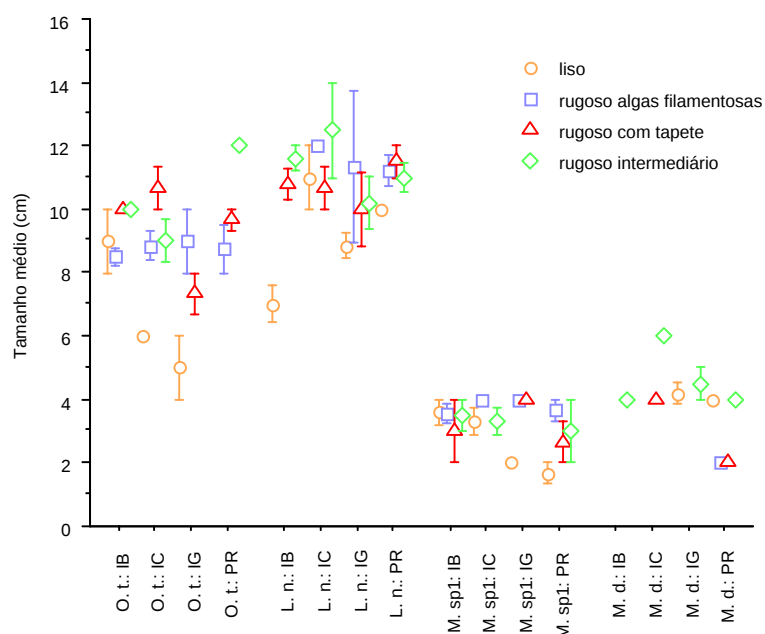


Figura 4. Tamanho médio de *Ophioblennius trinitatis*, *Labrisomus nuchipinnis* adulto, *Malacoctenus delalandei* e *Malacoctenus sp1* em cada tipo de topo, nos quatro recifes. *Ophioblennius trinitatis* = O. t.; *Labrisomus nuchipinnis* = L. n.; *Malacoctenus delalandei*. = M. d.; *Malacoctenus sp1*; Ilha da Barra = IB; Ilha do Cisco = IC; Igreja São Pedro = IG; Pirambú = PR Barras indicam erro padrão.

A densidade de ouriços nos topos recifais variou de 0 a 89,8 indivíduos . m⁻². Os ouriços ocorreram nos quatro tipos de topo e em todas as áreas (Fig. 5), porém, foi encontrada diferença na densidade entre os recifes (Anova, $p < 0,001$), tipos de topo (Anova, $p < 0,001$) e houve interação entre recifes e topos (Anova, $p < 0,001$) (Tab. 10). A densidade de ouriços foi diferente entre as áreas fechada (média = 8,44) e aberta (média = 13,11) (teste t, $p = 0,003$).

Tabela 10. Anova fatorial da densidade de ouriços *E. lucunter* entre os quatro recifes e quatro tipos de topo.

	Soma dos quadrados	Grau de Liberdade	Quadrado médio	F	p
topo	2154,484	3	718,161	123,377	0,000
recife	571,277	3	190,426	32,714	0,000
topo*recife	996,065	9	110,674	19,013	0,000
erro	372,536	64	5,821		

A densidade de ouriço foi menor nos recifes localizados dentro da área fechada (Ilhas da Barra e do Cisco; *post hoc* Tukey, $p \leq 0,019$) em relação àqueles localizados

fora, e entre esses, o Pirambú apresentou densidade maior que a Igreja São Pedro (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$).

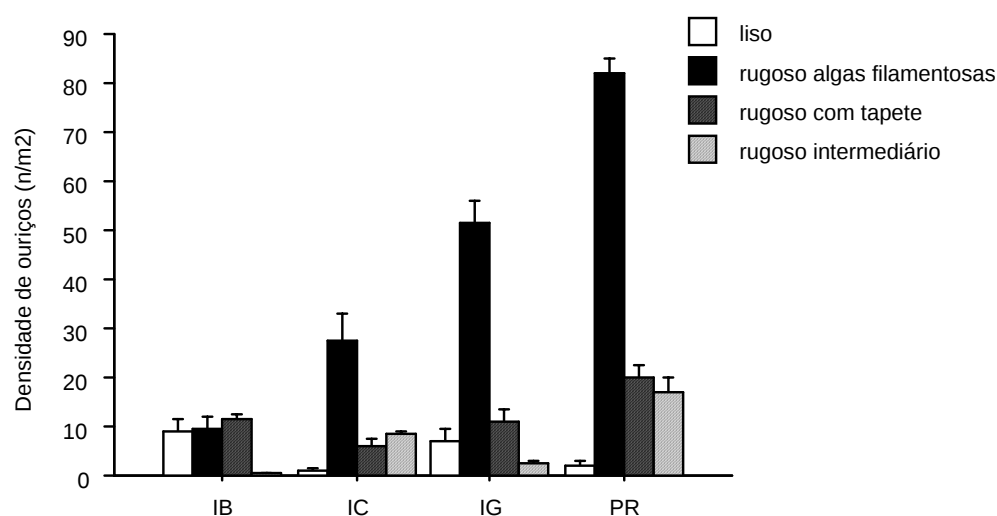


Figura 4. Densidade dos ouriços em cada tipo, de topo nos quatro recifes. Ilha da Barra = IB; Ilha do Cisco = IC; Igreja São Pedro = IG; Pirambú = PR. Barras indicam erro padrão

O topo com maior número de ouriços foi rugoso com algas filamentosas, que apresentou densidade maior que o liso (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$), rugoso intermediário (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$) e rugoso com tapete (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$). Este último, também apresentou densidade superior aos topos liso e rugoso intermediário (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$ e $p < 0,001$; respectivamente).

No topo rugoso com algas filamentosas estão as maiores densidades de ouriços, com este topo no Pirambú e na Igreja São Pedro apresentando abundâncias maiores que todos os outros topos nestes e nos outros recifes (*post hoc* Tukey, $p \leq 0,018$). O topo rugoso com algas filamentosas na Ilha da Barra apresentou densidades menores que as observadas para este topo em todos os outros recifes (*post hoc* Tukey, $p < 0,001$) (Tab. 11).

Tabela 11. Grupos homogêneos formados no teste a *posteriori* de Tukey da Anova fatorial para ouriços *E. lucunter* entre os quatro recifes e quatro tipos de topo. Rugoso intermediário = rug. int.; rugoso com algas filamentosas = rug. fil.; rugoso com tapete de *Amphiroa* = rug. tap..

média	recife	topo	Grupos homogêneos				
			1	2	3	4	5
4,4	IB	rug. int.	*				
12,0	IC	liso	*	*			
19,8	PR	liso	*	*			
26,2	IG	rug. int.	*	*			
62,2	IC	rug. tap.		*			
71,8	IG	liso		*			
84,4	IC	rug. int.		*	*		
91,6	IB	liso		*	*		
97,0	IB	rug. fil.		*	*		
110,8	IG	rug. tap.		*	*		
113,4	IB	rug. tap.		*	*		
170,6	PR	rug. int.		*	*		
201,6	PR	rug. tap.			*		
273,4	IC	rug. fil.			*		
514,4	IG	rug. fil.				*	
817,6	PR	rug. fil.					*

Discussão

Os métodos visuais de amostragem normalmente usados em peixes recifais não são adequados para o censo de peixes crípticos e por isso o conhecimento em relação a eles é muito limitado (Depczynski & Bellwood, 2003). Técnicas visuais usadas habitualmente para detectar espécies móveis e facilmente visíveis poderão subestimar significativamente espécies crípticas que geralmente se encontram escondidas em substratos complexos (Smith-Vaniz *et al.*, 2006).

É possível que a baixa abundância observada para as quatro espécies territorialistas crípticas acompanhadas neste estudo possa ter sido, portanto, uma limitação do método amostral, uma vez que o método de transectos de faixa foi escolhido por ser o que mais se adequava ao estudo dos pomacentrídeos, não sendo específico para espécies com esse comportamento.

Apesar da possível limitação na acurácia das densidades médias reportadas, os resultados permitiram o levantamento das espécies que ocorrem nos topos recifais rasos de Tamandaré, e é plausível assumir que os índices observados sejam adequados para o estabelecimento de preferências de habitats entre as espécies.

A distribuição das espécies crípticas territorialistas revela que enquanto algumas possuem preferência por um tipo de topo, outras não apresentam padrão claro de partilha de habitat, porém, todas coexistem com os pomacentrídeos territorialistas, havendo, até mesmo, sobreposição em habitats preferenciais.

As quatro espécies acompanhadas foram registradas em todos os tipos de topo. Considerando todas as espécies agrupadas, foi observada uma média no topo rugoso com algas filamentosas, uma tendência determinada pela maior densidade de *O. trinitatis* neste topo. Esse topo apresenta baixa cobertura de algas e parte do substrato rochoso exposto, não apresentando cobertura algal suficiente para abrigo e proteção dos peixes crípticos. Estudos em costões no mar Mediterrâneo mostraram preferência por superfícies rochosas expostas para as espécies crípticas *Gobius bucchichi*, *Scorpaena maderensis* e *Tripterygion melanurus* (La Mesa *et al.*, 2006).

Apesar de haver diferença significativa na abundância de *O. trinitatis* somente entre Igreja São Pedro e Ilha do Cisco (aberto x fechado), foi observado que os dois recifes localizados na área fechada apresentaram padrão de distribuição e abundância diferente em relação aos recifes abertos. O topo rugoso com algas filamentosas é o topo

de maior abundância de *O. trinitatis* e essa tendência é acentuada nos recifes da área fechada (Ilhas da Barra e do Cisco). Ainda, a espécie ocorre em todos os topos nos recifes fechados, o mesmo não acontece nos recifes abertos. É relevante notar que variações grandes foram encontradas entre transectos para a Ilha do Cisco e Ilha da Barra, e somente nesses recifes houve transectos com mais de três indivíduos. Portanto, é provável que um número amostral maior seja necessário.

Em estudo com recifes rochosos na Nova Zelândia Willis & Anderson (2003) observaram que uma maior complexidade estrutural sustentou maiores densidades e maior número de espécies de pequenos peixes crípticos, ainda, comparando área aberta, com reservas, a diferença encontrada pelos autores foi uma menor abundância desses peixes nesta última, devido ao aumento de predadores. Padrão não encontrado nesse estudo.

A preferência de *O. trinitatis* por este tipo de topo pode ter relação com os hábitos alimentares da espécie, que pode consumir pequenas algas filamentosas presentes no substrato. Em estudo realizado com os hábitos alimentares da espécie no arquipélago de São Pedro e São Paulo Petitto-Siqueira & Villaça (2007) relatam que existe predominância de macroalgas vermelhas, tanto em diversidade de espécies, como em abundância, porém, as características e composição do substrato deste local diferem em comparação a ambientes recifais e podem influenciar fatores como alimentação. A elevada abundância da espécie no topo com algas filamentosas dentro da área fechada parece ser decorrente da menor densidade de *E. lucunter*, apesar desse ser o topo de maior concentração de ouriços, a densidade é menor nos recifes fechados, o que pode aumentar a área para territórios e fendas e reentrâncias disponíveis para abrigo de *O. trinitatis* e diminuir competição por alimento.

Existe uma sobreposição de hábitat entre *O. trinitatis* e adultos de *S. fuscus*, cuja distribuição é discutida no capítulo 1, já que ambos apresentam maior abundância neste topo. Essa coexistência pode ser determinada pelo comportamento de adultos de *O. trinitatis* que, assim como *S. fuscus*, parece exibir certa agressividade (Mendes, 2006). A autora observou que enquanto *Stegastes rocasensis* persegue outras espécies territorialistas da família Gobiidae e Bleniidae, esse comportamento é raramente observado com *O. trinitatis*, e que este exibe posição de dominância em relação a outros gobiídeos e bleniídeos. Robertson (1984) observou que *O. atlanticus* no Caribe é altamente territorialista com indivíduos da mesma espécie, exibe certa interação agonística com pomacentrídeos com os quais co-ocorre, mas é pouco territorialista com

outros herbívoros. Ainda, Townsend & Tibbetts (2004) encontraram pelos menos um bleniídeo residente na maioria dos territórios de pomacentrídeos e a abundância deles se deve, em parte, pela coexistência com esses peixes-donzela.

A abundância de indivíduos de *L. nuchipinnis* foi maior no topo rugoso intermediário, que, juntamente com o liso, tem a maior diversidade de espécies de algas. A complexidade do substrato pode estar influenciando a abundância da espécie nesse topo, visto que, aumenta a área para abrigo e território, minimizando a competição com outros territorialistas. A preferência da espécie por substratos com denso crescimento de algas (Gibran *et al.*, 2004), pode auxiliar na camuflagem, na proteção contra predação e, ainda, proporcionar refúgio para pequenos invertebrados e peixes que podem servir de alimento.

As duas espécies de *Malacoctenus* não apresentaram padrão significativo de preferência entre os topos recifais, e na distribuição entre recifes abertos e fechados, assim como *L. nuchipinnis*. Essa ausência de padrão pode ocorrer porque as espécies não apresentam restrições ou exigências específicas em relação ao tipo de substrato. Depczynski & Bellwood (2004) encontraram elevada sobreposição de hábitat entre espécies criptobentônicos e indicam que é provável que alguns microhábitats contenham condições sub-ótimas para algumas espécies, e que, as diferenças na abundância entre os microhábitat sugerem competição ou seleção diferencial de hábitat. É importante ressaltar que os indivíduos de *M. delalandei* observados nesse estudo eram juvenis, os indivíduos adultos foram raramente observados e não foram incluídos no estudo. Os juvenis podem apresentar distribuição mais ampla que os adultos, como observado por Bay *et al.* (2001) e serem menos ariscos, e consequentemente são mais facilmente visualizados.

Observa-se uma coexistência nos topos recifais entre os peixes territorialistas crípticos e os pomacentrídeos. Os gobiídeos e bleniídeos são pouco agressivos, comportamento que está provavelmente associado à adaptação à ocupação de pequenas áreas, como fendas e buracos em recifes, pois um número elevado de interações agressivas representaria um gasto de energia desnecessário (Mendes, 2006). Por outro lado, os pomacentrídeos são conhecidamente agressivos e podem excluir competitivamente indivíduos territorialistas da mesma família e não-territorialistas de outras famílias como Acanthuridae e Scaridae (Hixon & Brostoff, 1983; Robertson, 1984; Robertson, 1996). As interações competitivas entre as espécies de *Stegastes* (discutidas no capítulo 1) e *L. nuchipinnis* podem ser atenuadas pelo tamanho similar

entre elas, já que o tamanho parece exercer grande influência nas relações de dominância em pomacentrídeos (Robertson, 1984). As espécies de *Malacoctenus* podem co-ocorrer com *Stegastes* devido ao pequeno tamanho delas. É provável que não seja economicamente viável para as espécies de *Stegastes* excluir esses pequenos territorialistas já que estes podem se abrigar facilmente nas reentrâncias, buracos e fendas inacessíveis aos pomacentrídeos e representam um baixo custo energético aos territórios (Robertson & Polunin, 1981).

Outra razão para esta coexistência é a provável diferença na alimentação entre *Stegastes* e *L. nuchipinnis* e *Malacoctenus* spp.. Enquanto os primeiros (*Stegastes*) são principalmente herbívoros (Ferreira *et al.*, 1998 e obs. pess.), os dois últimos são principalmente carnívoros (Gibran *et al.*, 2004; Mendes, 2006). A aparente ausência de interações entre o pomacentrídeo *Pomacentrus wardi* e o bleniídeo *Salarias fasciatus* na Grande Barreira de Corais pareceu ser decorrente da ausência de sobreposição alimentar (Townsend & Tibbetts, 2004).

É notável a clara preferência de *O. trinitatis* pelo topo com algas filamentosas. Estudos mais detalhados, incluindo observações do comportamento e da alimentação da espécie são essenciais para o entendimento desse padrão. A preferência de *L. nuchipnnis* por topos rugosos com maior diversidade de algas parece ter relação tanto com o tamanho, quanto com a proteção e alimentação da espécie. A aparente ausência de padrão para *Malacoctenus* sugere que a espécie não apresenta exigências em relação a algum atributo dos topos recifais e pode ser influenciado pelo pequeno tamanho, que facilita o abrigo e proteção das espécies mesmo em topos lisos e com poucas algas.

A abundância de *O. trinitatis*, assim como *S. fuscus*, parece acentuada influência da densidade de ouriços *E. lucuntes* nos topos recifais de Tamandaré.

Considerações Gerais

A importância de espécies de peixes territorialistas em recifes de coral é evidente, e as relações dessas espécies com o meio físico e as interações tróficas e ecológicas intra e interespecíficas tem sido amplamente estudadas no Caribe (Abrey, 2005; Almany, 2003; Ebersole, 1985; Robertson, 1984; 1996) e no Indo-pacífico (Bay *et al.*, 2001; Doherty, 1983; Hixon & Jones, 2005, Holbrook & Schimtt, 2002). No Brasil, no entanto, aonde estas espécies também têm um papel semelhante, estas relações ainda são pouco conhecidas. Portanto, estudos futuros enfocando esses aspectos são essenciais para a melhor compreensão dos processos que influenciam essas comunidades.

Campos promissores no estudo dos pomacentrídeos são as relações destes com outros herbívoros não territorialistas, como os herbívoros nômades e os efeitos cascata em áreas com pressão de pesca variável. Efeitos cascata, por redução de predação ou competição entre herbívoros, apesar de sugeridos, não foram comprovados no presente estudo. Ainda, uma série temporal maior de estudos com juvenis e adultos nesses topos seria fundamental para o estabelecimento e entendimento da influência dos mecanismos pré e pós-assentamento atuantes na estruturação dessas comunidades e sua variação.

Em relação aos peixes crípticos, são poucos os estudos no Brasil, apesar do elevado número de espécies. São necessários estudos taxonômicos de espécies ainda não descritas, a exemplo de *Malacoctenus* sp1, e das relações ecológicas desse grupo, utilizando-se metodologias de observação adequadas. Estes estudos também devem abranger o comportamento territorialista dessas espécies, que ainda é bem pouco compreendido.

Além disso, o estudo das interações entre ambos os grupos de territorialistas, incluindo competição, interações agonísticas e a influência dos pomacentrídeos no estabelecimento e manutenção de territórios por peixes crípticos são recomendados.

Referências Bibliográficas

- ACKERMAN, J.L.; BELLWOOD, D.R. Reef fish assemblages: a re-evaluation using enclosed rotenone stations. **Marine Ecology Progress Series**, v. 206, p. 227–237, 2000.
- ALMANY, G.R. Priority Effects in Coral Reef Fish Communities. **Ecology**, v. 84, n. 7, p. 1920-1935, 2003.
- ALMANY, G.R. Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? **Oikos**, v. 106, p. 275-284, 2004.
- BAY, L.K.; JONES, G.P.; McCORMICK, M.I. Habitat selection and aggression as determinants of spatial segregation among damselfish on a coral reef. **Coral Reefs**, v. 20, n. 3, p. 289-298, 2001.
- BOOTH, D.J. Synergistic effects of conspecifics and food on growth and energy allocation of a damselfish. **Ecology**, v. 85, n. 10, p. 2881–2887, 2004.
- BOOTH, D.J.; WELLINGTON, G.M. Settlement preferences in coral-reef fishes: Effects on patterns of adult and juvenile distributions, individual fitness and population structure. **Australian Journal of Ecology**, v. 23, p. 274-279, 1988.
- CARR, M.H.; HIXON, M.A. The Keystone Species Concept: Variation in Interaction Strength in a Rocky Intertidal Habitat. **Marine Ecology Progress Series**, v. 124, p. 31-42, 1995.
- CARVALHO-FILHO, A. **Peixes: costa brasileira**. São Paulo: Ed. Melro, 1999. 320 p.
- CECCARELLI, D.M. Modification of benthic communities by territorial damselfish: a multi-species comparison. **Coral Reefs**, v. 26, p. 853-866, 2007.

- CECCARELLI, D.M.; JONES, G.P.; McCOOK, L.J. Territorial damselfishes as determinants of the structure of benthic communities on coral reefs. **Oceanography and Marine Biology Annual Review**, v. 39, p. 355-389, 2001.
- CECCARELLI, D.M.; JONES, G.P.; McCOOK, L.J. Effects of territorial damselfish on an algal-dominated coastal coral reef. **Coral Reefs**, v. 24, p. 606–620, 2005.
- CHENEY, K.L.; CÔTÉ, I.M. Habitat choice in adult longfin damselfish: territory characteristics and relocation times. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 287, p. 1-12, 2003.
- CHITTARO, P.M. Fish-habitat associations across multiple spatial scales. **Coral Reefs**, v. 23, p. 235-244, 2004.
- CHOAT, J.H. The Biology of Herbivorous Fishes on Coral Reefs. p. 96-119 In: SALE, P.F. (ed.). **The Ecology of Fishes on Coral Reefs**. San Diego: Academic Press, 1991. 754 p.
- CHOAT, J.H.; BELLWOOD, D.R. Reef Fishes: Their History and Evolution. p. 39-66. In: SALE, P.F. (ed.). **The Ecology of Fishes on Coral Reefs**. San Diego: Academic Press, 1991. 754 p.
- CLARKE, K.R.; WARWICK, R.M. Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth: Natural Environmental Research Council, 1994. 144 p.
- DEPCZYNSKI, M.; BELLWOOD, D.R. The role of cryptobenthic reef fishes in coral reef trophodynamics. **Marine Ecology Progress Series**, v. 256, p. 183–191, 2003.
- DEPCZYNSKI, M.; BELLWOOD, D.R. Microhabitat utilisation patterns in cryptobenthic coral reef fish communities. **Marine Biology**, v. 145, p. 455–463, 2004.

- DEPCZYNSKI, M.; FULTON, C.J.; MARNANE, M.J.; BELLWOOD, D.R. Life history patterns shape energy allocation among fishes on coral reefs. **Oecologia**, v.153, p. 111-120, 2007.
- DOHERTY, P.J. Spatial and Temporal Patterns in Recruitment. p. 261-293. In: SALE, P.F (Ed). **The Ecology of Fishes on Coral Reefs**. San Diego: Academic Press, 1991. 754 p.
- DOMINGUEZ, J.M.L.; BITTENCOURT, A.C.S.; LEÃO, Z.M.N.; AZEVEDO, A.E.G. Geologia do Quaternário costeiro de Pernambuco. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 20, p. 208-215, 1990.
- EBELING, A.W.; HIXON, M.A. Tropical and Temperate Reef Fishes: Comparison of Community Structures. p. 509-563. In: SALE, P. F. (ed.). **The Ecology of Fishes on Coral Reefs**. San Diego: Academic Press, Inc., 1991. 754 p.
- EBERSOLE, J.P. Niche Separation of Two Damselfish Species by Aggression and Differential Microhabitat Utilization. **Ecology**, v. 66, n. 1, p. 14–20, 1985.
- FERREIRA, B.P.; CAVA, F. Ictiofauna Marinha da APA Costa dos Corais: Lista de Espécies através de Levantamento da Pesca e Observações Subaquáticas. **Boletim Técnico Científico do CEPENE**, Tamandaré, v. 9, n. 1, p. 167-180, 2001.
- FERREIRA, B.P.; D'AMICO, T.M.; REINHARDT, M.H. Peixes Ornamentais dos Recifes de Tamandaré (PE): Padrões de Distribuição, Conservação e Educação Ambiental. **Boletim Técnico Científico do CEPENE**, Tamandaré, v. 13, n. 1, p. 9-23, 2005.
- FERREIRA, B.P.; MAIDA, M. Características e perspectivas para o Manejo da Pesca na Área de Proteção Ambiental Marinha da Costa dos Corais. In: PRATES, A.P.; BLANCH, D. (orgs.). **Áreas aquáticas protegidas como instrumento de gestão pesqueira**. Brasília: MMA/SBF (Série Áreas Protegidas do Brasil, 4), 2007, 272 p.

- FERREIRA, B.P.; MAIDA, M.; SOUZA, A.E.T. Levantamento inicial das comunidades de peixes recifais da região de Tamandaré - PE. **Boletim Técnico Científico do CEPENE**, Tamandaré, v. 3, n. 1, p. 211-230, 1995.
- 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, p. 1093–1106, 2004.
- FERREIRA, C.E.L.; GONÇALVES, 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.; GONÇALVES, J.E.A.; COUTINHO, R.; PERET, A.C. Herbivory by the Dusky Damselfish *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) in a tropical rocky shore: effects on the benthic community. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 229, p. 241-264, 1998.
- FLOETER, S.R.; GASPARINI, J.L.; ROCHA, L.A.; FERREIRA, C.E.L.; RANGEL, C.A.; FEITOZA, B.M. Brazilian reef fish fauna: checklist and remarks. **Brazilian Reef Fish Project**, 2003. Disponível em: www.brazilianreeffish.cjb.net.
- FLOETER, S.R.; ROCHA, L.A.; ROBERTSON, D.R.; JOYEUX, J.C.; SMITH-VANIZ, W.F.; WIRTZ, P.; EDWARDS, A.J.; BARREIROS, J.P.; FERREIRA, C.E.L.; GASPARINI, J.L.; BRITO, A.; FALCÓN, J.M.; BOWEN, B.W.; BERNARDI, G. Atlantic reef fish biogeography and evolution. **Journal of Biogeography**, v. 35 p. 22-47, 2008.
- GIBRAN, F.Z.; SANTOS, F.B.; H.F., S.; SABINO, J. Courtship behavior and spawning of the hairy blenny *Labrisomus nuchipinnis* (Labrisomidae) in southeastern Brazil. **Neotropical Ichthyology**, v. 2, n. 3, p. 163-166, 2004
- GOBLER, C.J.; THIBAUT, D.B.; DAVIS, T.W.; CURRAN, P.B.; PETERSON, B.J.; LIDDLE, L.B. Algal assemblages associated with *Stegastes* sp. territories on Indo-

Pacific coral reefs: Characterization of diversity and controls on growth. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 336, p. 135–145, 2006.

HATA, H.; KATO, M. Weeding by the herbivorous damselfish *Stegastes nigricans* in nearly monocultural algae farms. **Marine Ecology Progress Series**, v. 237, p. 227–231, 2002.

HATA, H.; KATO, M. Demise of monocultural algal farms by exclusion of territorial damselfish. **Marine Ecology Progress Series**, v. 263, p. 159-167, 2003.

HATA, H.; KATO, M. Monoculture and mixed-species algal farms on a coral reef are maintained through intensive and extensive management by damselfishes. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 313, p. 285–296, 2004.

HAY, M.E. Patterns of fish and urchin grazing on Caribbean coral reefs: are previous results typical? **Ecology**, v. 65, n.2, p. 446-454, 1984.

HAY, M.E.; TAYLOR, P.R. Competition between herbivorous fishes and urchins on Caribbean reefs. **Oecologia**, v. 65, p. 591-598, 1985.

HEREU, B. Movement patterns of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in a marine reserve and an unprotected area in the NW Mediterranean. **Marine Ecology**, v. 26, p. 54-62, 2005.

HILL, J.; WILKINSON, C. **Methods for Ecological Monitoring of Coral Reefs**. Version 1. Austrália: Australian Institute of Marine Science, 2004. 118 p.

HINDS, P.A.; BALLANTINE, D.L. Effects of the Caribbean threespot damselfish, *Stegastes planifrons* (Cuvier), on algal lawn composition. **Aquatic Botany**, v. 27, n. 4, p. 299-308, 1987.

HIXON, M.A. Predation as a Process Structuring Coral Reef Fish Communities. p. 475 – 508. In: SALE, P. F. (Ed.). **The Ecology of Fishes on Coral Reefs**. San Diego: Academic Press, Inc., 1991. 754 p.

- HIXON, M.A.; BROSTOFF, W.N. Damselfish as Keystone Species in Reverse: Intermediate Disturbance and Diversity of Reef Algae. **Science**, v. 220, p. 511-513, 1983.
- HIXON, M.A.; BROSTOFF, W.N. Succession and Herbivory: Effects of Differential Fish Grazing on Hawaiian Coral-Reef Algae. **Ecological Monographs**, v. 66, n. 1, p. 67-90, 1996.
- HOLBROOK, S.J.; FORRESTER, G.E.; SCHMITT, R.J. Spatial patterns in abundance of a damselfish reflect availability of suitable habitat. **Oecologia**, v. 122, n. 1, p. 109-120, 2000.
- HORN, M.H. Biology of Marine Herbivorous Fishes. **Oceanography and Marine Biology Annual Review**, v. 27, p. 167-272, 1989.
- HUMANN, P.; DELOACH, N. **Reef fish identification: Florida, Caribbean, Bahamas**. 3rd ed. Jacksonville: New World Publications, Inc, 2003. 481 p.
- JONES, G.P. Postrecruitment Process in the Ecology of Coral Reef Fish Populations: A Multifactorial Perspective. p. 294-330. In: SALE, P.F (ed.). **The Ecology of Fishes on Coral Reefs**. San Diego, Academic Press, 1991. 754 p.
- JONES, G.P.; McCORMICK. Numerical and Energetic Process in the Ecology of Coral Reef Fishes. In: **Coral Reef Fishes: Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem**. San Diego: Elsevier Science, 2006. 549 p.
- KILPP, A.M. **Efeitos da população do ouriço *Echinometra lucunter* sobre a comunidade bentônica em um recife de Tamandaré-PE**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Oceanografia. Recife, 1999.
- KLUMPP, D.W.; McKINNON, D.; DANIEL, P. Damselfish territories: zones of high productivity on coral reefs. **Marine Ecology Progress Series**, v. 40, p. 41-51, 1987.

- KLUMPP, D.W.; POLUNIN, N.V.C. Partitioning among grazers of food resources within damselfish territories on a coral reef. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 125, n. 2, p. 145-169, 1989.
- LA MESA, G.; DI MUCCIO, S.; VACCHI, M.. Structure of a Mediterranean cryptobenthic fish community and its relationships with habitat characteristics. **Marine Biology**, v. 149 p. 149–167, 2006.
- LECCHINI, D.; GALZIN, R. Spatial repartition and ontogenetic shifts in habitat use by coral reef fishes (Moorea, French Polynesia). **Marine Biology**, v. 147, p. 47–58, 2005.
- LECCHINI, D.; OSENBERG, C.W.; SHIMA, J.S.; St MARY, C.M.; GALZIN, R. Ontogenetic changes in habitat selection during settlement in a coral reef fish: ecological determinants and sensory mechanisms. **Coral Reefs**, v. 26, p. 423–432, 2007.
- LEIS, J.M.; McCORMICK, M.I. The Biology, Behavior and Ecology of the Pelagic, Larval Stage of Coral Reef Fishes. p. 171-200. In: SALE, P.F (ed.). **Coral Reef Fishes: Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem**. San Diego: Elsevier, 2006. 549 p.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical ecology**. 3rd ed. Amsterdam: Elsevier, 1998. 853 p.
- LETOURNEUR, Y. Dynamics of fish communities on Reunion fringing reefs, Indian Ocean. I. Patterns of spatial distribution. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 195, p. 1-30, 1996.
- LEWIS, A.R. Recruitment and post-recruit immigration affect the local population size of coral reef fishes. **Coral Reefs**, v. 16, p. 139-149, 1997a.

- LEWIS, A.R. Effects of experimental coral disturbance on the structure of fish communities on large patch reefs. **Marine Ecology Progress Series**, v. 161, p. 37-50, 1997b.
- LOWE-McCONNELL, R.H. **Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais**. São Paulo: Edusp, 1999. 534 p.
- MAHER, C.R.; LOTT, D.F. A Review of Ecological Determinants of Territoriality within Vertebrate Species. **American Midland Naturalist**, v. 143, p. 1-29, 2000.
- MAIDA, M.; FERREIRA, B.P. Os recifes de coral brasileiros. In: ESKINAZI-LEÇA, E.; NEUMANN-LEITÃO, S.; COSTA, M.F. (Orgs.). **Oceanografia: Um cenário tropical**. Recife: Bagaço, 2004. 761 p.
- MAIDA, M.; FERREIRA, B.P. **Coral Reefs of Brazil: an overview**. In: Proceedings of the 8th Internacional Coral Reef Symposium. Panama: Smithsonian Tropical Research Institute, 1997. p. 263-274.
- McCLANAHAN, T.R.; KAMUKURU, A.T.; MUTHIGA, N.A.; GILAGABHER YEBIO, M.; OBURA, D. Effect of Sea Urchin Reductions on Algae, Coral, and Fish Populations. **Conservation Biology**, v. 10, n. 1, p. 136-154, 1996.
- McCLANAHAN, T.R.; NUGUES, M.; MWACHIREYA, S. Fish and sea urchin herbivory and competition in Kenyan coral reef lagoons: the role of reef management. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 184, p. 237-254, 1994.
- McCLANAHAN, T.R.; SHAFIR, S.H. Causes and consequences of sea urchin abundance and diversity in Kenyan coral reef lagoons. **Oecologia**, v. 83, n. 3, p. 362-370, 1990.
- MENDES, L.F. *Ophioblennius trinitatis* (Pisces: Blenniidae) from the oceanic archipelagos of São Pedro e São Paulo, Fernando de Noronha and Atol das Rocas. **Brazilian Journal of Oceanography**, v. 55, n. 1, p. 63-65, 2007.

- MENDES, L.F. História natural dos amborés e peixes-macaco (Actinopterygii, Blennioidei, Gobioidae) do Parque Nacional Marinho do Arquipélago de Fernando de Noronha, sob um enfoque comportamental. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, n. 3, p. 817-823, 2006.
- MENEGATTI, J.V.; VESCOVI, D.L.; FLOETER, S.R. Interações agonísticas e forrageamento do peixe-donzela *Stegastes fuscus* (Perciformes: Pomacentridae). **Natureza on line**, v. 1, n. 2, p. 45-50, 2003.
- MONTGOMERY, W.L. Comparative feeding ecology of two herbivorous damselfish (Pomacentridae: Teleostei) from the Gulf of California, Mexico. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 47, p. 9-24, 1980.
- MUNDAY, P.L.; JONES, G.P.; CALEY, M.J. Interspecific competition and coexistence in a guild of coral-dwelling fishes. **Ecology**, v. 82, n. 8, p. 2177-2189, 2001.
- MUSS, A.; ROBERTSON, D.R.; STEPIEN, C.A.; WIRTZ, P.; BOWEN, B.W. Phylogeography of *Ophioblennius*: the role of ocean currents and geography in reef fish evolution. **Evolution**, v. 55, n. 3, p. 561-572, 2001.
- NYBAKKEN, J.W. **Marine Biology**: an ecological approach. 5th ed. San Francisco: Benjamin Cummings, 2001. 516 p.
- ODUM, E.P. **Ecologia**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1988. 434 p.
- OGDEN, J.C.; LOBEL, P.S. The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. **Environmental Biology of Fishes**, v. 3, n. 1, p. 49-63, 1978.
- OHMAN, M.C.; MUNDAY, P.L.; JONES, G.P.; CALEY, M.J. Settlement strategies and distribution patterns of coral-reef fishes. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 225, p. 219-238, 1998.

- ORMOND, R.F.G.; ROBERTS, J.M.; JAN, R.Q. Behavioural differences in microhabitat use by damselfishes (Pomacentridae): implications for reef fish biodiversity. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 202, p. 85-95, 1996.
- OSÓRIO, R.; ROSA, I.L.; CABRAL, H. Territorial defense by the Brazilian damsel *Stegastes fuscus* (Teleostei: Pomacentridae). **Journal of Fish Biology**, v. 69, p. 233-242, 2006.
- PEREIRA, P.H.C.; JACOBUECCI, G.B. 2007. **Biologia alimentar de *Malacoctenus delalandii* (Perciformes: Labrisomidae) na Praia da Fortaleza, município de Ubatuba, SP.** In: Congresso Latino-Americano de Ciências do Mar 12, Florianópolis: Associação Brasileira de Oceanografia, 2007.
- PEREIRA, S.C. **Variação espacial do ouriço-do-mar *Echinometra lucunter* (Linnaeus, 1758) ao longo do complexo recifal de Tamandaré-PE.** Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco, Departamento de Oceanografia. Recife, 2001.
- PETERSEN, C.W. Male mating success, sexual size dimorphism, and site fidelity in two species of *Malacoctenus* (Labrisomidae). **Environmental Biology of Fishes**, v. 21, n. 3, p. 173-183, 1988.
- PETITO-SIQUEIRA, L.; VILLAÇA, R.C. **Dieta alimentar de três peixes recifais herbívoros do arquipélago de São Pedro e São Paulo, Brasil.** In: Congresso Latino-Americano de Ciências do Mar, 12, Florianópolis: Associação Brasileira de Oceanografia, 2007.
- POTTS, D.C. Suppression of coral populations by filamentous algae within damselfish territories. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 28, n. 3, p. 207-216, 1977.
- ROBERTSON, D.R. Cohabitation of Competing Territorial Damselfishes on a Caribbean Coral Reef. **Ecology**, v. 65, n. 4, p. 1121-1135, 1984.

- ROBERTSON, D.R. Interspecific Competition Controls Abundance and Habitat Use of Territorial Caribbean Damselishes. **Ecology**, v. 77, n. 3, p. 885-899, 1996.
- ROBERTSON, D.R.; GAINES, S.D. Interference Competition Structures Habitat Use in a Local Assemblage of Coral Reef Surgeonfishes. **Ecology**, v. 67, n. 5, p. 1372-1383, 1986.
- ROBERTSON, D.R.; POLUNIN, N.V.C. Coexistence: Symbiotic sharing of feeding territories and algal food by some coral reef fishes from the Western Indian Ocean. **Marine Biology**, v. 62, p. 185-195, 1981.
- ROCHA, L.A. Patterns of distribution and processes of speciation in Brazilian reef fishes. **Journal of Biogeography** v. 30 p. 1161–1171, 2003.
- ROGERS, C.S.; GILNACK, M.; FITZ, III, H.C. Monitoring of coral reefs with linear transects: a study of storm damage. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 66, p. 285-300, 1983.
- SALE, P.F. **The Ecology of Fishes on Coral Reefs**. San Diego: Academic Press, 1991. 754 p.
- SAMMARCO, P.W. Effects of fish grazing and damselfish territoriality on coral reef algae. I. Algal community structure. **Marine Ecology Progress Series**, v. 13, p. 1-14, 1983.
- SAMMARCO, P.W.; WILLIAMS, A.H. Damselfish Territoriality: Influence on Diadema Distribution and Implications for Coral Community Structure. **Marine Ecology Progress Series**, v. 8, p. 53-59, 1982.
- SCHMITT, R.J.; HOLBROOK, S.J. Settlement and recruitment of three damselfish species: larval delivery and competition for shelter space. **Oecologia**, v. 118, p. 76-86, 1999.

- SCHWAMBORN, S.H.L.; FERREIRA, B.P. Age structure and growth of the dusky damselfish, *Stegastes fuscus*, from Tamandaré reefs, Pernambuco, Brazil. **Environmental Biology of Fishes**, v. 63, p. 79-88, 2002.
- SMITH-VANIZ, W.F.; JELKS, H.L.; ROCHA, L.A. Relevance of cryptic fishes in biodiversity assessments: a case study at Buck Island Reef National Monument, St. Croix. **Bulletin of Marine Science**, v. 79, n. 1, p. 17-48, 2006.
- SOUZA, L.L.G.; CHELLAPPA, S.; GURGEL, H.C.B. Biologia reprodutiva do peixe-donzela, *Stegastes fuscus* Cuvier, em arrecifes rochosos no nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 24, n. 2, p. 419-425, 2007.
- TOWNSEND, K.A.; TIBBETTS, I.R. The ecological significance of the combtoothed blenny in a coral reef ecosystem. **Journal of Fish Biology**, v. 65, p. 77-90, 2004.
- TOWNSEND, K.A.; TIBBETTS, I.R. Biomass and distribution of herbivorous blennies in the southern Great Barrier Reef. **Journal of Fish Biology**, v. 56, p. 774-791, 2000.
- VALDÉS-MUÑOZ, E.; MOCHEK, A.D. Behavior of Marine Fishes of the Cuban Shelf. In: CLARO, R.; LINDEMAN, K.C.; PARENTI, L.R. (Eds.). **Ecology of the Marine Fishes of Cuba**. Washington: Smithsonian Institution Press, 2001. 253 p.
- WELLINGTON, G.M. Habitat selection and juvenile persistence control the distribution of two closely related Caribbean damselfishes. **Oecologia**, v. 90, n. 4, p. 500-508, 1992.
- WELLINGTON, G.M. Depth Zonation of Corals in the Gulf of Panama: Control and Facilitation by Resident Reef Fishes. **Ecological Monographs**, v. 52, n. 3, p. 223-241, 1982.
- WILLIAMS, A.H. An Analysis of Competitive Interactions in a Patch Back-Reef **Environment Ecology**, v. 62, n. 4, p. 1107-1120, 1981.
- WILLIS, T.J. Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. **Journal of Fish Biology**, v. 59, p. 1408-1411, 2001.

WILLIS, T.J.; ANDERSON, M.J. Structure of cryptic reef fish assemblages: relationships with habitat characteristics and predator density. **Marine Ecology Progress Series**, v. 257, p. 209–221, 2003.

WILSON, S. Multiscale habitat association of detritivorous blennies (Blenniidae: Salariini). **Coral Reefs**, v.20, p. 245-251, 2001.

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. 4th ed. New Jersey: Prentice Hall, 1984. 718 p.