



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO SÓCIO-ECONÔMICO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

MARCELO SILVEIRA

**RELAÇÕES ENTRE COMPLEXIDADE DE HABITAT E
COMUNIDADE DE PEIXES DE COSTÃO ROCHOSO**

**Florianópolis/SC
2010**

MARCELO SILVEIRA

**RELAÇÕES ENTRE COMPLEXIDADE DE HABITAT E
COMUNIDADE DE PEIXES DE COSTÃO ROCHOSO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal de Santa Catarina, para obtenção de título de Mestre em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia, Bases Ecológicas para o Manejo e Conservação de Ecossistemas Costeiros.

Orientadora: Dr. Sergio R. Floeter

**Florianópolis / SC
2010**

MARCELO SILVEIRA

**RELAÇÕES ENTRE COMPLEXIDADE DE HABITAT E
COMUNIDADE DE PEIXES DE COSTÃO ROCHOSO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal de Santa Catarina, para obtenção de título de Mestre em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia, Bases Ecológicas para o Manejo e Conservação de Ecossistemas Costeiros

Dr. Sergio R. Floeter
Orientador

AGRADECIMENTOS

À Deus por permitir que eu nascesse nessa família maravilhosa, que me proporcionou uma vida com paz, muito amor e dignidade, possibilitando trilhar caminhos de luz/conhecimento.

À minha família pelo amor, carinho e apoio, por ser meu porto seguro nas tempestades da vida e minha linha mestra para que alcançasse da melhor maneira os meus objetivos.

À minha esposa linda por seu amor, por dar sempre aquele conselho amigo e calmante e entender minhas limitações em atender suas expectativas, especialmente nos momentos em que estive “mergulhando” com os peixes recifais.

Ao meu orientador e amigo, Sergio Floeter, que me apresentou o mundo da Ciência e vem me ensinando que sempre vale a pena acreditar nos sonhos quando se faz por onde (“tuuudo vai dar certo”).

Aos amigos que fazem de minha vida uma caminhada prazerosa e repleta de momentos agradáveis.

Aos meus amigos do LBMM, em especial Diego e Daniel, grandes companheiros e apoiadores, que me fizeram sempre sentir que nunca estava sozinho nas grandes empreitadas.

Aos amigos e colaboradores dessa dissertação, Diego Barneche, Daniel Dinslaken, Guilherme Longo, Osmar Luiz Jr., João Paulo Krajewski, Camilo Penas e Sergio Floeter, pelas revisões e/ou contribuições.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia/UFSC, em destaque os professores, por todo apoio, disponibilidade e empenho em fazer as coisas acontecerem mesmo quando não existiam os meios adequados.

Ao CNPq pelo apoio logístico para realização das etapas de campo e pelo apoio por meio de concessão de bolsa de mestrado.

RESUMO

Uma das causas atribuídas à reconhecida diversidade dos peixes recifais é a complexidade estrutural do ambiente em que vivem. Assim, diversas variáveis de complexidade de habitat têm sido propostas para caracterizar a complexidade estrutural dos recifes, bem como diferentes metodologias para acessá-las. Entretanto a maioria das proposições aconteceu em recifes de corais, existindo ainda muitas dúvidas sobre a diferença da funcionalidade da complexidade de habitat entre recifes rochosos e coralíneos. Nesse contexto o presente estudo (1) abordou a complexidade de habitat em costões rochosos com uma perspectiva sobre metodologias (quantitativas e qualitativas) utilizadas para acessá-la e quantificá-la nesses ambientes; (2) testou o potencial de três diferentes variáveis de complexidade de habitat (rugosidade, número e tamanho de tocas) em explicar variações de densidade, biomassa e riqueza de espécies de peixes de costão rochoso; e (3) avaliou o potencial da variável ambiental profundidade em explicar variações de densidade e riqueza de espécies em diferentes localidades da costa brasileira dispostas em gradiente latitudinal. Constatamos que atenção especial deve ser dada na aplicação em recifes rochosos de metodologias de avaliação da complexidade do habitat de recife de corais. Recomendamos a utilização de estimativas visuais (metodologia qualitativa) para tais avaliações em recifes rochosos, as quais mostraram ser apropriadas por agregarem feições distintas da heterogeneidade do habitat. A variável número de tocas foi a que se relacionou mais fortemente com os parâmetros de comunidade estudados, mostrando sua importância na complexidade estrutural de recifes rochosos. Relações entre peixe e habitat escalas dependentes – tamanho dos peixes vs. diâmetro das tocas – evidenciaram a importância de estudos que contemplem a escala de complexidade de habitat adequada para que seja possível reconhecer sua funcionalidade em comunidades e/ou populações. Por outro lado, o índice de rugosidade, amplamente empregado em recifes de corais, deve ser utilizado com cautela, e de preferência como variável complementar ou secundária em estudos de comunidade de peixes de costão rochoso. A densidade de grupos tróficos que vivem mais associados ao substrato apresentou correlações mais fortes com as variáveis de complexidade de habitat, mostrando a importância de análises particionadas em grupos tróficos dentro das comunidades. A variável ambiental profundidade não foi suficiente para explicar a distribuição vertical de densidade dos peixes ao longo da costa brasileira, o que pode ter sido fruto da pequena variação de profundidade analisada. Mesmo que se tenham encontrado algumas correlações entre populações de peixes e profundidade, os dados foram insuficientes para conclusões mais definitivas. Embora grande parte dos peixes recifais seja versátil e possua distribuição ampla no recife, alguns são restritos a determinado estrato de profundidade, o que pode ser usado para caracterizar esses habitats.

Palavras-chave: complexidade de habitat, rugosidade, tocas, costão rochoso, profundidade, grupos tróficos, peixes recifais.

ABSTRACT

Habitat structure is recognized as one of the main factors driving the great diversity of reef fishes found today. Several components of habitat complexity as well as different methodologies to access them have been proposed to characterize such structure. However, most studies have been developed over coral reefs and there is still doubt whether the observed patterns can be extended to rocky reefs. In the present study I (1) evaluated two types (quantitative and qualitative) of methodologies to access the habitat complexity on rocky reefs; (2) tested whether three habitat complexity components (rugosity, number and size of holes) explain density, biomass and richness of rocky reef fish; (3) evaluated depth distributional patterns of density and richness of rocky reef fish through a latitudinal gradient in the Brazilian province. Careful must be taken when applying coral-reef-habitat-complexity methodologies to rocky reefs. We recommend visual estimative (qualitative) on rocky reefs as they unite different facets of habitat heterogeneity at once. Within habitat complexity components, number of holes was the most related to biological factors herein evaluated. Size classes of fish was related to diameter of holes and it illustrates the importance of scale when evaluating the efficiency of habitat complexity to explain community/population distributional patterns. On the other hand caution must be taken with the rugosity index, which is largely used on coral reefs, and should be used as a complementary measure of habitat complexity on rocky reef fish community studies. The density of those trophic groups that live more associated with the substratum correlated strongly with components of habitat studied, showing the importance of partitioned analysis in trophic groups within communities. Depth itself could not explain the vertical distribution of fish density along the Brazilian coast, perhaps due to the small scale here analyzed (until 15m of depth). Although there are correlations between fish populations and depth, data are insufficient to enable more definitive conclusions to be drawn. Most reef fishes are versatile and distributed widely over the reef, however, some are restricted to a given depth stratum and, hence, may be used to characterize those habitats.

Key-words: habitat complexity, rugosity, holes, rocky reefs, depth, trophic groups, reef fishes.

LISTA DE ABREVIATURAS

ABU SAX – *Abudefduf saxatilis*
ANI VIR – *Anisotremus virginicus*
ARN – Arvoredo Rancho Norte
ASA – Arvoredo Saco da Água
ASC – Arvoredo Saco do Capim
CAM – Ilha do Campeche
CAR – carnívoros
CEP FUL – *Cephalopholis fulva*
CEP FUR – *Cephalopholis furcifer*
CHA STR – *Chaetodon striatus*
CHR JUB – *Chromis jubauna*
CHR MUL – *Chromis multilineata*
CIM – comedores de invertebrados móveis
CIMAS – comedores de invertebrados móveis associados ao substrato
CIS – comedores de invertebrados sésseis
CLE BRA – *Clepticus brasiliensis*
COR GLA – *Coryphopterus glaucofraenum*
COR SPP – *Coryphopterus* spp.
CN – Ilha do Campeche Norte
CS – Ilha do Campeche Sul
DES – Ilha Deserta
DIP ARG – *Diplodus argenteus*
DN – Deserta Norte
DUL AUR – *Dules auriga*
ESC – Escalvada
GL – Galés Lili
GTS – Galés Toca da Salema
HAE AUR – *Haemulon aurolineatum*
HVAG – herbívoros vagueadores
HTER – herbívoros territoriais.
HYP NIV – *Hyporthodus niveatus*
KHY SPP – *Kyphosus* spp.
LAJE – Laje de Santos
LUT ANA – *Lutjanus analis*
LUT CHR – *Lutjanus chrysurus*
MAL DEL – *Malacoctenus delalandii*
MCAR – macrocarnívoros
MCAR – macrocarnívoros (carnívoros+piscívoros)

MINV – mobile invertebrate feeders
MOL – Moleques do Sul.
MYC ACU – Mycteroperca acutirostris
MYC MAR – Mycteroperca marginata
ODO DEN – Odontoscion dentex
OMNI – omnivores
ONI – onívoros
ONIAS – onívoros associados ao substrato
OPH TRI – Ophioblennius trinitatis
ORT RUB – Orthopristis ruber
PAR ACU – Pareques acuminatus
PAR MAR – Parablennius marmoreus
PAR PIL – Parablennius pilicornis
PAR SPP – Parablennius spp.
PEM SCH – Pempheris schomburgkii
PISC – piscivores
PLA – planctívoros
PLA – planktivores
PSE DEN – Pseudocaranx dentex
PSE MAC – Pseudupeneus maculatus
RHO AUR – Rhomboplites aurorubens
ROVH – roving herbivores
RYP SAP – Rypiticus saponaceus
SCA CRI – Scartella cristata
SINV – sessile invertebrate feeders
SPH SPE – Sphoeroides spengleri
STE FUS – Stegastes fuscus
STE PIC – Stegastes pictus
STE VAR – Stegastes variabilis
SPHYR – Sphyraena spp.
STE HIS – Stephanolepis hispidus
THA NOR – Thalassoma noronhanum.
THER – territorial herbivores
TRE – Três Ilhas

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Capítulo 1

- Figura 1. 1** - Ilhas amostradas ao longo do estudo. Polígono hachurado representa os limites da Reserva Biológica Marinha do Arvoredo. Os números indicam os pontos de estudo dentro de cada ilha: 1) Galé Lili, 2) Galé Toca da Salema, 3) Arvoredo Rancho Norte, 4) Arvoredo Saco da Água, 5) Arvoredo Saco do Capim, 6) Deserta Norte, 7) Ilha do Campeche Norte, 8) Ilha do Campeche Sul, 9) Moleques do Sul..... 24
- Figura 1. 2** - Método da corrente para estimativa da rugosidade do substrato nos diferentes intervalos de profundidade estudados. MC = medida do comprimento da corrente; ML = medida da distância linear; r = índice de rugosidade do substrato..... 26
- Figura 1. 3** - Número de tocas em cada classe de tamanho (cm) por 10m²..... 28
- Figura 1. 4** - Estimativas visuais da complexidade de habitat em cada estrato de profundidade dos locais estudados. GL=Galé Lili, GTS=Galé Toca da Salema, ARN=Arvoredo Rancho Norte, ASA=Arvoredo Saco da Água, ASC=Arvoredo Saco do Capim, DN=Deserta Norte, CN=Ilha do Campeche Norte, CS=Ilha do Campeche Sul, MOL=Moleques do Sul..... 28
- Figura 1. 5** - Médias do índice de rugosidade, número de tocas total, número de tocas menores de 10cm e número de tocas maiores de 10cm por estrato de profundidade. Letras indicam grupos homogêneos (ANOVA – Tukey test) entre profundidades. 29
- Figura 1. 6** - Correlações do índice de rugosidade médio com as variáveis número de tocas total, número de tocas menores de 10cm e número de tocas maiores de 10cm. 29
- Figura 1. 7** - Média das variáveis de complexidade de habitat rugosidade, número de tocas total, número de tocas menores de 10cm e número de tocas maiores de 10cm. Letras indicam grupos homogêneos (ANOVA – Tukey test) entre complexidades da estimativa visual..... 30

Capítulo 2

- Figura 2. 1** - Ilhas amostradas ao longo do estudo. Polígono hachurado representa os limites da Reserva Biológica Marinha do Arvoredo. Os números indicam os pontos de estudo dentro de cada ilha: 1) Galé Lili, 2) Galé Porto do Brás, 3) Rancho Norte, 4) Saco da Água, 5) Saco do Capim, 6) Deserta Norte, 7) Ilha Campeche Norte, 8) Ilha Campeche Sul, 9) Moleques do Sul..... 42
- Figura 2. 2** - Metodologia de transecto linear adotada para observação. 44
- Figura 2. 3** - Método da corrente para estimativa da rugosidade do substrato nos diferentes intervalos de profundidade estudados. ML = medida da distância linear; MC = medida do comprimento da corrente; r = índice de rugosidade do substrato. 45
- Figura 2. 4** - Coeficientes de regressão linear simples (R^2) do número de tocas de cada classe de tamanho (letras a - e) com cada classe de tamanho de peixes. * $p < 0,05$ 48
- Figura 2. 5** - Coeficientes de regressão linear simples (R^2) do número de tocas de cada classe de tamanho com classes de tamanho de cinco espécies de peixes. As cinco espécies foram escolhidas por apresentarem correlação significativa da densidade total com o número de tocas total. 51

Capítulo 3

- Figura 3. 1** - Studied islands along Brazilian coast..... 67
- Figura 3. 2** - Relative abundance of trophic groups in each depth at the studied sites..... 68
- Figura 3. 3** - Mean density/40m² of different trophic groups in each depth at the studied sites. 70
- Figura 3. 4** - Mean density/40m² of different trophic groups in each depth at the studied sites. 71
- Figura 3. 5** - Relative abundance of most abundant species for selected trophic groups in each depth at studied sites. 72
- Figura 3. 6** - Mean richness/40m² in each depth at studied sites. Letters indicate homogeneous groups (ANOVA-SNK). Numbers represent the actual total richness found in each depth... 74

LISTA DE TABELAS

Capítulo 2

- Tabela 1** - Regressão linear simples (R^2) das variáveis de complexidade de habitat com a densidade total, biomassa total, riqueza de espécies e densidade de cada grupo trófico..... 47
- Tabela 2** - Regressão linear simples (R^2) das variáveis de complexidade de habitat com as 23 espécies mais abundantes. Em negrito regressões significantes..... 50

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	19
CAPÍTULO 1	
METODOLOGIAS DE ACESSO À COMPLEXIDADE DE HABITAT EM COSTÃO ROCHOSO: AVALIAÇÕES QUANTITATIVAS E QUALITATIVAS.....	
21	21
INTRODUÇÃO	21
MATERIAIS E MÉTODOS	23
RESULTADOS	27
DISCUSSÃO.....	30
CONCLUSÕES.....	34
REFERÊNCIAS	34
CAPÍTULO 2	
RELAÇÕES ENTRE COMPLEXIDADE DE HABITAT E PARÂMETROS DE COMUNIDADE DE PEIXES DE COSTÃO ROCHOSO	
39	39
INTRODUÇÃO	40
MATERIAIS E MÉTODOS	42
RESULTADOS	46
DISCUSSÃO.....	51
CONCLUSÕES.....	55
REFERÊNCIAS	56
CAPÍTULO 3	
DEPTH DISTRIBUTION OF ROCKY REEF FISHES ALONG THE BRAZILIAN COAST	
64	64
INTRODUCTION.....	65
MATERIALS AND METHODS	66
RESULTS	67
DISCUSSION	74
CONCLUSIONS	78
REFERENCES.....	79
CONCLUSÕES	85
REFERÊNCIAS	87

1 INTRODUÇÃO

Dentre as tentativas de descobrir as causas dos padrões de abundância e diversidade das populações e comunidades existentes na natureza podem-se encontrar diversas explicações relacionadas às características do habitat (Townsend *et al.*, 2006). Essas afirmações não estão apenas embasadas na relação entre meio biótico e abiótico, mas também nas consequências decorrentes dessa relação. Quer-se dizer que no momento em que o habitat oferece refúgio contra predadores, proteção ao hidrodinamismo, recursos alimentares, ou qualquer benefício ou malefício direto aos indivíduos nele viventes, ele também pode causar mudanças nas interações entre os animais agindo como co-determinante para ocorrência de maior ou menor número de indivíduos ou espécies (*e.g.* Shima *et al.*, 2008).

Uma das causas atribuídas à reconhecida alta diversidade dos peixes recifais é a complexidade estrutural do ambiente em que vivem. Por isso, nos últimos 30 anos diversos estudos com enfoque na questão estrutural do habitat recifal têm tentado responder de que forma essa característica pode influenciar na diversidade e abundância dos peixes recifais. Assim, diversas variáveis de complexidade de habitat têm sido propostas para caracterizar a complexidade estrutural dos recifes. Dentre elas pode-se citar o relevo, topografia ou rugosidade do recife (Friedlander & Parrish, 1998; Friedlander *et al.*, 2003; Mckenna Jr., 1997; Wilson *et al.*, 2007), número e diâmetro de tocas ou buracos (Gratwicke & Speight, 2005a; Roberts & Ormond, 1987); e inclinação do recife (McGehee, 1994; Letourneur *et al.*, 2003). Para cada variável acima foram propostas diversas metodologias para quantificá-las (Luckhurst & Luckhurst, 1978; McCormick, 1994; Gratwicke & Speight, 2005a; b; Kuffner *et al.*, 2007; Wilson *et al.*, 2007; Purkis *et al.*, 2008; Meelin *et al.*, 2009). Além das citadas outra importante variável ambiental tem recebido considerável atenção pelos ecólogos marinhos, a profundidade (McGehee, 1994; Srinivasan, 2003).

Apesar do extenso esforço realizado para entender tais questões, outro questionamento também pode ser feito: De que forma a funcionalidade da complexidade estrutural em recifes rochosos difere daquela observada em recifes de corais ou de algas? Essa pergunta ainda se encontra com resposta bastante incipiente, especialmente pelo fato de serem escassos os estudos que avaliem a complexidade estrutural de recifes rochosos e sua relação com a ictiofauna.

Nesse contexto essa dissertação visa preencher lacunas do

conhecimento acerca dos fatores estruturadores de comunidade de peixes de costão rochoso, avaliando as possíveis relações entre complexidade de habitat e parâmetros descritores da comunidade.

No Capítulo 1, trabalhou-se a complexidade de habitat em costão rochoso com uma perspectiva sobre metodologias utilizadas para acessá-la e quantificá-la nesses ambientes. Além disso, foi avaliada a aplicabilidade de uma metodologia qualitativa – a estimativa visual – para caracterizar a complexidade do habitat, a qual possibilita uma avaliação da complexidade com economia de tempo e recursos (humanos e financeiros).

No Capítulo 2, três diferentes variáveis de complexidade de habitat (rugosidade, número e tamanho de tocas) foram testadas para explicar variações de densidade, biomassa e riqueza de espécies de peixes de costão rochoso. Ainda, dados de densidade classificados em grupos tróficos e classes de tamanho de indivíduos foram analisados em relação às variáveis abióticas de complexidade.

No Capítulo 3, foi avaliado o potencial da profundidade em explicar variações de densidade e riqueza de espécies em diferentes localidades da costa brasileira dispostas em gradiente latitudinal.

CAPÍTULO 1

METODOLOGIAS DE ACESSO À COMPLEXIDADE DE HABITAT EM COSTÃO ROCHOSO: AVALIAÇÕES QUANTITATIVAS E QUALITATIVAS

FORMATADO SEGUNDO NEOTROPICAL ICHTHYOLOGY

METODOLOGIAS DE ACESSO À COMPLEXIDADE DE HABITAT EM COSTÃO ROCHOSO: AVALIAÇÕES QUANTITATIVAS E QUALITATIVAS

RESUMO: Avaliamos a eficiência de metodologias geralmente utilizadas para acessar e quantificar a complexidade de habitat em costão rochoso. O índice de rugosidade, o número e tamanho de tocas foram testados, assim como a aplicabilidade de uma metodologia qualitativa – a estimativa visual – a qual possibilita uma avaliação da complexidade com economia de tempo e recursos (humanos e financeiros). Constatamos que atenção especial deve ser dada na aplicação em recifes rochosos de metodologias de avaliação da complexidade do habitat de recife de corais. Recomendamos a utilização de estimativas visuais para tais avaliações em recifes rochosos, as quais mostraram ser apropriadas por agregarem feições distintas da heterogeneidade do habitat. Estudos em ambientes recifais que utilizem as variáveis de complexidade de habitat (i.e., rugosidade, número e tamanho de tocas) como explicativas devem considerar o fator profundidade no delineamento amostral. As variações encontradas nessas variáveis por estrato de profundidade mostram que ao se desconsiderar a profundidade pode-se estar mascarando o efeito da complexidade de habitat em comunidades.

Palavras-chave: metodologia, complexidade de habitat, costão rochoso, estimativa visual, rugosidade, tocas.

INTRODUÇÃO

Os ambientes não são homogêneos no tempo e no espaço (Rosenzweig, 1995; Shima et al., 2008), e dada a importância do

ambiente na caracterização do nicho ecológico (Hutchinson, 1959), distintas interações entre as espécies ocorrem paralelamente a essas dimensões (Shima et al., 2008). Por isso, têm-se procurado entender quais características do ambiente o torna heterogêneo e capaz de suportar maior ou menor número de espécies e/ou abundância das espécies. Uma dessas importantes características em ambientes recifais é a complexidade estrutural, especialmente em escala local (Clua et al., 2006). Com o intuito de descrevê-la, diversas variáveis são utilizadas, dentre elas: rugosidade ou complexidade topográfica, inclinação e altura do recife, número e tamanho de tocas, porcentagem de substrato consolidado.

Três décadas de discussão se passaram desde o trabalho pioneiro de Luckhurst & Luckhurst (1978) e ao longo desse tempo a variável rugosidade, em especial, chamou a atenção dos ecólogos marinhos. Isso porque se acreditou que variações de abundância e riqueza das espécies poderiam estar associadas a ela e tal hipótese deveria ser testada (Luckhurst & Luckhurst, 1978; Roberts & Ormond, 1987; Ohman & Rajasuriya, 1998; Ferreira et al., 2001; Gratwicke & Speight, 2005a; b; Mendonça Neto et al., 2008). O fundamento ecológico da variável rugosidade baseia-se na existência de contornos mais heterogêneos permitindo o estabelecimento de uma maior diversidade de espécies, assim como de indivíduos (Luckhurst & Luckhurst, 1978). Desse modo, diversas metodologias de acesso a rugosidade vêm sendo testadas, desde sofisticadas e/ou financeiramente custosas com base em sensoriamento remoto (ver revisão em Mellin et al, 2009), com uso de aeronaves dotadas de lasers (Kuffner et al., 2007) ou imagens de satélite (Purkis et al., 2008), por exemplo, até aquelas mais baratas, porém algumas vezes demoradas como o método da corrente (Risk, 1972; Luckhurst & Luckhurst, 1978) e o “consecutive needles” (McCormick, 1994).

Entretanto, a rugosidade refere-se mais à topografia ou relevo do recife, e muitas das metodologias utilizadas para quantificá-la desconsideram os espaços internos do recife (i.e., tocas, fendas), esses de grande importância para as espécies. Nesse sentido, estudos vêm mostrando a necessidade de se acessar quantitativamente as tocas existentes em determinado recife (Roberts & Ormond, 1987; Hixon & Beets, 1993; Gratwicke & Speight, 2005a), especialmente em recifes rochosos, onde a importância dessa variável parece ser ainda maior (Ferreira et al., 2001). Ferreira et al. (2001) sugerem que a complexidade em recifes de rochas é principalmente determinada pela presença ou ausência de buracos, consequência da sobreposição das rochas.

Correlações entre diferentes variáveis de complexidade de habitat têm indicado interdependências entre elas (Gratwicke & Speight, 2005a; Wilson et al., 2007). Então uma das hipóteses para os recifes rochosos é de a sobreposição das rochas ser responsável por aumentar a rugosidade assim como prover uma maior quantidade de tocas, estando essas duas características ambientais interdependentes. Assim, entender sobre a rugosidade e as tocas existentes parecem ser pontos referenciais nos estudos das estruturas dos habitats dos peixes de recifes rochosos.

Certas medidas de complexidade de habitat, como a rugosidade e o número e tamanho de tocas, podem exigir tempo e pessoal em escala que tornem inviáveis suas aplicações (Wilson et al., 2007), tanto em função de recursos financeiros como humanos. Além disso, toda a discussão sobre qual variável de complexidade forneceria um melhor retrato da estrutura tridimensional e melhor se relacionaria com a comunidade biológica estudada pode fazer o pesquisador desconsiderar essa variável ambiental de seu estudo.

Com o intuito de representar de maneira geral, rápida e qualitativa a complexidade de habitat, avaliações visuais têm sido empregadas (Polunin & Roberts, 2003; Gratwicke & Speight, 2005a; Wilson et al., 2007). Apesar de críticas quanto ao subjetivismo e tendências do observador quanto ao método visual, Wilson et al. (2007) conseguiram demonstrar a eficácia e o poder dessa técnica, correlacionando-a com medidas quantitativas. Entretanto, o estudo citado foi desenvolvido em recifes de corais, e até o momento nada se sabe sobre a eficácia do método visual em recifes rochosos.

Diante do exposto o presente estudo analisa as possíveis relações existentes entre as variáveis de complexidade de habitat rugosidade, número de tocas e tamanho de tocas, além de avaliar a efetividade de estimativas visuais de complexidade de habitat em costão rochoso.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de Estudo

As coletas de dados aconteceram durante os verões e outonos de 2008 e 2009, e foram realizadas em três ilhas (ou conjunto de ilhas) (Fig. 1. 1) próximas à costa da Ilha de Santa Catarina, Brasil. São elas: Arquipélago do Arvoredo, Ilha do Campeche e Arquipélago Moleques do Sul.

Arquipélago do Arvoredo: É formado pela Ilha do Arvoredo, Ilha Deserta, Ilha da Galé e Calhau de São Pedro, pertencendo quase integralmente à Reserva Biológica Marinha do Arvoredo (Fig. 1), implantada em março de 1990, pelo Decreto Federal de nº 99.142/90. Localizado a 11 km da costa, distingue-se das outras ilhas por ser o único local em que existem porções com restrição total à pesca, por ser uma Reserva Biológica (Brasil, 2000). Foram escolhidos dois pontos de estudo na Ilha da Galé (Lili e Toca da Salema), três pontos na Ilha do Arvoredo (Rancho Norte, Saco da Água e Saco do Capim) e um na Ilha Deserta (Deserta Norte). Dentre esses pontos estudados no Arquipélago do Arvoredo, o Saco do Capim distingue-se dos demais por estar fora da área da Reserva Biológica, ou seja, na área de entorno.

Ilha do Campeche: Localizada a 1,7 Km da Ilha de Santa Catarina, a mesma funciona como ancoradouro de embarcações de pesca durante as frentes frias, sendo freqüente a pesca por canoas e a caça submarina. Dois pontos foram estudados nessa ilha (Ilha Campeche Norte e Ilha Campeche Sul).

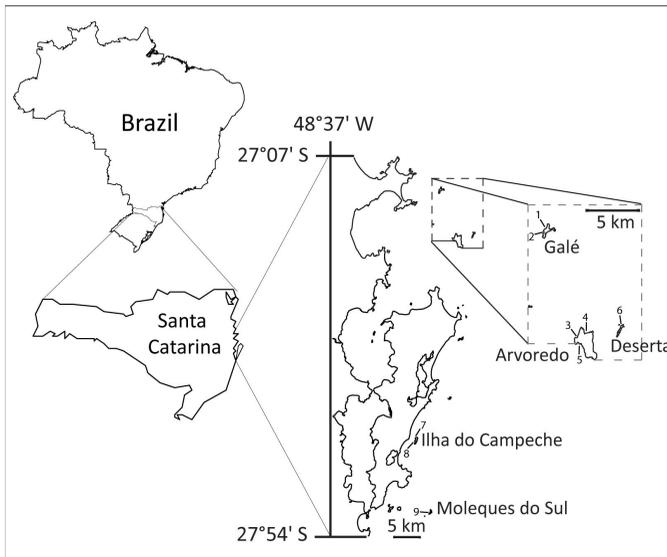


Figura 1. 1 - Ilhas amostradas ao longo do estudo. Polígono hachurado representa os limites da Reserva Biológica Marinha do Arvoredo. Os números indicam os pontos de estudo dentro de cada ilha: 1) Galé Lili, 2) Galé Toca da Salema, 3) Arvoredo Rancho Norte, 4) Arvoredo Saco da Água, 5) Arvoredo Saco do Capim, 6) Deserta Norte, 7) Ilha do Campeche Norte, 8) Ilha do Campeche Sul, 9) Moleques do Sul.

Arquipélago Moleques do Sul: A parte emersa desse arquipélago está inserida no Parque Estadual do Tabuleiro, e o arquipélago como um todo está integralmente situado dentro dos limites da Área de Proteção Ambiental da Baleia Franca, uma Unidade de Conservação pertencente à categoria de uso sustentável (Brasil, 2000), na qual a pesca é permitida porém deve seguir normas específicas estabelecidas para a área. Apenas um ponto dessa ilha foi estudado.

Avaliação da complexidade de habitat

A complexidade de habitat foi acessada por metodologias quantitativas e qualitativas. Ambas foram desenvolvidas nos seguintes intervalos de profundidade de cada local: 3-5, 9-11 e 14-16 metros. Considerando que somente em poucas localidades o terceiro intervalo apresentou substrato consolidado (recife), na maioria das localidades apenas os dois primeiros intervalos foram avaliados. Todos os dados foram coletados por somente um amostrador.

Metodologias quantitativas

Três indicadores quantitativos da complexidade de habitat foram utilizados, a rugosidade, o tamanho e número de tocas.

A rugosidade foi medida pelo método da corrente (“chain link method”) (Luckhurst & Luckhurst, 1978; Ferreira et al., 2001; Wilson et al., 2007), que consiste em estender uma corrente com um comprimento conhecido sobre o substrato, a qual se molda ao relevo, contornando-o. Em seguida é medida a distância linear percorrida pela corrente (Fig. 1.2). A razão entre o comprimento da corrente e a distância linear é o valor do índice de rugosidade do substrato “r” (Luckhurst & Luckhurst, 1978). Em cada intervalo de profundidade estudado foram realizadas quatro réplicas do índice de rugosidade.

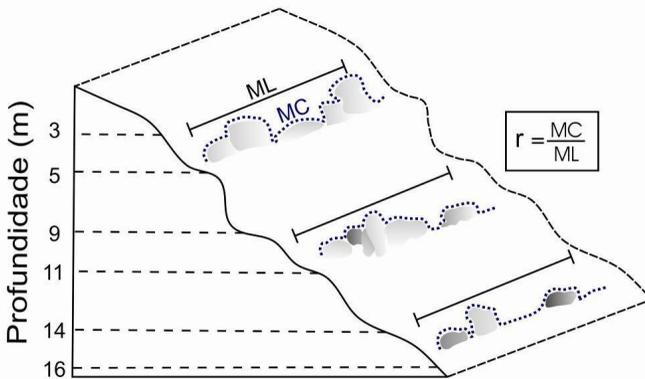


Figura 1. 2 - Método da corrente para estimativa da rugosidade do substrato nos diferentes intervalos de profundidade estudados. MC = medida do comprimento da corrente; ML = medida da distância linear; r = índice de rugosidade do substrato.

O tamanho e número de tocas foram acessados através de transectos lineares 10x1 m. Foram feitas quatro réplicas por intervalo de profundidade de cada local de estudo. Durante o transecto foi anotado o diâmetro máximo de cada toca contabilizada (Ferreira et al., 2001; Wilson et al., 2007).

Metodologia qualitativa

Foi realizada uma estimativa visual qualitativa da rugosidade por intervalo de profundidade de cada local. Quando o mergulhador chegava ao estrato de profundidade desejado classificava em determinado nível de complexidade (baixa, média e alta) segundo comparação entre os locais/estratos de profundidade de estudo e baseado nos seguintes parâmetros:

Complexidade baixa – em geral rochas $\leq 0,5$ m de diâmetro espalhadas sobre o fundo arenoso; ou rochas maiores, porém longas e planas constituindo um substrato contínuo; poucas tocas ou ausentes;

Complexidade média – em geral rochas ≤ 1 m de diâmetro; pouco substrato arenoso a vista; tocas presentes; e

Complexidade alta – em geral rochas > 1 m de diâmetro; bastantes declives entre as rochas; tocas presentes.

Análises estatísticas

Em cada intervalo de profundidade dos pontos estudados foram feitas médias das quatro réplicas do índice de rugosidade e do número de tocas. As tocas encontradas foram classificadas em menores de 10cm (<10cm) e maiores de 10cm (>10cm) de diâmetro, possibilitando obter-se um valor de número de tocas segundo essas classes de diâmetros, além do valor do número total de tocas.

Para testar a eficácia da metodologia qualitativa escolhida foram realizadas médias dos valores de cada variável quantitativa (rugosidade; número de tocas total, e por tamanho, se <10cm ou >10cm) para cada classe qualitativa (baixa, média e alta complexidade).

Os valores das variáveis de complexidade por profundidade e por classe da estimativa visual foram comparados utilizando-se análise de variância (ANOVA) (Underwood, 1997; Floeter et al., 2007). Nos casos onde foram confirmadas diferenças significativas nas análises de variância, o teste a posteriori de Tukey (Tukey-test) de comparações múltiplas de médias foi empregado (Zar, 1999).

Para testar a relação funcional das variáveis de complexidade de habitat entre si foram desenvolvidas correlações lineares simples. Os valores das duas variáveis testadas em cada caso foram pareados por intervalo de profundidade de cada local. Para essas análises o software Statistica versão 7.0 para Windows foi utilizado.

RESULTADOS

O índice de rugosidade variou entre 1,20 e 1,96 (dados em Apêndice A). O número de tocas teve seu valor mínimo de zero e máximo de 62,75 tocas/10m². O número de tocas separado em classes de tamanho variou bastante (Fig. 1. 3). Tocas <10cm e tocas de 11-20 cm representaram 31 e 42%, respectivamente, do número total de tocas. As demais classes de tamanho juntas contribuíram com 27%.

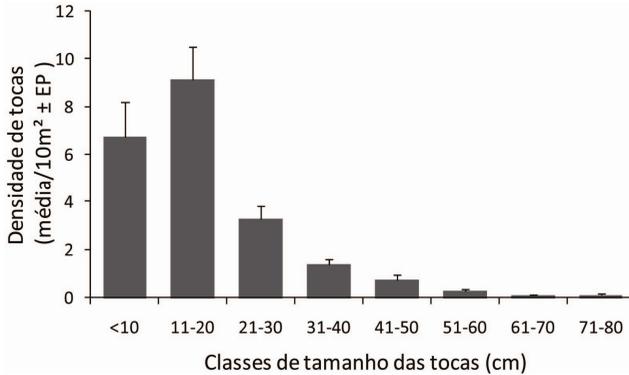


Figura 1.3 - Número de tocas em cada classe de tamanho (cm) por 10m².

A estimativa visual de complexidade do habitat revelou uma tendência de diminuição da complexidade com aumento da profundidade (Fig. 1. 4). Em todos os locais estudados o estrato subsequente mais profundo de um mesmo local foi estimado de igual complexidade ou de complexidade menor. De um total de 21 estimativas (soma do número de estratos de profundidade (2 ou 3) por local estudado), nove (43%) foram classificadas como “Alta” complexidade, nove (43%) como “Média” e três (14%) como “Baixa”. As profundidades “3-5m” foram estimadas como “Alta” complexidade, com exceção da localidade Moleques do Sul onde todas as profundidades foram classificadas como “Média” complexidade.

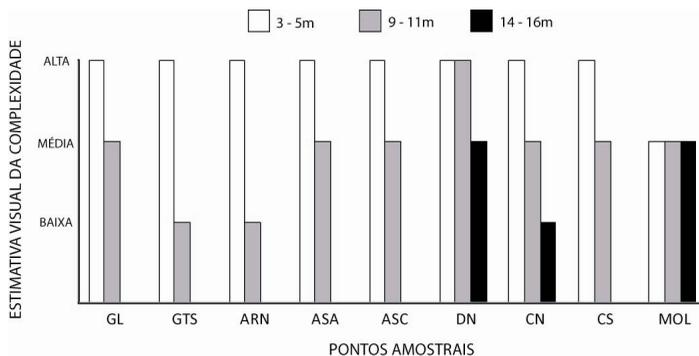


Figura 1.4 - Estimativas visuais da complexidade de habitat em cada estrato de profundidade dos locais estudados. GL=Galé Lili, GTS=Galé Toca da Salema, ARN=Arvoredo Rancho Norte, ASA=Arvoredo Saco da Água, ASC=Arvoredo Saco do Capim, DN=Deserta Norte, CN=Ilha do Campeche Norte, CS=Ilha do Campeche Sul, MOL=Moleques do Sul.

As médias do índice de rugosidade e do número de tocas >10cm apresentaram diminuição significativa ($p=0,005$ e $p=0,04$, respectivamente) com aumento da profundidade (Fig. 1. 5). Em ambos os casos, o teste *a posteriori* detectou que a profundidade “9-11m” teve valores mais baixos do que a profundidade “3-5m”. E para o índice de rugosidade foi detectado que a profundidade “14-16m” foi também menor que a “3-5m”.

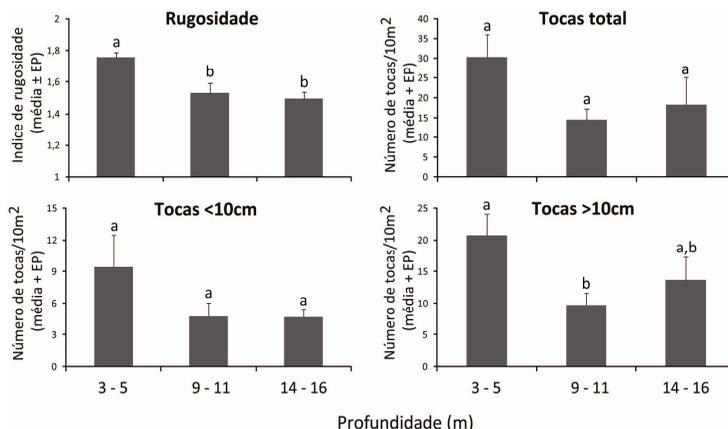


Figura 1. 5 - Médias do índice de rugosidade, número de tocas total, número de tocas menores de 10cm e número de tocas maiores de 10cm por estrato de profundidade. Letras indicam grupos homogêneos (ANOVA – Tukey test) entre profundidades.

Foram encontradas correlações moderadas positivas significativas entre a rugosidade e o número de tocas total ($r=0,49$; $p=0,03$) e entre a rugosidade e o número de tocas >10cm ($r=0,57$; $p<0,01$), sendo essa última mais forte que a primeira (Fig. 6).

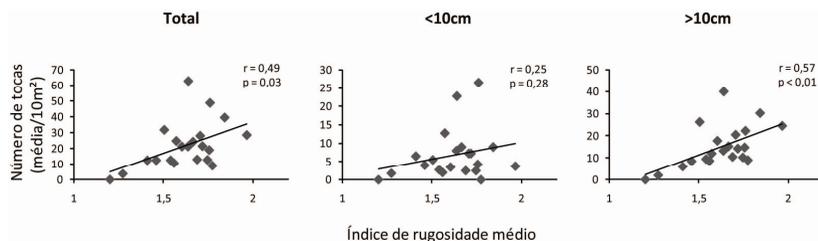


Figura 1. 6 - Correlações do índice de rugosidade médio com as variáveis número de tocas total, número de tocas menores de 10cm e número de tocas maiores de 10cm.

São apresentadas médias das variáveis de complexidade de habitat mensuradas separadas de acordo com as estimativas visuais de complexidade (Fig. 7). Foram encontradas semelhanças no sentido de aumento das variáveis medidas paralelamente ao aumento da categoria da estimativa visual. Somente para a variável número de tocas <10cm esse aumento não foi significativo ($p = 0,28$). Embora três classes de estimativa visual tenham sido utilizadas, nos casos com diferenças significativas o teste *a posteriori* evidenciou a formação de apenas dois grupos. Para a rugosidade a classe de estimativa “Média” agrupou com a classe “Alta”. Já no caso do número de tocas total agrupou tanto com a “Baixa” como com a “Alta”. E no do número de tocas >10cm agrupou com a “Baixa”.

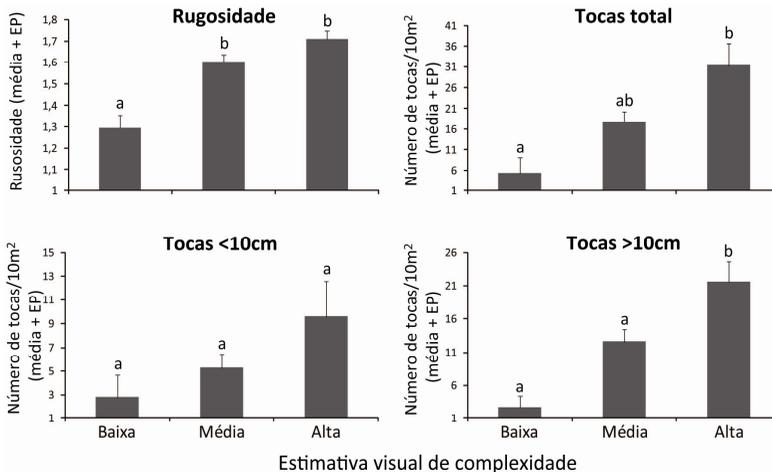


Figura 1. 7 - Média das variáveis de complexidade de habitat rugosidade, número de tocas total, número de tocas menores de 10cm e número de tocas maiores de 10cm. Letras indicam grupos homogêneos (ANOVA – Tukey test) entre complexidades da estimativa visual.

DISCUSSÃO

A tendência de maior número de tocas na porção mais rasa do recife apresentada nesse estudo, foi também encontrada em um ambiente de recife de coral no Mar Vermelho (Roberts & Ormond, 1987). No mesmo recife de coral, tocas de até 5 cm contribuíram com a maior parte do número total de tocas (Roberts & Ormond, 1987). Nos recifes rochosos aqui estudados a maior parte das tocas esteve distribuída na

classe de 11-20 cm. Embora tocas <10cm tenham sido abundantes, tocas <5cm contribuíram com apenas 4,6% do número total de tocas. Isso mostra algumas diferenças estruturais entre ambientes coralíneos e rochosos, as quais podem significar efeitos distintos em parâmetros da comunidade de peixes, especialmente considerando espécies de diferentes tamanhos. A importância desses dados é ressaltada pelo fato de a distribuição de tocas de diferentes tamanhos por profundidade ser uma medida mais direta da disponibilidade de proteção para os peixes do que o índice de superfície (índice que integra a porcentagem de substrato consolidado com a forma hemisférica ou topografia do mesmo, podendo ser feito um paralelo ao índice de rugosidade), por exemplo (Roberts & Ormond, 1987).

Ficou evidente a diminuição da rugosidade com aumento da profundidade nos dados analisados (Fig. 5). Topografia mais plana do recife de coral nos estratos mais fundos também já foi observada no Mar Vermelho (Brokovich *et al.*, 2008). Uma das causas pode ser que a maior movimentação da água nas porções mais rasas causa suspensão e carregamento dos sedimentos finos descobrindo os substratos maiores (McGehee, 1994), aumentando assim a heterogeneidade do relevo do local.

No presente estudo a rugosidade apareceu moderadamente correlacionada com o número de tocas (Fig. 6). Resultado semelhante já foi encontrado em recifes de coral (Gratwicke & Speight, 2005a; Wilson *et al.*, 2007). Da mesma forma a rugosidade sendo correlacionada mais fortemente com número de tocas maiores (especialmente >10cm) do que com tocas menores (Wilson *et al.*, 2007), como observado nos costões rochosos aqui estudados. Esses dados mostram a ineficiência da rugosidade em avaliar a complexidade de habitat em escalas menores, visto que tocas <10cm também configuram complexidade estrutural. Tocas menores podem ser mais importantes para peixes menores (Hixon & Beets, 1993; Capítulo 2), isso pode explicar a falta de relações entre a rugosidade e certos parâmetros da comunidade de peixes em alguns estudos que desconsideram o tamanho dos indivíduos nas análises (Luckhurst & Luckhurst, 1978; Ferreira *et al.*, 2001). Uma importante diferença da estrutura tridimensional entre recifes de corais e recifes rochosos pode ser uma maior fractalidade dos primeiros, causada pelas estruturas coralíneas. Assim sendo, o incremento de maior número de tocas em função de maior rugosidade pode acontecer em escalas diferentes para esses dois ambientes. Um mesmo valor de índice de rugosidade em recifes de corais e em recifes rochosos pode significar maior número de tocas no primeiro. Isso reforça a necessidade de

atenção para os refúgios (tocas) em si, e não em medidas correlatas, como é o caso da rugosidade em ambientes rochosos.

A estimativa visual não apresentou diferenças significativas quando analisado o número de tocas <10cm. Assim como verificado em recifes de corais, medidas visuais da topografia não correspondem efetivamente com medidas de complexidade em escalas pequenas (tocas <10cm de diâmetro) (Wilson *et al.*, 2007). Aparentemente a percepção de complexidade a partir de um olhar geral sobre o recife é incapaz de perceber a complexidade nessas escalas. Sabendo que a abundância de espécies menores responde positivamente ao número de tocas também pequenas (Hixon & Beets, 1993; Wilson *et al.*, 2007), estimativas visuais não são indicadas em estudos com foco nessas espécies. Metodologias específicas para essas espécies devem ser utilizadas nesses casos (Clua *et al.*, 2006), pois, é importante estimar a heterogeneidade ambiental em escalas nas quais organismos percebam e respondam a ela (Kolasa & Rollo, 1991).

A complexidade do habitat pode ser acessada de diferentes modos, dependendo de interpretação, e a medida de apenas uma ou duas variáveis de complexidade pode ser uma tarefa difícil no campo (Gratwicke & Speight, 2005a). Tem sido reconhecido que no caso de recifes rochosos os parâmetros da comunidade de peixes apresentam melhores respostas à variável número de tocas, especialmente quando analisada em classes de tamanho (Ferreira *et al.*, 2001; Capítulo 2). Mas levando em conta a disponibilidade de recursos e de tempo de um estudo essa variável pode se tornar inviável. Isso porque a metodologia para a coleta de dados envolve contagens e estimativas de diâmetros das tocas, através de censos visuais (Ferreira *et al.*, 2001; Graham *et al.*, 2003; Wilson *et al.*, 2007; Capítulo 2). No estudo de Silveira *et al.* (Capítulo 2), por exemplo, o tempo para essas contagens foi de aproximadamente 20% do tempo dos censos visuais de peixes, o que tornou custosa essa metodologia em função dos equipamentos necessários para as atividades subaquáticas. Especialmente, por esse dado ser apenas umas das possíveis variáveis explicativas da variável resposta estudada (peixes ou qualquer outro grupo biológico).

A busca por metodologias rápidas de avaliação da complexidade de habitat já é tema recorrente em ambientes recifais (Gratwick & Speight, 2005a; Wilson *et al.*, 2007; Tyler *et al.*, 2009). Diante do que encontramos aqui, estudos que necessitem de uma avaliação rápida da complexidade do habitat de ambientes de costão rochoso podem utilizar estimativas visuais para isso. Essa possibilidade já havia sido levantada para estudos em recifes de corais (Wilson *et al.*, 2007). Entretanto,

peculiaridades desses dois ambientes devem ser levadas em conta quando for definida a estimativa visual como metodologia a ser utilizada. Para isso recomendamos a adoção de parâmetros pré-definidos para cada classe de estimativa visual (ver materiais e métodos). Embora tenham sido definidas três classes de estimativa visual, foram encontradas diferenças significativas apenas entre duas delas. Estudos que venham a aplicar essas estimativas devem avaliar a heterogeneidade dos ambientes a serem estudados, analisando o número de classes de complexidade possíveis de serem diferenciadas visualmente. E também, como sugerem Wilson *et al.* (2007), as estimativas de observadores diferentes devem ser comparadas regularmente e padronizadas relativamente a medidas quantitativas.

O conhecimento de que diferentes medidas de complexidade topográfica podem fornecer diferentes interpretações sobre o efeito da estrutura tridimensional em peixes levam ao questionamento do uso de apenas um descritor da estrutura do habitat (Jones & Sims, 1998). Por outro lado, medidas de qualidade de habitat, por serem frequentemente medidas agregadoras (principalmente a estimativa visual), podem mascarar variações implícitas na estrutura do habitat, quando se tornam inapropriadas para a maioria dos peixes recifais (Jones & Sims, 1998). A metodologia de estimativa visual mostrou estar associada com diferentes feições do habitat (rugosidade, número de tocas, número de tocas >10cm) o que a torna uma variável integradora dessas feições.

Com esse estudo de avaliação de metodologias de acesso à complexidade de habitat de costão rochoso, fizemos as seguintes recomendações e considerações:

1. Avaliação visual da complexidade é uma metodologia rápida, barata, eficiente e que integra diferentes feições do habitat, sendo ainda uma metodologia praticável em campo em estudos que envolvam outras coletas de dados;
2. É necessária uma avaliação prévia do ambiente para avaliar o número de classes possíveis de serem diferenciadas visualmente, além de dar subsídios à definição de parâmetros que caracterizem cada classe;
3. Para um retrato da complexidade com maiores detalhes recomendamos a contagem das tocas disponíveis com medição do diâmetro das mesmas.

CONCLUSÕES

Constatamos que atenção especial deve ser dada na aplicação em recifes rochosos de metodologias de avaliação da complexidade do habitat de recife de corais. Recomendamos a utilização de estimativas visuais para avaliações em recifes rochosos, as quais mostraram ser apropriadas por agregarem feições distintas da heterogeneidade do habitat e exigirem menos tempo e pessoal para sua aplicação.

Estudos em ambientes recifais que utilizem as variáveis de complexidade de habitat (*i.e.*, rugosidade, número e tamanho de tocas) como explicativas devem considerar o fator profundidade no delineamento amostral. Encontramos menor complexidade com aumento da profundidade, mostrando que ao se desconsiderar a profundidade pode-se estar mascarando o efeito da complexidade de habitat em comunidades.

REFERÊNCIAS

- Brasil. 2000. Lei 9985 de 18 de Julho de 2000. Sistema Nacional de Unidades de Conservação (SNUC).
- Brokovich, E., S. Einbinder, N. Shashar, M. Kiflawi, & S. Kark. 2008. Descending to the twilight-zone: changes in coral reef fish assemblages along a depth gradient down to 65m. *Marine Ecology Progress Series*, 371: 253–262.
- Clua, E., P. Legendre, L. Vigliola, F. Magron, M. Kulbicki, S. Sarramegna, P. Labrosse & R. Galzin. 2006. Medium scale approach (MSA) for improved assessment of coral reef fish habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 333: 219–230.
- Ferreira, C. E. L., J. E. A. Gonçalves & R. Coutinho. 2001. Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environmental Biology of Fishes*, 61: 353–369 .
- Floeter, S. R., W. Krohling, J. L. Gasparini, C. E. L. Ferreira & I. Zalmon. 2007. Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. *Environmental Biology of Fishes*, 78: 147–160.

Graham, N. A. J., R. D. Evans & G. R. Russ. 2003. The effects of marine reserve protection on the trophic relationships of reef fishes on the Great Barrier Reef. *Environmental Conservation*, 30: 200–208.

Gratwicke, B. & M. R. Speight. 2005a. The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology*, 66: 650–667.

Gratwicke, B. & M. R. Speight. 2005b. Effects of habitat complexity on Caribbean marine fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 292: 301–310.

Hixon, M. A. & J. P. Beets. 1993. Predation, prey refuges, and the structure of coral–reef fish assemblages. *Ecological Monographs*, 63(1): 77–101.

Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93: 145–159.

Jones, G. P. & C. Sims. 1998. Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs. *Australian Journal of Ecology*, 23: 287–297.

Kolasa, J. & C. D. Rollo. 1991. Introduction: the heterogeneity of heterogeneity: a glossary. Pp. 1–23. In: J. Kolasa, S. T. A Pickett (Eds.), *Ecological Heterogeneity*. New York, Springer-Verlag.

Kuffner, I. B., J. C. Brock, R. Grober-Dunsmore, V. E. Bonito, T. D. Hickey & C. W. Wright. 2007. Relationships between reef fish communities and remotely sensed rugosity measurements in Biscayne National Park, Florida, USA. *Environmental Biology of Fishes*, 78: 71–82.

Luckhurst, B. E. & K. Luckhurst. 1978. Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology*, 49: 317–323.

McCormick, M. I. 1994. Comparison of field methods for measuring surface topography and their associations with a tropical reef fish assemblage. *Marine Ecology Progress Series*, 112: 87–96.

Mellin, C., S. Andréfouet, M. Kulbicki, M. Dalleau & L. Vigliola. 2009. Remote sensing and fish–habitat relationships in coral reef ecosystems: Review and pathways for systematic multi–scale research. *Marine Pollution Bulletin*, 58: 11–19.

Mendonça Neto, J. P., C. Monteiro-Neto & L. E. Moraes. 2008. Reef fish community structure on three islands of Itaipu, Southeast Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 6(2): 267–274.

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

Ohman, M. C. & A. Rajasuriya. 1998. Relationships between habitat structure and fishes communities on coral and sandstone reefs. *Environmental Biology of Fishes*, 53: 19–31.

Pollunin N. V. C & C. M. Roberts. 1993. Greater biomass and value of target coral–reef fishes in two small Caribbean marine reserves. *Marine Ecology Progress Series*, 100: 167–176.

Purkis, S. J., N. A. J. Graham & B. M. Riegl. 2008. Predictability of reef fish diversity and abundance using remote sensing data in Diego Garcia (Chagos Archipelago). *Coral Reefs*, 27: 167–178.

Risk, M. J. 1972. Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Research Bulletin*, 153: 1–6.

Roberts, C. M. & R. F. G. Ormond. 1987. Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology*, 41: 1–8.

Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge, Cambridge University Press.

Shima, J. S., C. W. Osenberg & C. M. St Mary. 2008. Quantifying site quality in a heterogeneous landscape: recruitment of a reef fish. *Ecology* 89(1): 86–94.

Tyler, E. H. M., M. R. Speight, P. Henderson & A. Manica. 2009. Evidence for a depth refuge effect in artisanal coral reef fisheries.

Biological Conservation, 142: 652–667.

Underwood, A. J. 1997. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge, Cambridge University Press.

Wilson, S. K., N. A. J. Graham & N. V. C. Polunin. 2007. Appraisal of visual assessments of habitat complexity and benthic composition on coral reefs. *Marine Biology*, 151: 1069–1076.

Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. New Jersey, Prentice Hall.

Apêndice A: Dados de média do índice de rugosidade, número de tocas total, número de tocas <10cm e número de tocas >10cm por estrato de profundidade de cada local estudado.

Local	Profundidade (metros)	Rugosidade	Número de tocas		
			Total	<10cm	>10cm
Galé Lili	3 - 5	1,76	19,00	4,25	14,75
Galé Lili	9 - 11	1,46	12,50	4,00	8,50
Galé Toca Salema	3 - 5	1,64	62,75	22,75	40,00
Galé Toca Salema	9 - 11	1,27	3,75	1,75	2,00
Arvoredo Rancho Norte	3 - 5	1,67	24,25	9,00	15,25
Arvoredo Rancho Norte	9 - 11	1,20	0,00	0,00	0,00
Arvoredo Saco da Água	3 - 5	1,84	39,50	3,75	24,50
Arvoredo Saco da Água	9 - 11	1,57	24,75	7,25	14,25
Arvoredo Saco do Capim	3 - 5	1,96	28,50	9,00	30,25
Arvoredo Saco do Capim	9 - 11	1,72	21,50	12,75	12,00
Deserta Norte	3 - 5	1,71	28,00	7,25	20,50
Deserta Norte	9 - 11	1,60	21,25	3,50	17,75
Deserta Norte	14 - 16	1,50	31,75	5,50	26,25
Ilha do Campeche Norte	3 - 5	1,76	48,75	26,50	22,25
Ilha do Campeche Norte	9 - 11	1,64	21,25	8,00	13,25
Ilha do Campeche Norte	14 - 16	1,41	12,50	6,50	6,00
Ilha do Campeche Sul	3 - 5	1,77	9,00	0,00	9,00
Ilha do Campeche Sul	9 - 11	1,54	12,50	2,75	9,50
Moleques do Sul	3 - 5	1,69	13,00	2,50	10,50
Moleques do Sul	9 - 11	1,75	12,75	2,50	10,25
Moleques do Sul	14 - 16	1,56	10,67	2,00	8,67

CAPÍTULO 2 – RELAÇÕES ENTRE COMPLEXIDADE DE HABITAT E PARÂMETROS DE COMUNIDADE DE PEIXES DE COSTÃO ROCHOSO

FORMATADO SEGUNDO ENVIRONMENTAL BIOLOGY OF
FISHES

RELAÇÕES ENTRE COMPLEXIDADE DE HABITAT E PARÂMETROS DE COMUNIDADE DE PEIXES DE COSTÃO ROCHOSO

RESUMO: A maioria das informações sobre as questões de complexidade de habitat disponíveis foram geradas em estudos nos recifes de corais, e o pouco que se conhece para os costões rochosos mostra possíveis diferenças nas relações com as comunidades de peixes nesses locais. Assim, o objetivo do presente estudo foi avaliar a possível relação entre variáveis de complexidade de habitat e parâmetros da comunidade de peixes de costão rochoso, visando responder às seguintes perguntas: 1) A rugosidade do substrato, assim como o tamanho e número de tocas influenciam a densidade, biomassa e riqueza de espécies? 2) A complexidade de habitat influencia a distribuição de grupos tróficos distintos? 3) Existe relação entre a densidade de peixes em diferentes classes de tamanho e o tamanho das tocas? O número de tocas mostrou relações mais fortes com os parâmetros de comunidade estudados, especialmente quando analisado em classes de diâmetros. Relações entre peixe e habitat escalas dependentes (tamanho dos peixes vs. diâmetro das tocas) evidenciam a importância de estudos que contemplem a escala de complexidade adequada. Por outro lado, o índice de rugosidade, amplamente empregado em recifes de corais, deve ser utilizado com cautela, e de preferência como variável complementar ou secundária em estudos de comunidade de peixes de costão rochoso. A densidade de grupos tróficos que vivem mais associados ao substrato apresentou correlações mais fortes com as variáveis de complexidade de habitat, mostrando a importância de análises particionadas em grupos tróficos dentro das comunidades.

Palavras-chave: complexidade de habitat, peixes recifais, costão rochoso, estrutura de comunidade, grupos tróficos.

INTRODUÇÃO

A grande diversidade de organismos é um tema que fascina os ecólogos a mais de um século (Darwin 1859; Hutchinson 1959; Rosenzweig 1995). As tentativas de resposta para os padrões que a explicam são numerosos e ainda estão longe de terminarem. Um dos principais fatores responsáveis por tamanha riqueza em espécies no globo é a complexidade estrutural do habitat, principalmente em ambientes tridimensionalmente complexos tais como florestas tropicais e recifes de coral (Connell 1978). Essa variável está diretamente ligada à teoria de nicho (Hutchinson 1959; Rosenzweig 1995), pois uma maior complexidade pode oferecer maior disponibilidade de recursos, proteção contra predadores (Shima et al. 2008) e abrigo contra o fluxo hidrodinâmico (Floeter et al. 2007; Johansen et al. 2007, 2008).

Estudos têm demonstrado possíveis relações entre a complexidade de habitat e os parâmetros ecológicos das comunidades de peixes em diversos locais do mundo (Luckhurst and Luckhurst 1978; Roberts and Ormond 1987; Mckenna Jr. 1997; Friedlander and Parrish 1998; Friedlander et al. 2003; Gratwicke and Speight 2005a, b; Wilson et al. 2007). Entretanto, não se sabe ao certo quais variáveis de complexidade de hábitat têm maior influência nessas comunidades (Gratwicke and Speight 2005a), além de que não há um consenso sobre quais parâmetros da comunidade de fato respondem às variáveis de complexidade.

Os dois principais parâmetros das comunidades analisados pelos ecólogos são a abundância e a riqueza de espécies. Em peixes recifais, a abundância algumas vezes aparece influenciada pela altura do recife (Gratwicke and Speight 2005a; Mckenna Jr. 1997), tamanho e número de tocas (Gratwicke and Speight 2005b; Roberts and Ormond 1987), porcentagem de substrato consolidado (Gratwicke and Speight 2005b) e também pela rugosidade (ou complexidade topográfica) (Friedlander and Parrish 1998; Friedlander et al. 2003; Mckenna Jr. 1997). Já a riqueza de espécies aparece relacionada com a rugosidade (Friedlander and Parrish 1998; Friedlander et al. 2003; Gratwicke and Speight 2005a; Gratwicke and Speight 2005b; Luckhurst and Luckhurst 1978; Mckenna Jr. 1997; Wilson et al. 2007), composição do bentos (Gratwicke and Speight 2005a) e com a profundidade (Roberts and Ormond 1987). Ainda, nota-se que algumas dessas variáveis de complexidade de habitat podem ser interdependentes e atuarem de maneira sinérgica. Por exemplo, áreas com maior porcentagem de substrato consolidado podem também apresentar rugosidade maior (Gratwicke and Speight 2005a).

Usualmente refere-se à rugosidade como importante descritor das variações de abundância e riqueza, sendo provavelmente o que melhor explica até esse momento os diferentes parâmetros das comunidades dos recifes em geral. Tal fato é geralmente explicado pela possibilidade de existência de contornos mais heterogêneos permitindo o estabelecimento de uma diversidade maior de espécies, assim como de indivíduos (Luckhurst and Luckhurst 1978).

A maioria das informações sobre as questões de complexidade de habitat disponíveis foram geradas em estudos nos recifes de corais (Luckhurst and Luckhurst 1978), e o pouco que se conhece para os costões rochosos mostra possíveis diferenças nas relações com as comunidades de peixes nesses locais (Öhman and Rajasuriya 1998; Ferreira et al. 2001). Em recifes rochosos a forma, tamanho e disposição das rochas são características potencialmente determinantes na estruturação do ambiente formando diferentes padrões de complexidades dos mesmos.

Ferreira et al. (2001) sugerem que a complexidade em recifes de rochas é principalmente determinada pela presença ou ausência de tocas, consequência da sobreposição das rochas. Pode-se esperar que a sobreposição também seja a responsável por maior rugosidade, sendo essas duas características ambientais interdependentes (Capítulo 1). Assim, entender sobre a rugosidade e as tocas existentes parecem ser pontos referenciais nos estudos das estruturas dos habitats dos peixes recifais de ambiente rochoso. Entretanto, poucos estudos nesse ambiente têm utilizado as variáveis rugosidade e tocas concomitantemente, e menos ainda com enfoque na importância dessas variáveis para as comunidades de peixes.

O objetivo do presente estudo foi avaliar a possível relação entre variáveis de complexidade de habitat e parâmetros da comunidade de peixes de costão rochoso, visando responder às seguintes perguntas: 1) A rugosidade do substrato, assim como o tamanho e número de tocas influenciam a densidade, biomassa e riqueza de espécies? 2) A complexidade de habitat influencia a distribuição de grupos tróficos distintos no costão rochoso? 3) Existe relação entre a densidade de peixes em diferentes classes de tamanho e o tamanho das tocas?

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de Estudo

As coletas de dados aconteceram durante os verões/outonos de 2008 e 2009, e foram realizadas em três ilhas (ou conjunto de ilhas) (Fig. 2. 1) próximas à costa da Ilha de Santa Catarina, Santa Catarina, Brasil. São elas: Arquipélago do Arvoredo, Ilha do Campeche e Arquipélago Moleques do Sul.

Arquipélago do Arvoredo: É formado pela Ilha do Arvoredo, Ilha Deserta, Ilha das Galés e Calhau de São Pedro, pertencendo quase integralmente à Reserva Biológica Marinha do Arvoredo (Fig. 2. 1), implantada em março de 1990, pelo Decreto Federal de nº 99.142/90. Localizado a 11 km da costa, distingue-se das outras ilhas por ser o único local em que existem porções com restrição total à pesca, por ser uma Reserva Biológica (Brasil 2000).

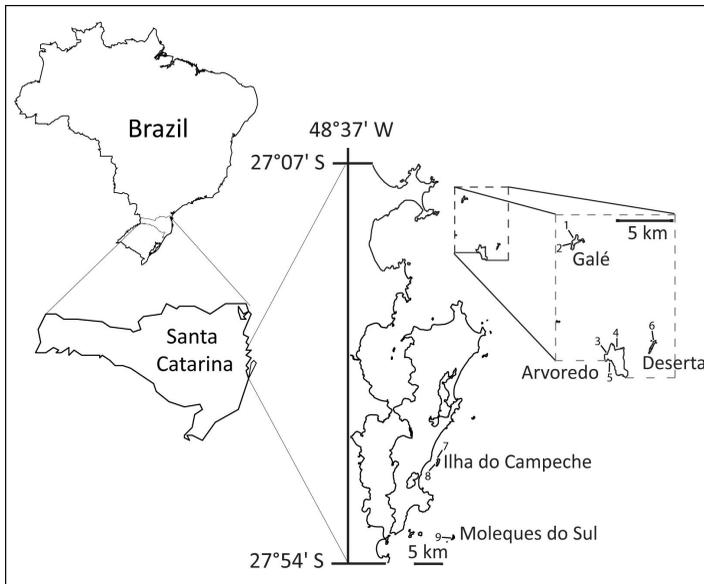


Figura 2. 1 - Ilhas amostradas ao longo do estudo. Polígono hachurado representa os limites da Reserva Biológica Marinha do Arvoredo. Os números indicam os pontos de estudo dentro de cada ilha: 1) Galé Lili, 2) Galé Porto do Brás, 3) Rancho Norte, 4) Saco da Água, 5) Saco do Capim, 6) Deserta Norte, 7) Ilha Campeche Norte, 8) Ilha Campeche Sul, 9) Moleques do Sul.

Foram escolhidos dois pontos de estudo na Ilha das Galés (Lili e Toca da Salema), três pontos na Ilha do Arvoredo (Rancho Norte, Saco da Água e Saco do Capim) e um na Ilha Deserta (Deserta Norte). Dentre esses pontos estudados no Arquipélago do Arvoredo, Saco do Capim distingue-se dos demais por estar fora da área da reserva biológica.

Ilha do Campeche: Localizada a 1,7 Km da Ilha de Santa Catarina, a mesma funciona como ancoradouro de embarcações de pesca durante as frentes frias, sendo freqüente a pesca por canoas e a caça submarina. Dois pontos foram estudados nessa ilha (Ilha Campeche Norte e Ilha Campeche Sul).

Arquipélago Moleques do Sul: A parte emersa desse arquipélago está inserida no Parque Estadual do Tabuleiro, e o arquipélago como um todo está integralmente situado dentro dos limites da Área de Proteção Ambiental da Baleia Franca, uma Unidade de Conservação pertencente à categoria de uso sustentável (Brasil 2000). Apenas um ponto dessa ilha foi estudado.

Avaliação da Composição, Densidade, Biomassa e Riqueza de Peixes

Para coleta de dados sobre as comunidades de peixes foram realizados censos visuais em mergulho autônomo. Para a contagem e identificação dos peixes foi utilizada a metodologia de censos visuais (Brock 1954). Os transectos foram distribuídos em três intervalos de profundidades distintas em cada ponto de estudo, 3-5m, 9-11m e 14-16m (quando existente), para possibilitar a percepção de um possível efeito da profundidade sobre as variáveis estudadas. Ao longo do texto esses intervalos são mencionados como os estratos de 5, 10 e 15 metros. Em cada intervalo de profundidade estudado foram realizados de 8 a 10 transectos lineares de 40m² (20x2m) (Fig. 2. 2). Essa metodologia já é amplamente empregada (Ferreira et al. 2004; Floeter et al. 2007), possibilitando comparações com outros locais. Para estabelecer a distância linear de 20 metros o mergulhador desenrola uma trena simultaneamente ao seu movimento de natação enquanto os dados são anotados a lápis em pranchetas de PVC.

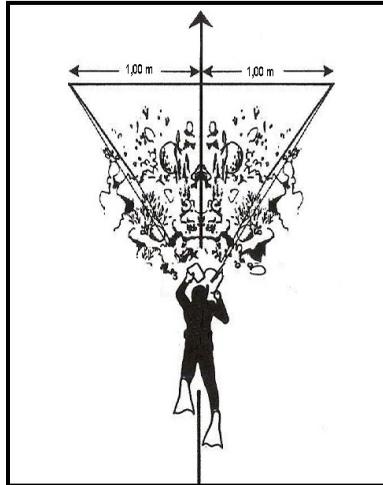


Figura 2. 2 - Metodologia de transecto linear adotada para observação.

Os indivíduos encontrados foram anotados separados nas seguintes classes de tamanhos: até 5cm, 6-10cm, 11-20cm, 21-30cm, maior que 30cm. Os peixes crípticos (e.g. Blenídeos, Gobídeos), por serem mais difíceis de observar e identificar, foram registrados na volta, ao enrolar da trena.

Além de dados de abundância/densidade e riqueza de espécies, foram feitas estimativas de biomassa das espécies para cada ponto amostrado. A partir dos dados de tamanho dos indivíduos a biomassa foi calculada com referência em curvas de peso-comprimento publicadas para as espécies (Froese and Pauly 2005), ou, quando não existentes, para o gênero. Foram utilizados os valores médios de cada classe de tamanho para a conversão (e.g. classe 11-20cm = 15cm).

Os peixes encontrados foram classificados em grupos tróficos (Ferreira et al. 2004) e internamente a alguns desses grupos também foi feita a classificação quanto ao hábito de estar associado ao substrato. Desse modo, os grupos resultantes foram: macrocarnívoros, comedores de invertebrados móveis, comedores de invertebrados móveis associados ao substrato, comedores de invertebrados sésseis, onívoros, onívoros associados ao substrato, planctívoros, herbívoros vagueadores, herbívoros territoriais.

Avaliação da complexidade de habitat

A complexidade de habitat foi acessada por metodologias quantitativas e por somente um amostrador. Três indicadores da mesma foram utilizados, a rugosidade, o tamanho e número de tocas. A rugosidade foi medida pelo método da corrente (“chain link method”) (Luckhurst and Luckhurst 1978; Ferreira et al. 2001; Wilson et al. 2007), que consiste em estender uma corrente com um comprimento conhecido sobre o substrato, a qual se molda ao relevo, contornando-o. Em seguida é medida a distância linear percorrida pela corrente (Fig. 3). A razão entre comprimento da corrente e a distância linear é o valor do índice de rugosidade do substrato “r” (Luckhurst and Luckhurst 1978). Em cada intervalo de profundidade dos pontos estudados foram realizadas quatro réplicas, das quais se calculou a média para se chegar a uma medida de rugosidade para a profundidade.

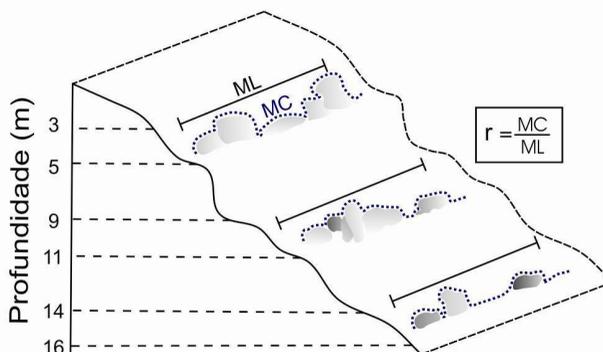


Figura 2. 3 - Método da corrente para estimativa da rugosidade do substrato nos diferentes intervalos de profundidade estudados. ML = medida da distância linear; MC = medida do comprimento da corrente; r = índice de rugosidade do substrato.

O tamanho e número de tocas foram acessados através de transectos lineares de 10x1m. Quatro réplicas por intervalo de profundidade foram feitas em cada local de estudo. Durante o transecto foi anotado o diâmetro máximo de cada toca contabilizada (Ferreira et al. 2001; Wilson et al. 2007).

Pelo fato das medidas de habitat não contemplarem integralmente toda a área contemplada pelos censos de peixes – porque a área

abrangida pela soma das réplicas das medidas de habitat é menor do que a dos censos de peixes – os transectos para contagem de tocas e a metodologia da corrente para aferimento do índice de rugosidade foram equitativamente distribuídos ao longo da área onde os censos visuais de peixes foram desenvolvidos dentro de cada profundidade de cada local. Portanto, não houve correspondência direta de uma réplica do número de tocas e do índice de rugosidade com uma réplica de alguma variável de peixes (densidade, biomassa ou riqueza). Isso significa dizer que a complexidade de habitat avaliada era aquela disponível para os peixes em determinada profundidade de um dado local e não aquela que foi observada sendo diretamente utilizada por eles.

A ordem de aplicação das metodologias foi: 1º censos de peixes, 2º método da corrente para o índice de rugosidade e transecto de número de tocas. Os motivos para essa ordem foi, primeiramente, para evitar que metodologias de complexidade de habitat modificassem o comportamento dos peixes interferindo na coleta de dados dos mesmos. É também, porque a partir dos censos visuais aplicados pôde-se determinar a área estudada em cada profundidade, distribuindo-se assim, equitativamente, as medidas de índice de rugosidade com a corrente e os transectos de número de tocas nessa área.

Análises estatísticas

Para testar a relação funcional das variáveis de complexidade de habitat com os descritores da comunidade de peixes (densidade, biomassa e riqueza de espécies) foram desenvolvidas regressões lineares simples. Os valores das duas variáveis testadas em cada caso foram pareados por intervalo de profundidade de cada local Para essas análises o software Statistica versão 7.0 para Windows foi utilizado.

RESULTADOS

Todas as variáveis de complexidade de habitat analisadas (rugosidade; número de tocas total, <10cm e >10cm) (dados em Apêndice A) apresentaram correlação linear significativa com a densidade total média (Tabela 1). Sendo essas correlações maiores em relação ao número de tocas, independente do diâmetro. A biomassa total média apresentou correlação linear significativa apenas com o número de tocas total e o número de tocas >10cm. A riqueza média de espécies

correlacionou significativamente com a rugosidade e o número de tocas >10cm.

As análises particionadas em grupos tróficos mostraram que apenas alguns grupos se correlacionam significativamente com as variáveis de complexidade de habitat (Tabela 1). Foram encontradas essas correlações entre o grupo dos comedores de invertebrados móveis (CIM) e o número de tocas >10cm; comedores de invertebrados móveis associados ao substrato (CIMAS) e o número de tocas total, o número de tocas >10cm; os onívoros (ONI) e a rugosidade, o número de tocas total e o número de tocas <10cm; e entre os herbívoros territoriais (HTER) e a rugosidade, o número de tocas total e o número de tocas >10 cm.

Tabela 1 - Regressão linear simples (R^2) das variáveis de complexidade de habitat com a densidade total, biomassa total, riqueza de espécies e densidade de cada grupo trófico

	Rugosidade	Número de tocas		
		Total	<10cm	>10cm
Densidade total	0,23**	0,37***	0,31**	0,30**
Biomassa total	0,16	0,19*	0,09	0,21**
Riqueza de espécies	0,24**	0,17	0,09	0,18*
Densidade MCAR	0,00	0,02	0,00	0,05
Densidade CIM	0,10	0,15	0,06	0,19*
Densidade CIMAS	0,07	0,25**	0,17	0,24**
Densidade CIS	0,03	0,04	0,00	0,09
Densidade ONI	0,24**	0,18*	0,21**	0,11
Densidade ONIAS	0,01	0,00	0,10	0,03
Densidade PLA	0,02	0,14	0,08	0,14
Densidade HVAG	0,07	0,12	0,04	0,15
Densidade HTER	0,29**	0,26**	0,07	0,37***

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$. MCAR = Macrocarnívoros; CIM = Comedores de invertebrados móveis; CIMAS = Comedores de invertebrados móveis associados ao substrato; CIS = Comedores de invertebrados sésseis; PLA = Planctívoros; ONI = Onívoros; ONIAS = Onívoros associados ao substrato; HVAG = Herbívoros vagueadores; HTER = Herbívoros territoriais.

Foram realizadas regressões da densidade de cada classe de tamanho de peixes com o número de tocas separado em classes de tamanho (Fig. 2. 4). Foram encontradas correlações significativas entre o número de tocas <10cm e as duas primeiras classes de tamanho de peixes (0-5cm e 6-10cm)(Fig. 2. 4a). Assim como, entre o número de

tocas da classe 11-20cm e a densidade de peixes de 6-10cm (Fig. 2. 4b). E entre o número de tocas entre 21 e 30cm e peixes da classe 11-20cm (Fig. 2. 4c). Nas demais classes de tamanho de tocas nenhuma regressão significativa foi encontrada.

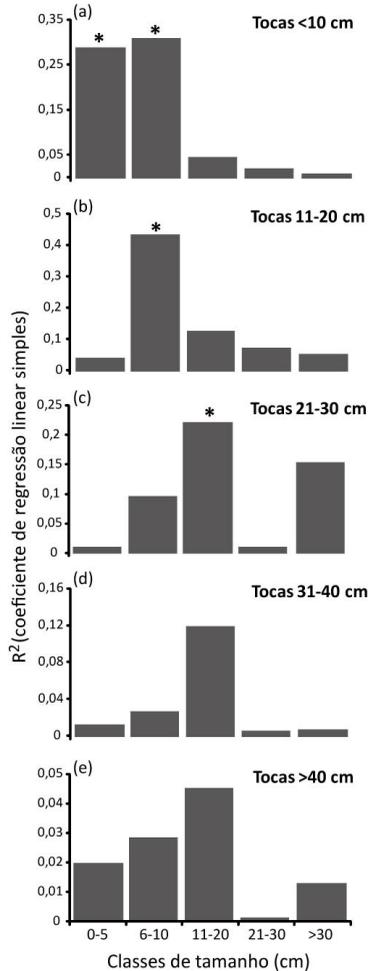


Figura 2. 4 - Coeficientes de regressão linear simples (R^2) do número de tocas de cada classe de tamanho (letras a - e) com cada classe de tamanho de peixes.

* $p < 0,05$.

No presente estudo foram registradas 89 espécies (lista das espécies com grupo trófico, densidade média e biomassa média em

Apêndice B). Dessas, 23 espécies contribuíram com 95% da abundância total encontrada. Por isso, essas foram escolhidas para análises mais detalhadas de possíveis relações com variáveis do habitat.

Algumas das regressões das 23 espécies mais abundantes com as variáveis de complexidade de habitat foram significativas (Tabela 2), foram elas: *Abudefduf saxatilis* com rugosidade, número de tocas total, número de tocas <10cm e número de tocas >10cm; *Stegastes fuscus* com rugosidade, número de tocas total e número de tocas >10cm; *Anisotremus virginicus* com número de tocas total e número de tocas >10cm; *Malacoctenus delalandii* com número de tocas >10cm; *Mycteroperca marginata* com número de tocas >10cm; e *Mycteroperca acutirostris* com rugosidade.

Para as cinco espécies que apresentaram correlação significativa com o número de tocas foram feitas regressões da densidade por classe de tamanho com o número de tocas em classes de tamanho (Fig. 2. 5). A densidade das classes de tamanho 6-10 e 11-20cm de *S. fuscus* apresentou correlação significativa com o número de tocas das classes de 11-20, 21-30 e 31-40 cm. O mesmo aconteceu com a densidade da classe de tamanho de 0-5cm de *M. delalandii* com tocas das classes <10, 11-20 e 21-30cm. Correlações significativas também foram encontradas entre a densidade da classe de tamanho 21-30cm de *M. marginata* e o número de tocas das classes 11-20 e 21-30cm.

As densidades das classes de tamanho 0-5 e 6-10cm de *A. virginicus* correlacionaram significativamente com o número de tocas das classes <10 e 11-20cm. Ainda para essa espécie, o mesmo ocorreu no caso das classes de tamanho de peixes 11-20 e 21-30cm e o número de tocas de 11-20cm; e entre a densidade de peixes de 21-30cm e o número de tocas de 21-30cm (Fig. 2. 5).

Dentre as classes de tamanho de *A. saxatilis*, correlações significantes foram encontradas entre a densidade da classe 0-5cm e o número de tocas <10cm; a classe 6-10cm e o número de tocas 21-30cm; a classe 11-20cm e o número de tocas das classes <10, 11-20 e 21-30cm; e da classe 21-30cm e o número de tocas de 11-20cm (Fig. 2. 5).

Tabela 2 - Regressão linear simples (R^2) das variáveis de complexidade de habitat com as 23 espécies mais abundantes. Em negrito regressões significantes.

Espécies	Rugosidade	Número de tocas		
		Total	<10cm	>10cm
HAE AUR	0,05	0,02	0,00	0,10
DIP ARG	0,11	0,13	0,16	0,04
ABU SAX	0,34***	0,34***	0,21**	0,27**
STE FUS	0,29**	0,21**	0,06	0,35***
PAR MAR	0,00	0,00	0,01	0,02
COR SPP	0,02	0,00	0,02	0,00
ORT RUB	0,06	0,14	0,15	0,08
PAR PIL	0,10	0,05	0,13	0,00
ANI VIR	0,05	0,20**	0,06	0,24**
SPH SPE	0,00	0,00	0,00	0,02
MAL DEL	0,03	0,13	0,07	0,18*
STE HIS	0,00	0,01	0,02	0,05
PAR SPP	0,05	0,00	0,06	0,00
KHY SPP	0,03	0,12	0,04	0,13
MYC MAR	0,17	0,16	0,06	0,18**
ODO DEN	0,00	0,06	0,01	0,07
CHA STR	0,00	0,01	0,00	0,03
PSE MAC	0,01	0,00	0,02	0,00
CHR MUL	0,00	0,00	0,04	0,00
MYC ACU	0,32***	0,01	0,00	0,08
RHO AUR	0,09	0,04	0,00	0,08
PAR ACU	0,17	0,04	0,06	0,07
SPHYR	0,05	0,04	0,05	0,01

* $p=0,05$; ** $p<0,05$; *** $p<0,01$. Espécies em ordem decrescente de abundância do topo para a base da tabela. ABU SAX = *Abudefduf saxatilis*, ANI VIR = *Anisotremus virginicus*, CHA STR = *Chaetodon striatus*, CHR MUL = *Chromis multilineata*, COR SPP = *Coryphopterus spp.*, DIP ARG = *Diplodus argenteus*, HAE AUR = *Haemulon aurolineatum*, KHY SPP = *Kyphosus spp.*, MAL DEL = *Malacoctenus delalandii*, MYC ACU = *Mycteroperca acutirostris*, MYC MAR = *Mycteroperca marginata*, ODO DEN = *Odontoscion dentex*, ORT RUB = *Orthopristis ruber*, PAR ACU = *Pareques acuminatus*, PAR MAR = *Parablennius marmoreus*, PAR PIL = *Parablennius pilicornis*, PAR SPP = *Parablennius spp.*, PSE MAC = *Pseudupeneus maculatus*, RHO AUR = *Rhomboplites aurorubens*, SPH SPE = *Sphoeroides spengleri*, SPHYR = *Sphyaena spp.*, STE FUS = *Stegastes fuscus*, STE HIS = *Stephanolepis hispidus*.

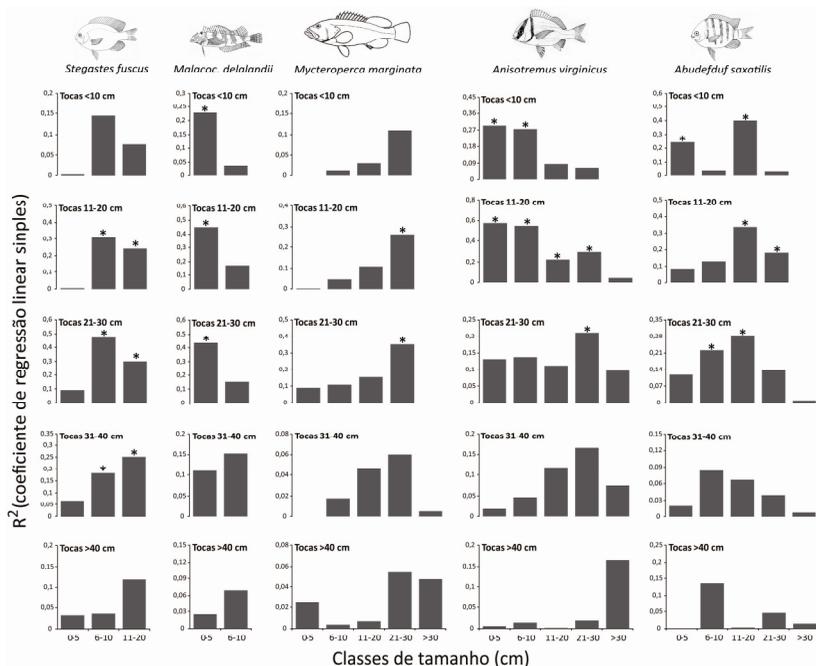


Figura 2.5 - Coeficientes de regressão linear simples (R^2) do número de tocas de cada classe de tamanho com classes de tamanho de cinco espécies de peixes. As cinco espécies foram escolhidas por apresentarem correlação significativa da densidade total com o número de tocas total.

* $p < 0,05$.

DISCUSSÃO

No presente estudo a rugosidade correlacionou significativamente com a densidade total e a riqueza de espécies, o que não ocorreu com a biomassa total. Variações na rugosidade nem sempre são vistas apresentando correlações com abundância/densidade total (Luckhurst and Luckhurst 1978; Ohman and Rajasuriya 1998; Gratwicke and Speight 2005a, b; Wilson et al. 2007) inclusive em recifes rochosos (Ferreira et al. 2001). Nesses ambientes a presença de tocas parece ser um descritor mais eficiente da complexidade de habitat (Ferreira et al. 2001). O número de tocas correlacionou mais forte ($R^2=0,37$) com densidade total em comparação à rugosidade ($R^2=0,23$).

É bem relatada a relação positiva entre a rugosidade e a riqueza de espécies em recifes de corais (Luckhurst and Luckhurst 1978;

Gratwick and Speight 2005; Purkis et al. 2008), porém o mesmo não foi verificado em recifes rochosos no sudeste do Brasil (Ferreira et al. 2001). Da variação da riqueza de espécies encontrada, 24% puderam ser explicadas somente pela rugosidade. Em comparação ao estudo em recife rochoso feito por Ferreira et al. (2001), o presente foi realizado em um maior número de locais apresentando assim maior variação do índice de rugosidade (1,20 – 1,96 , enquanto que em Ferreira et al. (2001) a variação foi de 1,32 – 1,36). Estudos ecológicos que englobem maiores variações de uma mesma variável podem responder de maneiras diferentes daqueles com pequenas variações (Jones and Sims 1998). O fato de a riqueza de espécies ter correlacionado com a rugosidade pode ser fruto da ampla variação analisada, e o mesmo pode ter acontecido com a densidade total.

O número de tocas total e o número de tocas >10cm explicaram 19 e 21% da biomassa total, respectivamente. Desproporções entre os valores de densidade e biomassa de um determinado local podem ser originadas por diferenças nas estruturas de tamanhos dos peixes. Locais com maiores indivíduos tendem a refletir em biomassas maiores (Friedlander et al. 2003). O fato de somente as tocas >10cm e não as <10cm terem apresentado relação com a biomassa total pode ter acontecido em função de respostas escala-dependentes (ver Luckhurst and Luckhurst 1978). Poucos estudos têm abordado a relação peixe-habitat com enfoque em dados de biomassa (Friedlander et al. 1998, 2003, 2007; Grober-Dunsmore et al. 2007). Em oposição ao encontrado aqui, a rugosidade já foi relacionada positivamente com valores de biomassa e não com abundância (Friedlander et al. 2003). A causa de resposta da biomassa foi atribuída por essa variável dar menos relevância a grandes cardumes de peixes pequenos ao contrário da abundância. A possibilidade de amplo acesso a curvas de peso-comprimento das espécies atualmente torna a biomassa componente importante e indispensável em estudos de relações peixe-habitat.

O número de tocas maiores de 40cm, mesmo que separadas em classes de tamanho de 10 em 10cm, não apresentaram relações significantes com a abundância total (Fig. 4) ou com a abundância das espécies analisadas (Fig. 2. 5). Em outro estudo o número de tocas maiores de 50cm explicou a maior parte da variância da abundância total e foi positivamente correlacionado com a abundância da família Chaetodontidae (Roberts and Ormond 1987). Apenas uma espécie representante dessa família foi registrada no presente estudo, *Chaetodon striatus*, e nenhuma correlação significativa de sua abundância com as variáveis de complexidade de habitat foi encontrada (Tabela 2). A

escassez de espécies de grande porte nessas localidades pode fazer com que tocas grandes se tornem não funcionais no sentido de complexidade de habitat, além de tocas desse porte terem sido pouco frequentes.

A influência de características particulares do substrato não é a mesma em peixes de diferentes famílias e em espécies diferentes de uma mesma família (Roberts and Ormond 1987; Jones and Sims 1998). Além disso, no presente estudo foi verificada correlações de diferentes magnitudes das variáveis de complexidade de habitat com distintos grupos tróficos. Os onívoros e os herbívoros territoriais foram os únicos grupos que apareceram relacionados com a rugosidade (Tabela 1). As espécies *A. saxatilis* e *S. fuscus* contribuíram com 30 e 94% da abundância dos onívoros e herbívoros territoriais, respectivamente. Na análise por espécies também foi encontrada relação da abundância das mesmas com a rugosidade (Tabela 2). Ambas são representantes da família Pomacentridae. Essa família foi a única que apresentou correlação positiva com o índice de superfície em um estudo no Mar Vermelho (Roberts and Ormond 1987).

Espera-se que aquelas espécies que são pequenas e/ou permanecem perto do substrato sejam mais influenciadas por características locais do mesmo (Roberts and Ormond 1987; McCormick 1994; Purkis et al. 2008). Essa predição ficou evidente no presente estudo ao se encontrar correlações mais fortes com grupos tróficos com maior associação com o substrato. Os comedores de invertebrados móveis associados ao substrato apresentaram correlações um pouco maiores e com mais variáveis de complexidade do habitat do que os comedores de invertebrados móveis (sem serem tipicamente associados ao substrato). Ainda mais evidente, foi o fato de os herbívoros territoriais apresentarem correlações significativas com quase todas as variáveis de complexidade e os herbívoros vageadores não apresentarem com nenhuma. Espécies territoriais são muito mais associadas ao substrato que espécies móveis e por isso respondem mais às características do mesmo (e.g. rugosidade) (McCormick 1994; Purkis et al. 2008). As espécies móveis contribuem com maior parte da abundância da comunidade, e assim as relações peixe-habitat podem ficar mascaradas quando analisada a abundância total (Purkis et al. 2008).

Tocas no recife funcionando como refúgios para presas, resultariam em presas mais abundantes em recifes que provém tocas próximas ao seu diâmetro do corpo, porque essas tocas podem tornar as presas seguras contra a predação (Hixon and Beets 1993). O comprimento do corpo dos indivíduos, embora sempre maior que a

altura (diâmetro) do corpo, representa uma idéia do volume dos mesmos. Foram encontradas relações de aumento da densidade total e de certas espécies quando correlacionadas suas densidades em classes de comprimento com classes de diâmetro das tocas.

Com a densidade total (Fig. 2. 4) as correlações significativas aconteceram sempre nos casos em que as classes de diâmetro das tocas foram maiores que as classes de tamanho dos peixes, ou seja, maiores também que seus diâmetros. Nos casos das espécies *M. marginata*, *A. virginicus* e *A. saxatilis* ocorreram correlações significativas de classes de tamanho de tocas menores que a classe de tamanho de peixes. Entretanto, a classe de tamanho da toca quando menor foi sempre de apenas uma classe inferior (e.g. peixe 21-30cm com tocas 11-20cm). Uma possível explicação para isso é que os dados de tamanho de peixes são referentes a comprimento, e o que pode estar importando para a ocupação da toca seja o diâmetro (largura) do indivíduo. Nesse caso, os diâmetros desses peixes de uma classe de comprimento maior que as tocas tendem a ser compatíveis com elas.

A atenção para o diâmetro das espécies em análises de uso de tocas já foi feita por Hixon and Beets (1993). Eles encontraram abundâncias maiores de indivíduos com tamanhos proporcionais ao diâmetro das tocas. Mas para essas análises tiveram de separar as moréias dos demais indivíduos grandes, e encontraram aumento de abundância delas em função do aumento de tocas pequenas. Com isso os autores discutem a importância da forma do corpo das espécies, cilíndrica no caso das moréias, e seus respectivos diâmetros, em vez de somente o comprimento das mesmas.

Apenas as classes de tamanho de 0-5 e 6-10cm foram registradas em *M. delalandii*. Mas somente a primeira apresentou correlação significativa com as classes de diâmetro das tocas (Fig. 2. 5). O interessante foi que isso aconteceu com três das classes de tocas. Levando em conta a função das tocas em oferecer refúgios aos indivíduos, elas podem ser mais necessárias em períodos iniciais, nesse caso de 0-5cm, da vida da espécie quando possuem maior suscetibilidade a predação (Doherty and Sale 1985; Demartini and Anderson 2007).

A escala de complexidade de habitat observada pode ser a causa da falta de encontro de relações dos parâmetros dos peixes com o habitat (Jones and Sims 1998). Espécies do gênero *Parablennius* são geralmente encontradas próximas ao substrato. O gênero fez parte das espécies mais abundantes do presente estudo e não demonstrou correlação significativa com qualquer uma das variáveis de habitat. Não

ter encontrado resposta pode ter ocorrido em função da escala de complexidade utilizada (Tyler et al. 2009) a qual podem estar respondendo melhor espécies maiores.

No presente estudo as correlações encontradas não apresentaram valores extremamente altos. Mas esse fato não o torna menos importante no sentido de contribuir para o conhecimento das relações peixe-habitat de costões rochosos. Isso porque os dados das variáveis de complexidade de habitat e os censos de peixes não foram coletados simultaneamente, e sim na mesma profundidade de cada local estudado (i.e. mesma área; ver matérias e métodos). Ou seja, a complexidade de habitat avaliada era aquela disponível para os peixes em determinado ambiente e não aquela que foi observada sendo diretamente utilizada por eles. Por esses atributos, os valores de correlações encontrados ganham outras proporções de interpretação e se tornam mais robustos. Além da complexidade estrutural, que geralmente atua em escalas pequenas, é reconhecido que outros fatores de escalas iguais (profundidade, cobertura de coral) e distintas (exposição hidrodinâmica, tamanho da ilha, distância da costa) influenciam nos parâmetros de riqueza de espécies e abundância das comunidades (Mellin et al. 2009; Tyler et al. 2009). Por esse motivo, um R^2 na ordem de 0,37 (densidade total em função do número de tocas), por exemplo, consideramos forte por se tratar apenas de uma das inúmeras variáveis existentes. Dessa forma, esse trabalho reforça mais uma vez a importância de se considerar a complexidade de habitat em estudos de comunidade de peixes recifais.

CONCLUSÕES

Encontramos que a variável número de tocas relacionou-se mais fortemente com os parâmetros de comunidade estudados. Relações entre peixe e habitat escalas dependentes (tamanho dos peixes *vs.* diâmetro das tocas) evidenciam a importância de estudos que contemplem a escala de complexidade adequada. Por outro lado, o índice de rugosidade, amplamente empregado em recifes de corais, deve ser utilizado com cautela, e de preferência como variável complementar ou secundária em estudos de comunidade de peixes de costão rochoso.

A densidade de grupos tróficos que vivem mais associados ao substrato apresentou correlações mais fortes com as variáveis de complexidade de habitat, mostrando a importância de análises particionadas dentro das comunidades.

REFERÊNCIAS

- Brasil (2000) Lei 9985 de 18 de Julho de 2000. Sistema Nacional de Unidades de Conservação (SNUC)
- Brock VE (1954) A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *J Wildlife Manage* 18:297–308
- Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302–1310
- Craig MT, Hastings, PA (2007) A molecular phylogeny of the groupers of the subfamily Epinephelinae (Serranidae) with a revised classification of the Epinephelini. *Ichthyological Research* 54:1–17
- Darwin CR (1859) On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London
- DeMartini EE, Anderson TW (2007) Habitat associations and aggregation of recruit fishes on Hawaiian coral reefs. *Bull Mar Sci* 81:139–152
- Doherty PJ, Sale PF (1985) Predation on juvenile coral reef fishes: an exclusion experiment. *Coral Reefs* 4:225–234
- Ferreira CEL, Gonçalves JEA, Coutinho R (2001) Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environ Biol Fishes* 61:353–369
- Ferreira CEL, Floeter SR, Gasparini JL, Joyeux JC, Ferreira BP (2004) Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *J Biogeogr* 31:1093–1106
- Floeter SR, Krohling W, Gasparini JL, Ferreira CEL, Zalmon I (2007) Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. *Environ Biol Fishes* 78:147–160
- Friedlander AM, Parrish JD (1998) Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *J Exp Mar Biol Ecol* 224:1–30

Friedlander AM, Brown EK, Jokiel PL, Smith WR, Rodgers KS (2003) Effects of habitat, wave exposure, and marine protected area status on coral reef fish assemblages in the Hawaiian archipelago. *Coral Reefs* 22:291–305

Friedlander AM, Brown E, Monaco ME (2007) Defining reef fish habitat utilization patterns in Hawaii: comparisons between marine protected areas and areas open to fishing. *Mar Ecol Progr Ser* 351:221–233

Froese R, Pauly D (2005) FishBase: World Wide Web electronic publication

Gratwicke B, Speight MR (2005a) The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *J Fish Biol* 66:650–667

Gratwicke B, Speight MR (2005b) Effects of habitat complexity on Caribbean marine fish assemblages. *Mar Ecol Progr Ser* 292:301–310

Grober–Dunsmore R, Frazer TK, Lindberg WJ (2007) Reef fish and habitat relationships in a Caribbean seascape: the importance of reef context. *Coral Reefs* 26:201–216

Hixon MA, Beets JP (1993) Predation, prey refuges, and the structure of coral–reef fish assemblages. *Ecol Monogr* 63:77–101

Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Am Nat* 93:145–159

Johansen JL, Fulton CJ, Bellwood DR (2007) Avoiding the flow: refuges expand the swimming potential of coral reef fishes. *Coral Reefs* 26:577–583

Johansen JL, Bellwood DR, Fulton CJ (2008) Coral reef fishes exploit flow refuges in high-flow habitats. *Mar Ecol Progr Ser* 360:219–226

Jones GP, Sims C (1998) Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs. *Aust J Ecol* 23:287–297

Luckhurst BE, Luckhurst K (1978) Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Mar Biol* 49:317–323

Mellin C, Andréfouet S, Kulbicki M, Dalleau M, Vigliola L (2009) Remote sensing and fish–habitat relationships in coral reef ecosystems:

Review and pathways for systematic multi-scale research. *Mar Pollut Bull* 58:11–19

McCormick MI (1994) Comparison of field methods for measuring surface topography and their associations with a tropical reef fish assemblage. *Mar Ecol Progr Ser* 112:87–96.

McKenna Jr. JE (1997) Influence of Physical Disturbance on the Structure of Coral Reef Fish Assemblages in the Dry Tortugas. *Caribb J Sci* 33:82–97

Ohman MC, Rajasuriya A (1998) Relationships between habitat structure and fishes communities on coral and sandstone reefs. *Environ Biol Fishes* 53:19–31

Purkis SJ, Graham NAJ, Riegl BM (2008) Predictability of reef fish diversity and abundance using remote sensing data in Diego Garcia (Chagos Archipelago). *Coral reefs* 27:167–178

Roberts CM, Ormond RFG (1987) Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Mar Ecol Progr Ser* 41:1–8

Rosenzweig ML (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge

Shima JS, Osenberg CW, St Mary CM (2008) Quantifying site quality in a heterogeneous landscape: recruitment of a reef fish. *Ecology* 89:86–94

Tyler EHM, Speight MR, Henderson P, Manica A (2009) Evidence for a depth refuge effect in artisanal coral reef fisheries. *Biol Conserv* 142:652–667

Wilson SK, Graham NAJ, Polunin NVC (2007) Appraisal of visual assessments of habitat complexity and benthic composition on coral reefs. *Mar Biol* 151:1069–1076

Apêndice A: Dados de média do índice de rugosidade, número de tocas total, número de tocas <10cm e número de tocas >10cm por estrato de profundidade de cada local estudado.

Local	Profundidade (metros)	Rugosidade	Número de tocas		
			Total	<10cm	>10cm
Galé Lili	3 - 5	1,76	19,00	4,25	14,75
Galé Lili	9 - 11	1,46	12,50	4,00	8,50
Galé Toca Salema	3 - 5	1,64	62,75	22,75	40,00
Galé Toca Salema	9 - 11	1,27	3,75	1,75	2,00
Arvoredo Rancho Norte	3 - 5	1,67	24,25	9,00	15,25
Arvoredo Rancho Norte	9 - 11	1,20	0,00	0,00	0,00
Arvoredo Saco da Água	3 - 5	1,84	39,50	3,75	24,50
Arvoredo Saco da Água	9 - 11	1,57	24,75	7,25	14,25
Arvoredo Saco do Capim	3 - 5	1,96	28,50	9,00	30,25
Arvoredo Saco do Capim	9 - 11	1,72	21,50	12,75	12,00
Deserta Norte	3 - 5	1,71	28,00	7,25	20,50
Deserta Norte	9 - 11	1,60	21,25	3,50	17,75
Deserta Norte	14 - 16	1,50	31,75	5,50	26,25
Ilha do Campeche Norte	3 - 5	1,76	48,75	26,50	22,25
Ilha do Campeche Norte	9 - 11	1,64	21,25	8,00	13,25
Ilha do Campeche Norte	14 - 16	1,41	12,50	6,50	6,00
Ilha do Campeche Sul	3 - 5	1,77	9,00	0,00	9,00
Ilha do Campeche Sul	9 - 11	1,54	12,50	2,75	9,50
Moleques do Sul	3 - 5	1,69	13,00	2,50	10,50
Moleques do Sul	9 - 11	1,75	12,75	2,50	10,25
Moleques do Sul	14 - 16	1,56	10,67	2,00	8,67

Apêndice B: Lista das espécies encontradas, grupo trófico e densidade e biomassa médias por 40m².

Família	Espécie	Grupo trófico	Densidade média/40m ²	Biomassa média (g)/40m ²
Acanthuridae	<i>Acanthurus bahianus</i>	HVAG	0,0032	0,0024
	<i>Acanthurus chirurgus</i>	HVAG	0,0587	7,1844
Batrachoididae	<i>Porichthys porosissimus</i>	CIM	0,0095	0,1624
Blenniidae	Blenniidae	ONIAS	0,0398	0,0140
	<i>Hypleurochilus fissicornis</i>	CIMAS	0,1935	0,3802
	<i>Ophioblennius trinitatis</i>	HTER	0,0429	0,7854
	<i>Parablennius marmoratus</i>	ONIAS	3,6627	8,4723
	<i>Parablennius marmoratus</i>	ONIAS	2,2000	8,9800
	<i>Parablennius pilicornis</i>	ONIAS	1,2450	0,3915
	<i>Parablennius</i> spp.	ONIAS	0,0139	0,0532
	<i>Scartella cristata</i>	HTER	0,0116	0,0700
	<i>Bothus ocellatus</i>	CAR	0,1563	39,9124
	<i>Caranx crysos</i>	PISC	0,1859	9,8449
Carangidae	<i>Pseudocaranx dentex</i>	PLA	0,0156	2,6858
	<i>Seriola rivoliana</i>	PISC	0,0824	13,4785
	<i>Centropomus undecimalis</i>	PISC	0,0217	0,0025
Centropomidae	<i>Emblemariopsis signifera</i>	CIMAS	1,0124	43,8268
Chaenopsidae	<i>Chaetodon sirtatus</i>	CIS	0,0037	41,8791
Chaetodontidae	<i>Diodon hystrix</i>	CIS	0,0183	1,0508
Diodontidae	<i>Chaetodipterus faber</i>	CIM	0,0053	2,3813
Ephippidae	<i>Fistularia tabacaria</i>	PISC	3,0965	45,7717
Fistulariidae	<i>Coryphopterus</i> spp.	ONIAS	0,0302	0,0047
Gobiidae	<i>Ctenogobius saepapallens</i>	CIMAS		

Continua...

Família	Espécie	Grupo trófico	Densidade média/40m²	Biomassa média (g)/40m²
Continuação				
Haemulidae	<i>Anisotremus surinamensis</i>	CIM	0,1288	17,5911
	<i>Anisotremus virginicus</i>	CIM	1,6884	262,6636
	<i>Haemulon aurolineatum</i>	CIM	17,9040	370,7187
	<i>Haemulon parra</i>	CIM	0,0087	0,1930
	<i>Haemulon steindachneri</i>	CIM	0,3250	31,0416
	<i>Orthopristis ruber</i>	CIM	2,4961	16,0431
	<i>Holocentrus adscensionis</i>	CIM	0,2991	32,8184
Holocentridae	<i>Myripritis jacobus</i>	CIM	0,0087	0,0865
	<i>Kyphosus</i> spp.	HVAG	1,2135	440,9186
Kyphosidae	<i>Bodianus pulchellus</i>	CIM	0,0037	1,1475
Labridae	<i>Bodianus rufus</i>	CIM	0,1756	15,4855
	<i>Halichoeres poeyi</i>	CIM	0,1940	10,6455
	<i>Thalassoma noronhanum</i>	PLA	0,0032	0,0005
Labrisomidae	<i>Labrisomus nuchipinnis</i>	CIMAS	0,0341	0,2699
	<i>Labrisomus</i> spp.	CIMAS	0,0048	0,0007
	<i>Malacoctenus delalandii</i>	CIMAS	1,3811	5,6566
	<i>Starksia</i> spp.	CIMAS	0,0095	0,0013
Lutjanidae	<i>Lutjanus analis</i>	CAR	0,0053	2,0350
	<i>Ocyurus chrysurus</i>	CAR	0,0069	0,2008
	<i>Rhomboplites aurorubens</i>	PISC	0,4361	7,7370
Malacanthidae	<i>Malacanthus plumieri</i>	CAR	0,0119	0,7315
Monacanthidae	<i>Stephanolepis hispidus</i>	ONI	1,3060	108,6849
Mullidae	<i>Pseudupeneus maculatus</i>	CIM	0,7740	15,5146
				Continua...

Família	Espécie	Grupo trófico	Densidade média/40m²	Biomassa média (g)/40m²
Continuação				
Ogcocephalidae	<i>Ogcocephalus vespertilio</i>	CIM	0,0149	1,4855
Ophichthidae	<i>Myrichthys ocellatus</i>	CIM	0,0113	0,6122
Ostraciidae	<i>Acanthostracion</i> spp.	ONI	0,0164	0,0018
Pomacanthidae	<i>Holacanthus ciliaris</i>	CIS	0,0043	1,6521
	<i>Holacanthus tricolor</i>	CIS	0,0108	0,8528
	<i>Pomacanthus paru</i>	CIS	0,0896	55,3681
	<i>Abudefduf saxatilis</i>	ONI	6,5605	198,5593
	<i>Chromis jubauna</i>	PLA	0,0218	0,1322
	<i>Chromis multilineata</i>	PLA	0,4963	15,1671
	<i>Stegastes fuscus</i>	HTER	5,8624	155,7451
	<i>Stegastes pictus</i>	ONI	0,0197	0,0528
	<i>Stegastes variabilis</i>	HTER	0,2758	2,1515
Scaridae	<i>Cryptotomus roseus</i>	HVAG	0,1796	2,8329
	<i>Scarus trispinosus</i>	HVAG	0,0224	0,0259
	<i>Scarus zelindae</i>	HVAG	0,0130	0,9222
	<i>Sparisoma amplum</i>	HVAG	0,0169	0,0534
	<i>Sparisoma axillare</i>	HVAG	0,0313	0,4540
	<i>Sparisoma frondosum</i>	HVAG	0,0513	8,4599
	<i>Sparisoma radians</i>	HVAG	0,3174	5,9335
	<i>Sparisoma tuupiranga</i>	HVAG	0,0333	0,3852
Sciaenidae	<i>Odontoscion dentex</i>	CAR	1,0349	84,6508
	<i>Pareques acuminatus</i>	CIM	0,3488	8,7353
Scorpaenidae	<i>Scorpaena</i> spp.	CIM	0,0152	0,0722
				Continua...

Família	Espécie	Grupo trófico	Densidade média/40m²	Biomassa média (g)/40m²
Continuação				
Serranidae	<i>Diplectrum radiale</i>	CAR	0,1593	0,4179
	<i>Dules auriga</i>	CAR	0,1262	2,7832
	<i>Hyporthodus niveatus*</i>	CAR	0,3077	16,3529
	<i>Mycteroperca acutirostris</i>	PISC	0,4558	40,8209
	<i>Mycteroperca bonaci</i>	PISC	0,0226	0,3740
	<i>Mycteroperca interstitialis</i>	PISC	0,0095	0,1105
	<i>Mycteroperca marginata*</i>	CAR	1,1026	129,3634
	<i>Mycteroperca microlepis</i>	PISC	0,0053	4,9945
	<i>Paranthias furcifer</i>	PLA	0,0233	0,1162
	<i>Serranus atrobranchus</i>	CIM	0,0204	0,4224
	<i>Serranus baldwini</i>	CIM	0,0159	0,1105
	<i>Serranus flaviventris</i>	CIM	0,0990	2,3234
	<i>Archosargus rhomboidalis</i>	HVAG	0,0032	2,6627
Sparidae	<i>Diplodus argenteus</i>	ONI	16,1070	881,4453
	<i>Pagrus pagrus</i>	CIM	0,0271	3,3249
Sphyraenidae	<i>Sphyraena</i> spp.	PISC	0,3338	0,3746
Synodontidae	<i>Synodus synodus</i>	PISC	0,0603	3,0627
Tetraodontidae	<i>Canthigaster figueiredoi</i>	CIS	0,0209	0,4214
	<i>Sphoeroides greeleyi</i>	CIS	0,0169	0,2817
	<i>Sphoeroides spengleri</i>	CIS	1,6852	26,9640
	<i>Sphoeroides testudineus</i>	CIS	0,0063	0,2389

Grupos tróficos: CAR = Carnívoros; PISC = Piscívoros; CIM = Comedores de invertebrados móveis; CIMAS = Comedores de invertebrados móveis associados ao substrato; CIS = Comedores de invertebrados sésseis; PLA = Plancívoros; ONI = Onívoro; ONIAS = Onívoro associado ao substrato; HVAG = Herbívoros vagueadores; HTER = Herbívoros territoriais.

*Classificação segundo Craig and Hastings 2007

CAPÍTULO 3 - DEPTH DISTRIBUTION OF ROCKY REEF FISHES ALONG THE BRAZILIAN COAST

FORMATADO SEGUNDO JOURNAL OF FISH BIOLOGY

DEPTH DISTRIBUTION OF ROCKY REEF FISHES ALONG THE BRAZILIAN COAST

SILVEIRA M.^{1*}, BARNECHE D.R.¹, DINSLAKEN D.F.¹, LUIZ O.J.^{2,3}, KRAJEWSKI J.P.³, PENAS C.S.⁴, AND FLOETER S.R.¹

¹ Lab. de Biogeografia e Macroecologia Marinha, Departamento de Ecologia e Zoologia, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, SC, 88010-970, Brazil

² Computational Ecology Group, Department of Biological Sciences, Macquarie University, Sydney, NSW, 2023, Australia

³ Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, 13083-970, Brazil

⁴ Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal e Ecoloxía, Universidade da Coruña, Campus da Zapateira s/n, E-15071 A Coruña, Spain

*Corresponding author, email: marcelo.silveira@icmbio.gov.br

ABSTRACT: Reef fish populations were surveyed at different depths in six sites along the Brazilian coast and one oceanic island. Photosynthetic radiation (which directly influences algal productivity) and hydrodynamism are generally considered major variables that influence reef fish depth distribution. Herbivorous and certain omnivorous that also forage on algae were more abundant in shallow zones. Physical turbulence is strongest within the first 8m and apparently limits fish with certain swimming abilities to deeper areas. Colder water derived from upwelling in deeper parts of the reefs also seems to be limiting many tropical species in the southwestern and south Brazil. Although there are correlations between fish populations and depth, data are insufficient to enable more definitive conclusions to be drawn. Most reef fishes are versatile and distributed widely over the

reef, however, some are restricted to a given depth stratum and, hence, may be used to characterize those habitats.

Keywords: southwestern Atlantic, trophic groups, hydrodynamic turbulence, swimming ability, upwelling.

INTRODUCTION

Some studies tried to evaluate the effects of depth in the distribution of reef fish assemblages (Thresher & Colin, 1986; Olavo et al., 2007), however detailed depth patterns and its causes remain a matter of debate (e.g. Fasola et al., 1997; Srinivasan, 2003; Brokovich et al., 2008). Some environmental factors vary vertically with depth and could restrict the distribution of organisms to different depth zones (Lalli & Parsons, 1997). In the case of shallow reef zones, variations in primary productivity (Russ, 2003), temperature (Leichter & Miller, 1999; Oliveira et al., 2008), hydrodynamic turbulence (Craig & Banner, 1994; McGehee, 1994; Bekkby et al., 2008) and habitat complexity (Capítulo 1) were detected within a scale of tens of meters, normally presenting a negative correlation with depth .

While some environmental conditions, like greater primary productivity, may favor the occurrence of certain fishes (Russ, 2003), others, like sheltered portions within the environment, offer less resistance to fish swimming and therefore reduces the energetic expenditure of fishes living in it. Recent studies have demonstrated that the interaction between water flux and swimming capability of different fish species may determine their distribution on the reef (Bellwood & Wainwright 2001; Fulton et al., 2001; Johansen et al., 2008).

Likewise, distinct nutritional needs, behavior and morphology may reflect vertical distribution patterns related to primary productivity and water flux. Herbivorous fishes, for example, seem to be more abundant in shallower coral reef zones where the primary productivity of algae is greater (Russ, 2003; Fox & Bellwood, 2007). Nevertheless, these fish are found in greater abundances at the reef crest and this may be either due to reduced water flux (Fox & Bellwood, 2007) or greater productivity (Russ, 2003).

Different approaches have been used in the analyses of the vertical distribution of the reef ichthyofauna: focused on specific species (Fasola et al., 1997; Ferreira et al., 2001), genera (Sala & Ballesteros, 1997), or families (Brokovich et al., 2008), or even size classes within a

population (La Mesa *et al.*, 2002). Although the causes for the vertical distribution of herbivorous fishes have been better studied in coral reefs (Fox & Bellwood, 2007), little attention has been given to the possible depth influence on the distribution of other trophic groups.

Considering that recent studies have shown changes in the trophic structure of reef fishes along the latitudinal gradient (Ferreira *et al.*, 2004; Floeter *et al.*, 2004), this work addressed the following questions: What is the influence of depth in the vertical distribution of reef fish trophic groups distributed along a large latitudinal gradient, i.e. the Brazilian coast? What is the influence of latitude on different trophic groups related to their depth distributions?

MATERIALS AND METHODS

Study sites

One oceanic island and six coastal islands were studied along the Brazilian coast (Fig. 3. 1): (a) Fernando de Noronha Archipelago, off NE coast of Brazil (Marine Park) (see Garla *et al.*, 2006; Bonaldo *et al.*, 2007 for site description); (b) Escalvada and Três Ilhas (both not protected) (Floeter *et al.*, 2007), at Espírito Santo State, SE Brazil; (c) Laje de Santos (Marine Park) (Luiz *et al.*, 2008) at São Paulo State, SE Brazil; (d) Deserta (no take zone), Campeche and Moleques do Sul Archipelago (both not protected) at Santa Catarina State, S Brazil (Barneche *et al.*, 2009).

One site at each island was elected for the study based on the maximum depth attained. All sites are rocky reefs in which the maximum depth attained at least 15 meters so we studied three depth strata: shallow (5 m), medium (10 m) and deep (15 m).

Fish census and trophic categorization

In each depth strata eight to ten visual censuses using line transects (20x2 m = 40m²) were performed (see Floeter *et al.*, 2007 for details). All species were classified into trophic groups according to Ferreira *et al.* (2004). Trophic groups were as follows: territorial herbivores, roving herbivores, sessile invertebrate feeders, mobile invertebrate feeders, planktivores, omnivores, carnivores and piscivores.

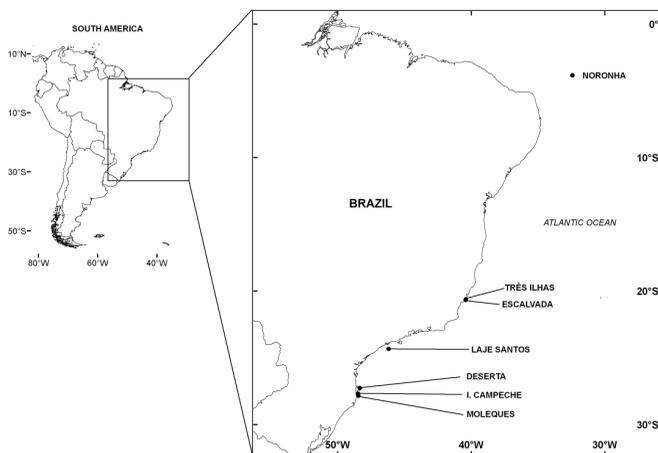


Figura 3. 1 - Studied islands along Brazilian coast.

Statistical analyses

One way ANOVA was used to test differences in mean density and richness per 40m² between different depth strata within an island. Density data were log transformed to achieve normality (Underwood, 1997). Whenever ANOVA showed differences between the means, *post hoc* multiple mean comparisons Student-Newman-Keuls (SNK) test was conducted to detect differences among means (Zar, 1999). The relative abundance of the three most representative species within selected trophic groups was analyzed.

RESULTS

Trophic groups

The relative abundance of trophic groups differed among localities (Fig. 3. 2). At Fernando de Noronha Archipelago and Espírito Santo, a greater proportion of roving herbivores (ROVH) was noticed when compared to other localities. Mobile invertebrate feeders (MINV) were the most abundant group of most islands. Planktivores (PLA) were very expressive at F. de Noronha, Laje de Santos and Escalvada, being

the most representative at the former. The dominance of omnivores (OMNI) highlighted Campeche and Moleques do Sul from the rest. Macrocarnivores (MCAR = carnivores + piscivores) were proportionally the most representative at Moleques do Sul. Territorial herbivores (THER), in general, showed smaller relative abundance being more representative at F. de Noronha, Laje de Santos and Deserta. Sessile invertebrate feeders (SINV) were not an overall abundant group.

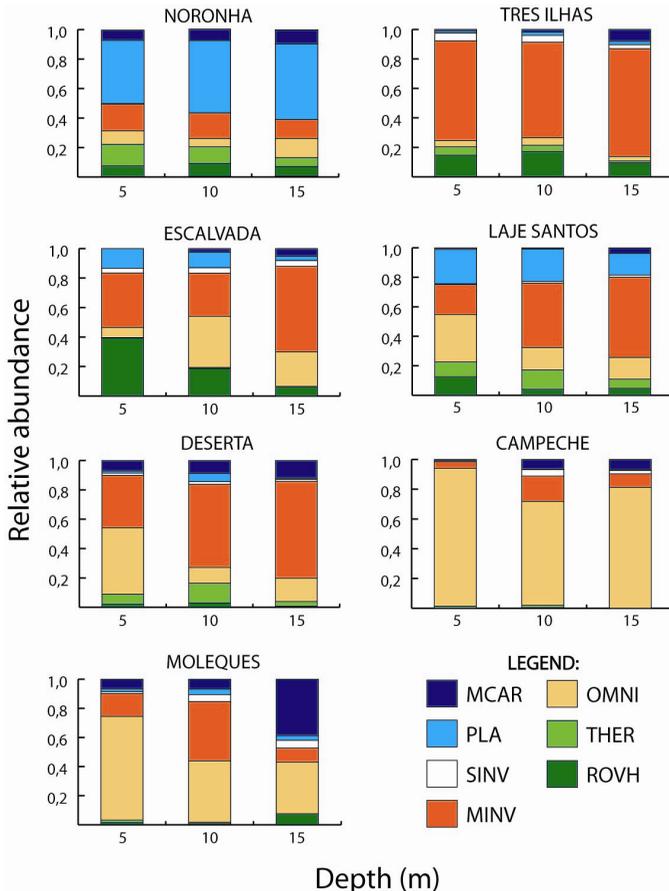


Figure 3. 2 - Relative abundance of trophic groups in each depth at the studied sites.

Trophic groups: MCAR = macrocarnivores, (carnivores+piscivores), PLA = planktivores, SINV = sessile invertebrate feeders, MINV = mobile invertebrate feeders, OMNI = omnivores, THER = territorial herbivores, ROVH = roving herbivores.

Only the sessile invertebrate feeders did not show significant differences in mean density between the depth strata in any studied island (Fig. 3). All other trophic groups showed differences in mean density among depths, though not at all sites (Fig. 4). Territorial herbivores mean density showed significant differences in almost all studied sites but Escalvada. They seemed to be more abundant at shallower depths (shallow and medium *vs.* deep) while differences between shallow and medium strata were only observed at Moleques do Sul. Differences in mean density of roving herbivores were only noticed at Escalvada and Laje de Santos, being more abundant in the shallow stratum at both sites. Only Noronha and Três Ilhas showed no significant differences between depth strata for omnivorous fishes. At Laje de Santos and Santa Catarina islands, omnivores tended to concentrate at shallower depths while at Escalvada they most occurred at deep stratum (Fig. 3) as they did in F. de Noronha, although not significant in the latter. Três Ilhas was the only site to show differences between depth strata for planktivores, where they most occurred at the deep. The mobile invertebrate feeders (MINV) showed significant differences between depth strata at Três Ilhas, Escalvada and Moleques do Sul, being more representative at the deep stratum but at the latter, where they most occurred at shallower (shallow and medium) depths. Carnivores were significantly more abundant at medium and deep strata at Três Ilhas and Escalvada, and Campeche (Figs. 2 and 4). Differences in the abundance of piscivores were only observed at F. de Noronha, where the group increased its abundance towards the deep (Fig. 4). However the highest mean (found at 'deep') was lower than 1 individual/40m², highlighting the low representativeness of piscivores at this site.

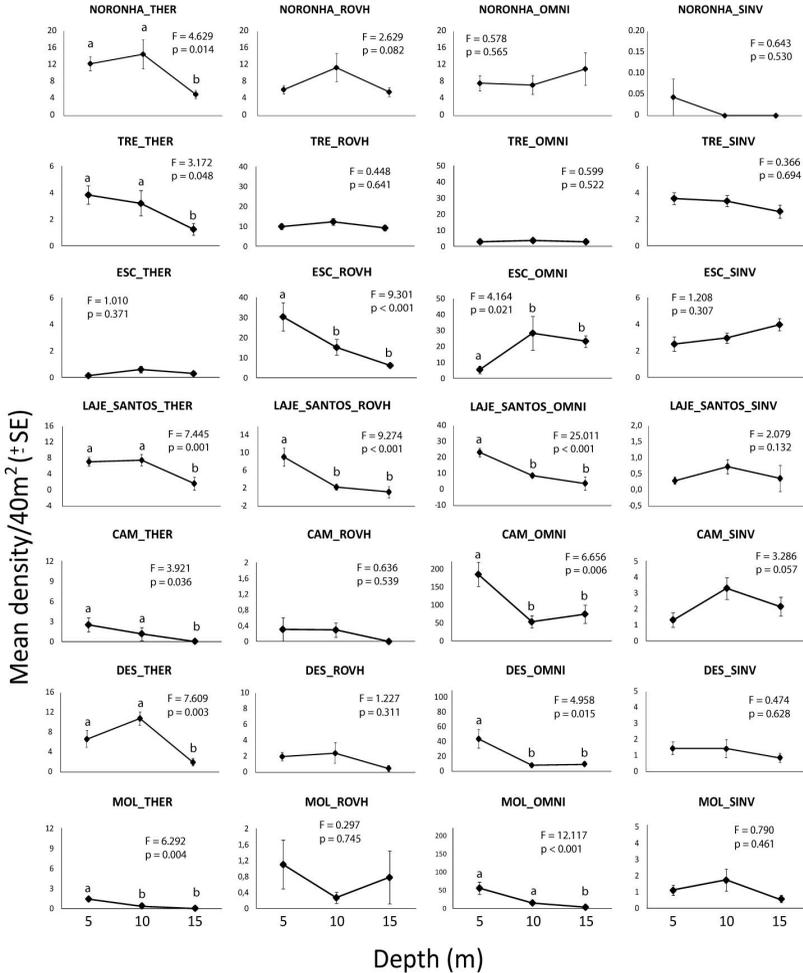


Figura 3. 3 - Mean density/40m² of different trophic groups in each depth at the studied sites.

Trophic groups: THER = territorial herbivores, ROVH = roving herbivores, OMNI = omnivores, SINV = sessile invertebrate feeders. Sites: TRE = Três Ilhas, ESC = Escalvada, LAJE = Laje de Santos, CAM = Ilha do Campeche, DES = Ilha Deserta, MOL = Ilha Moleques do Sul.

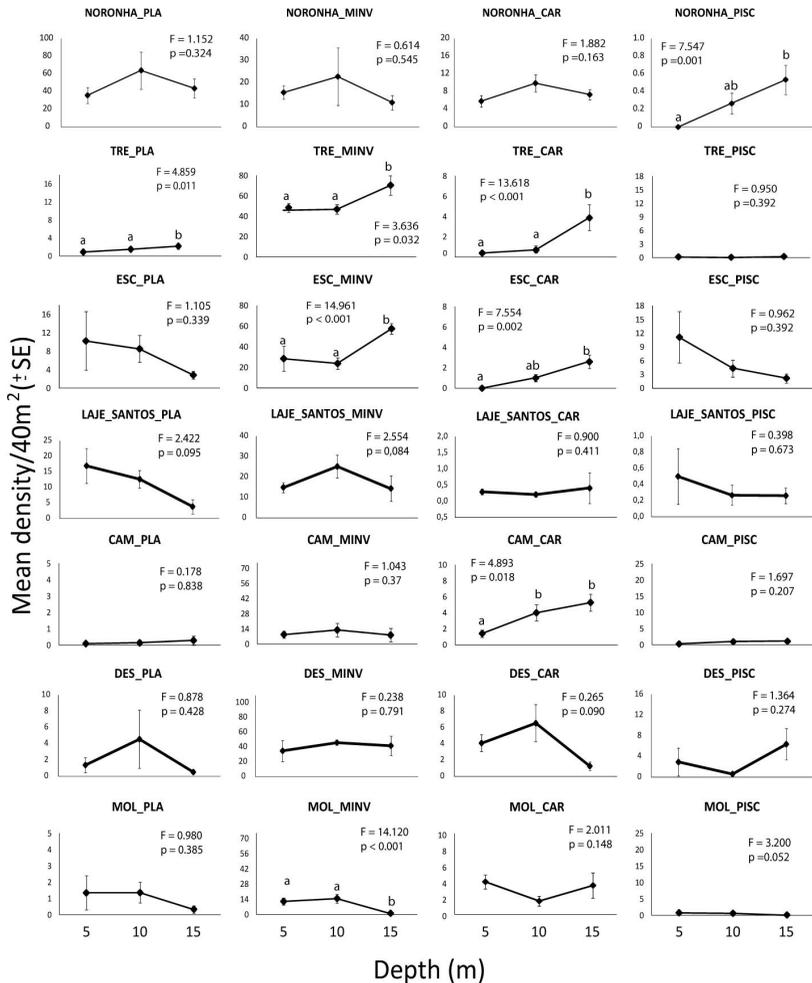


Figure 3. 4 - Mean density/40m² of different trophic groups in each depth at the studied sites.

Trophic groups: PLA = planktivores, MINV = mobile invertebrate feeders, CAR = carnivores, PISC = piscivores. Sites: TRE = Três Ilhas, ESC = Escalvada, LAJE = Laje de Santos, CAM = Ilha do Campeche, DES = Ilha Deserta, MOL = Ilha Moleques do Sul.

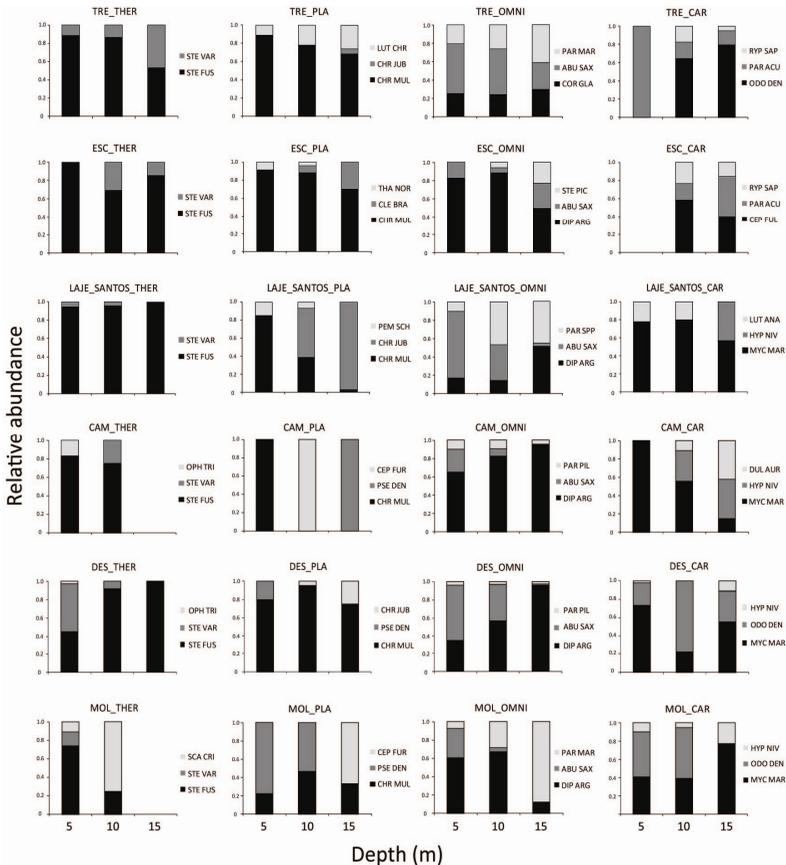


Figure 3.5 - Relative abundance of most abundant species for selected trophic groups in each depth at studied sites.

Trophic groups: THER = territorial herbivores, PLA = planktivores, OMNI = omnivores, CAR = carnivores. Species: ABU SAX = *Abudefduf saxatilis*, CEP FUL = *Cephalopholis fulva*, CEP FUR = *Cephalopholis furcifer*, CHR JUB = *Chromis jubauna*, CHR MUL = *Chromis multilineata*, CLE BRA = *Clepticus brasiliensis*, COR GLA = *Coryphopterus glaucofraenum*, DIP ARG = *Diplodus argenteus*, DUL AUR = *Dules auriga*, HYP NIV = *Hyporthodus niveatus*, LUT ANA = *Lutjanus analis*, LUT CHR = *Lutjanus chrysurus*, MYC MAR = *Mycteroperca marginata*, ODO DEN = *Odontoscion dentex*, OPH TRI = *Ophioblennius trinitatis*, PAR ACU = *Pareques acuminatus*, PAR MAR = *Parablennius marmoratus*, PAR PIL = *Parablennius pilicornis*, PAR SPP = *Parablennius* spp., PEM SCH = *Pempheris schomburgkii*, PSE DEN = *Pseudocaranx dentex*, RYP SAP = *Rypticus saponaceus*, SCA CRI = *Scartella cristata*, STE FUS = *Stegastes fuscus*, STE PIC = *Stegastes pictus*, STE VAR = *Stegastes variabilis*, THA NOR = *Thalassoma noronhanum*.

Abundant species

The relative abundance of the most representative species in some trophic groups differed with depth (Fig. 5). *Stegastes fuscus* was the dominant species of territorial herbivores and together with *S. variabilis* was present at all coastal sites. *Stegastes variabilis* showed an increase in abundance towards the deep at ES islands while showing the opposite trend at Laje de Santos and SC islands. *Ophioblennius trinitatis* occurred only at the shallow at Campeche and Deserta.

Within the planktivores, *Chromis multilineata* occurred at all sites and was more abundant at shallower zones of the reef (shallow and medium). Its congeneric, *C. jubauna*, showed the opposite pattern in the sites it occurred, and was more abundant at the deep zone. The three most abundant planktivorous species may be segregating (see Fig. 5) with depth at Campeche (SC).

Abudefduf saxatilis was the only omnivore species present at all sites. The species showed a decrease in abundance towards the deep at all sites but Escalvada (ES). *Diplodus argenteus*, another abundant omnivore, occasionally showed the opposite pattern, increasing in abundance towards the deep.

Mycteroperca marginata was the most abundant species of carnivores at Laje de Santos and SC but differed in trends between each island. The most abundant species of carnivores at ES islands were *Cephalopholis fulva* at Escalvada and *Odontoscion dentex* at Três Ilhas. At Três Ilhas, both Scianidae species, *O. dentex* and *Pareques acuminatus*, showed inverse patterns of distribution with the former increasing and the latter decreasing with increasing depth.

Species richness

Two islands of south Brazil (SC State), Deserta and Moleques do Sul, showed a significant decrease in mean richness/40m² with increasing depth while coastal islands of ES showed the opposite pattern (Fig. 6). Moreover, a decrease in total richness was observed compared to ES and Laje de Santos islands.

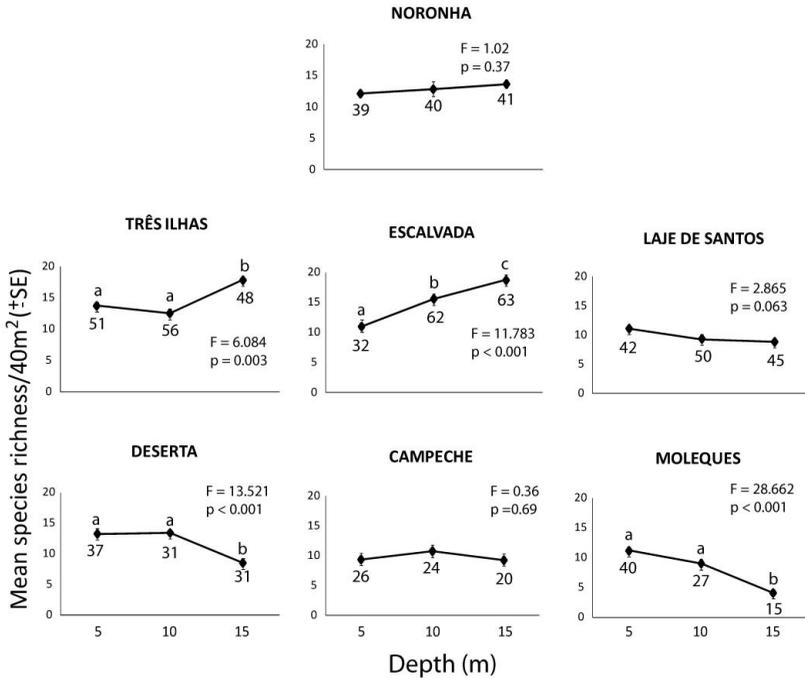


Figura 3.6 - Mean richness/40m² in each depth at studied sites. Letters indicate homogeneous groups (ANOVA-SNK). Numbers represent the actual total richness found in each depth.

DISCUSSION

The relative abundance of rocky reef fish trophic groups differed among the studied locations in a similar way described by Ferreira *et al.* (2004). However, for the first time, the effects of reef depth on the distribution of trophic groups and its interaction with latitudinal changes are presented.

The total proportion of herbivores (territorial and roving) declined steadily from lower to higher latitudes. This pattern was attributed to a physiological constraint in the digestive capabilities presented by tropical herbivorous fishes when living in colder water (Floeter *et al.*, 2005). In general, the proportion of herbivorous fishes also shows to decrease as depth increases in Brazilian rocky reefs. The greater abundance of both roving and territorial herbivores at shallow and intermediate depths reinforces the idea of primary productivity as a

driving factor for the occurrence of this group, as also observed by other studies (Ohman & Rajasuriya, 1998; Nagelkerken *et al.*, 2001; Russ 2003; Fox & Bellwood 2007; Brokovich *et al.*, 2008; Brokovich *et al.*, in press). The decrease of temperature with depth, however, is steeper on Brazilian subtropical rocky reefs than on tropical coral reefs elsewhere due to the intrusion of upwelling-derived cold water (Ferreira *et al.*, 1998; Luiz, 2009). Thus, an alternative hypothesis to the decrease in algal primary productivity is that the effects of temperature decrease with depth in subtropical rocky reefs mimics the effects of latitudinal gradients, therefore invoking the physiological constraints in algae digestibility as the main cause for herbivore decrease with depth. Further experimentation is needed to discern which of those hypotheses are likely to be the main factor structuring the depth distribution of herbivorous fishes on Brazilian rocky reefs.

Omnivorous fishes also present a decrease with depth in the southern localities analyzed. This group is characterized by being versatile in swift among animal and algae material use for food and thus we did not expect to find such pattern due to its high food flexibility (Behrens & Lafferty, 2007). The fact that the effect of depth on omnivores was noticeable only in the reefs subjected by cold water suggests a role of the temperature driving this pattern. Fishes of tropical origin tend to avoid cold waters for several reasons other than food availability (Graham, 1971; Coutant, 1987; Mora & Ospina, 2002) or alternatively, for some unknown reason, the omnivorous species found in the Brazilian rocky reefs have a preference to rely on a diet on algae in physiological optimal depth levels than turn to invertivory.

Other groups do not show a clear pattern of depth structure. The lack of spatial structure in the mobile invertebrate feeders (MINV) is generally attributed to their trophic versatility (Bellwood *et al.*, 2006). However, as Jones *et al.* (1991) pointed out, the lack of detailed studies of food items for MINV species could mask patterns of niche partitioning among them. Types of prey consumed are usually assigned to broad taxonomic categories, which usually do not allow inferences on their habitat or depth preferences (Jones *et al.*, 1991). Luiz (2009), for example, found that species of the genus *Halichoeres* and *Bodianus* (all of them MINVs) clearly segregate from their congeners by inhabiting different depth levels along the rocky reef, even though the author was not able to define what resources used by the species determine that structure. Although zoobenthivorous fish were shown to decrease with depth in the Caribbean (Nagelkerken *et al.*, 2001), the abundance of MINVs is generally not strongly related to any environmental factor

(Floeter *et al.*, 2007; Jones *et al.*; 1991).

Brokovich *et al.* (2008) observed a decrease in density for the family Serranidae down to 50m and then an increase until 65m. Our study showed distinct results, where top predators, the macrocarnivores (carnivores+piscivores), increased in abundance with depth. The same pattern was already described for Caribbean reefs (Nagelkerken *et al.*, 2001), however as our study this increase should take into account that our 'deep' is relatively shallow compared to Brokovich *et al.* (2008) depth range.

We observed a decrease in species richness with depth at sites subjected to strong upwelling influence (Luiz, 2009). However, sites with tropical affinities and less susceptible to upwelling showed the opposite pattern. Increase in species richness with depth was already reported in coral reefs at the Red Sea (Roberts & Ormond, 1987), Hawaii (Friedlander & Parrish, 1998) and Sri Lanka (Ohman & Rajasuriya, 1998). On the other hand, Tyler *et al.* (2009) realized that species abundance and richness respond differently depending on fishing pressure mainly due to greater richness of commercial species at shallow depths and the lack of influence of depth and fishing pressure on non-commercial species. Only Laje de Santos (SP) and Deserta (SC) are no-take zones in our survey. The latter showed differences in richness between depths, however non-protected coastal islands (Moleques do Sul and Campeche) showed the same trend. This may be due to the lack of protection effectiveness at this site (Floeter, pers. obs.). Although some studies confirm the idea that there is greater concentration of fish within deeper zones at fished sites (see Tyler *et al.*, 2009), other factors must be taken into account. In the present study, decrease in species richness with depth even in heavily fished islands may be a consequence of upwelling in subtropical reefs.

Where significant differences in density between depths were observed, the medium stratum always showed intermediate values, so the idea in which the medium depth represents an 'optimal' habitat was not supported. There was no evidence that this stratum can be considered a transition between shallow and deep strata, thus showing greater abundance (Brokovich *et al.*, 2008).

A possible hypothesis that some groups may be preferentially occurring at extreme studied depths (shallow and deep) seem to be applied at least to some groups. Even so, a transition environment between these depths may be occurring at non-studied deeper zones. Brokovich *et al.* (2008) suggest that there is such transition stratum at 30m at their studied site. However, little is known about this trend in

reefs shallower than 30m. Reefs with distinct maximum depths may be spatially “packing” their species in different ways.

Recruitment and post-recruitment processes should determine where certain species will preferentially occur. Species with small range of depth distribution generally survive and grow better at depths where they are most abundant. However, those with greater range of depth distribution tend to be more tolerant to different depth strata (Srinivasan, 2003). Some cases of depth segregation between species were observed in the present study (Fig. 5). Even so, this segregation pattern was not always consistent among the studied islands. Nevertheless, some cases were consistent between SC and SP and different at ES. Therefore it seems to be that there are patterns of species segregation according to depth along the Brazilian coast at some extent. Srinivasan (2003) argues that prey and predator depth distribution may influence the fitness and preference of a species at certain depth or that physical factors (e.g. water pressure, temperature and light intensity) determine the specific vertical distribution of larval settlement and therefore the adult population.

We observed a segregated depth distribution between *Diplodus argenteus* and *Abudefduf saxatilis* where both species seem to complement each other's density. Sympatric species of reef fish with similar habitat occurring at distinct vertical zones (segregated in steep reefs) were reported in the Mediterranean and East Atlantic and hydrodynamics was attributed as a determinant factor for this segregation (A. Palmeri, unpubl. data). Regarding the fact that species vertical segregation may be taking place at specific type of habitats (e.g. steep reefs; Millazo *et al.*, unpubl. data), we recommend that future studies consider other variables than depth.

The effect of depth (and other variables as habitat complexity and benthic cover) on reef fish community structure was already recognizable at the local scale (Mellin *et al.*, 2009). Verifying the influence of such variables on a broader geographic scale may shed light on diversity patterns, from local to regional (Friedlander *et al.*, 2003; Mellin *et al.*, 2009). In this sense, the present study showed the effect of depth on different trophic groups from the same regional pool (Brazilian province) of reef fish along a latitudinal scale.

A good deal of attention has been paid to the influence of habitat factors on the occurrence of species, trying to understand both species intrinsic biological factors that make them “choose” certain type or part of habitat (Sale *et al.*, 1984; Jones, 1988; Gutiérrez, 1998; Dahlgren & Eggleston, 2000; Kane *et al.*, 2009) and the capacity of this habitats to

allow the coexistence of different species at the same time (Wellenreuther *et al.*, 2007). Even so, factors such as fishing pressure may be obscuring or modifying patterns of local distribution of species and should be look at with good care (Tyler *et al.*, 2009).

CONCLUSIONS

The present study shows that depth itself does not explain the density distribution of rocky reef fish, especially in the relatively narrow depth range analyzed. Fasola *et al.* (1997) observed similar results with a few species presenting vertical segregation, but many with high overlap even in a wider depth range (0 to 42 m). Biotic and abiotic factors may interact differently in each studied island and probably puzzled the patterns of species vertical distribution, even though we found some latitudinal trends.

Herbivorous fish (and certain omnivorous that also forage on algae) were more abundant in shallow zones. Water turbulence is strongest within the first 8m and apparently limits fish with certain swimming abilities to deeper areas. Colder water derived from upwelling in deeper parts of the reefs also seems to be limiting many tropical species in the southeastern and south Brazil.

Southeastern and south Brazilian rocky reefs represent a distinct type of habitat for reef fish due to greater water turbidity, cold upwelling derived waters and therefore the results herein presented may not be comparable to others already described for coral reefs around the world. Future studies comparing localities on the northeastern coast of Brazil will help to solve if such differences should be attributed to habitat type (coral vs. rocky reefs) or to the Brazilian province itself.

Physical (structural complexity, type of reef, upwelling), biological (predator and prey abundance, benthic cover) and human factors (overfishing) as well as island geomorphology may modify the same potential depth habitat between different sites. Future broad scale studies concerned about the influence of all this factors on different trophic groups of reef fish will help to better understand such patterns.

While there are some correlations between fish populations and depth, data are insufficient to enable more definitive conclusions to be drawn. Most reef fishes are versatile and distributed widely over the reef, however, some are restricted to a given depth stratum and, hence, may be used to characterize those habitats.

REFERENCES

- Barneche, D. R., Anderson, A. B., Floeter S. R., Silveira, M., Dinslaken, D. F. & Carvalho-Filho, A. (2009). Ten new records of reef fish on the coast of Santa Catarina State, Brazil. *Marine Biodiversity Records* **2**, e143.
- Behrens, M. D. & Lafferty, K. D. (2007). Temperature and diet effects on omnivorous fish performance: implications for the latitudinal diversity gradient in herbivorous fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **64**, 867–873.
- Bekkby, T., Isachsen, P.E., Isæus, M. & Bakkestuen, V. (2008). GIS modelling of wave exposure at the seabed – a depth-attenuated wave exposure model. *Marine Geodesy* **31**(2), 117–127.
- Bellwood, D. R. & Wainwright, P. C. (2001). Locomotion in labrid fishes: implications for habitat use and cross-shelf biogeography on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs* **20**, 139–150.
- Bellwood, D. R., Wainwright, P. C., Fulton, C. J. & Hoey, A. S. (2006). Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* **273**, 101–107.
- Bonaldo, R. M., Krajewski, J. P., Sazima, C. & Sazima, I. (2007). Dentition damage in parrotfishes feeding on hard surfaces at Fernando de Noronha Archipelago, southwest Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* **342**, 249–254.
- Brokovich, E., Einbinder, S., Shashar, N., Kiflawi, M. & Kark, S. (2008). Descending to the twilight-zone: changes in coral reef fish assemblages along a depth gradient down to 65m. *Marine Ecology Progress Series* **371**, 253–262.
- Brokovich, E., Ayalon, I., Einbinder, S., Segev, N., Shaked, Y., Genin, A., Kark, S. & Kiflawi, M. Grazing pressure declines across a significant depth gradient in coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*. in press.
- Coutant C. (1987). Thermal preference: when does an asset become a

liability? *Environmental Biology of Fishes* 18, 161–172.

Craig, P. D. & Banner, M. L. (1994). Modeling wave-enhanced turbulence in the ocean surface layer. *Journal of Physical Oceanography* 24, 2546–2559.

Dahlgren, C. P. & Eggleston, D. B. (2000). Ecological processes underlying ontogenetic habitat shifts in a coral reef fish. *Ecology* 81(8), 2227–2240.

Fasola, M., Canova, L., Foschi, F., Novelli, O. & Bressan, M. (1997). Resource use by a Mediterranean rocky slope fish assemblage. *Marine Ecology* 18, 51–66.

Ferreira, C. E. L., Peret, A. C. & Coutinho, R. (1998). Seasonal grazing rates and food processing by tropical herbivorous fishes. *Journal of Fish Biology* 53(A), 222–235.

Ferreira, C. E. L., Gonçalves, J. E. A. & Coutinho, R. (2001). Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environmental Biology of Fishes* 61, 353–369.

Ferreira, C. E. L., Floeter, S. R., Gasparini, J. L., Joyeux, J. C. & Ferreira, B. P. (2004). Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography* 31, 1093–1106.

Floeter, S. R., Ferreira, C. E. L., Dominici-Arosemena, A. & Zalmon, I. (2004). Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: trophic structure and spatial use patterns. *Journal of Fish Biology* 64, 1680–1699.

Floeter, S. R., Behrens, M. D., Ferreira, C. E. L., Paddock, M. J. & Horn, M. H. (2005). Geographical gradients of marine herbivorous fishes: patterns and processes. *Marine Biology* 147, 1435–1447.

Floeter, S. R., Krohling, W., Gasparini, J. L., Ferreira, C. E. L. & Zalmon, I. (2007). Reef fish community structure on coastal islands of the southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. *Environmental Biology of Fishes* 78, 147–160.

Fox, R. J. & Bellwood, D. R. (2007). Quantifying herbivory across a

coral reef depth gradient. *Marine Ecology Progress Series* 339, 49–59.

Fulton, C. J., Bellwood, D. R. & Wainwright, P. C. (2001). The relationship between swimming ability and habitat use in wrasses (Labridae). *Marine Biology* 139, 25–33.

Friedlander, A. M. & Parrish, J. D. (1998). Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 224, 1–30.

Friedlander, A. M., Brown, E. K., Jokiel, P. L., Smith, W. R. & Rodgers K. S. (2003). Effects of habitat, wave exposure, and marine protected area status on coral reef fish assemblages in the Hawaiian archipelago. *Coral Reefs* 22, 291–305.

Garla, R. C., Chapman, D. D., Wetherbee, B. M. & Shivji, M. (2006). Movement patterns of young Caribbean reef sharks, *Carcharhinus perezi*, at Fernando de Noronha Archipelago, Brazil: the potential of marine protected areas for conservation of a nursery ground. *Marine Biology* 149, 189–199.

Graham J. B. (1971). Temperature tolerance of some close related tropical Atlantic and Pacific fish species. *Science* 172, 861–863.

Gutiérrez, I. (1998). Habitat selection by recruits establishes local patterns of adult distribution in two species of damselfishes: *Stegastes dorsopunicans* and *S. planifrons*. *Oecologia* 115, 268–277.

Johansen, J. L., Bellwood, D. R. & Fulton, C. J. (2008). Coral reef fishes exploit flow refuges in high-flow habitats. *Marine Ecology Progress Series* 360, 219–226.

Jones, G. P. (1988). Experimental evaluation of the effects of habitat structure and competitive interactions on the juveniles of two coral reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 123, 115–126.

Jones, G. P., Ferrell, D. J. & Sale, P. F. (1991). Fish predation and its impact on the invertebrates of coral reefs and adjacent sediments. In: *The ecology of fishes on coral reefs*. (Sale, P. F. ed.), pp 156–179. San Diego: Academic Press.

Kane, C. N., Brooks, A. J., Holbrook, S. J. & Schmitt, R. J. (2009). The role of microhabitat preference and social organization in determining the spatial distribution of a coral reef fish. *Environmental Biology of Fishes* 84, 1–10.

La Mesa, G., Louisy, P. & Vacchi, M. (2002). Assessment of microhabitat preferences in juvenile dusky grouper (*Epinephelus marginatus*) by visual sampling. *Marine Ecology* 140, 175–185.

Lalli, C. M. & Parsons, T.R. (1997). *Biological Oceanography, An Introduction*. (2nd edition). Oxford: The Open University.

Leichter, J. J. & Miller, S. L. (1999). Predicting high-frequency upwelling: Spatial and temporal patterns of temperature anomalies on a Florida coral reef. *Continental Shelf Research* 19(7), 911–928.

Luiz, O. J., Carvalho-Filho, A., Ferreira, C. E. L., Floeter, S. R., Gasparini, J. L. & Sazima, I. (2008). The reef fish assemblage of the Laje de Santos Marine State Park, Southwestern Atlantic: annotated checklist with comments on abundance, distribution, trophic structure, mutualistic associations, and conservation. *Zootaxa* 1807, 1–25.

Luiz, O. J. (2009). *Composição e estrutura da comunidade de peixes recifais em relação a quatro variáveis ambientais no Parque Estadual Marinho da Laje de Santos, Estado de São Paulo*. MSc Thesis. Campinas: Universidade Estadual de Campinas.

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

Mellin, C., Andréfouet, S., Kulbicki, M., Dalleau, M. & Vigliola, L. (2009). Remote sensing and fish–habitat relationships in coral reef ecosystems: Review and pathways for systematic multi–scale research. *Marine Pollution Bulletin* 58, 11–19.

Millazo, M., Palmeri, A., Falcón, J. M., Badalamenti F., García-Charton J. A., Sinopoli M., Chemello R. & Brito A. Vertical distribution of two sympatric labrid species in the western Mediterranean and eastern Atlantic rocky subtidal: local shore topography does matter. *Marine Ecology Progress Series*, submitted.

Mora C. & Ospina A. F. (2002). Experimental effect of cold La Niña temperatures on the survival of reef fishes from Gorgona Island (eastern Pacific Ocean). *Marine Biology* 141, 789–793.

Nalgerkerken, I., Velde, G. van der & Morinière, C. de la. (2001). Fish feeding guilds along a gradient of bay biotopes and coral reef depth zones. *Aquatic Ecology* 35, 73–86.

Ohman, M. C. & Rajasuriya, A. (1998). Relationships between habitat structure and fishes communities on coral and sandstone reefs. *Environmental Biology of Fishes* 53, 19–31.

Olavo, G., Costa, P. A. S. & Martins, A. G. (2007). Estrutura de comunidades de peixes recifais na plataforma externa e talude superior da costa central brasileira: diversidade e distribuição batimétrica. In: *Biodiversidade da fauna marinha profunda na costa central brasileira*. (Costa, P. A. S., Olavo, G. & Martins, A. S. eds.), pp.15–43. Rio de Janeiro: Museu Nacional. (Série Livros n. 24).

Oliveira, G., Freire, A. S. & Bertuol, P. R. K. (2008). Reproductive biology of the slipper lobster *Scyllarides deceptor* (Decapoda: Scyllaridae) along the southern Brazilian coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 88, 1433–1440.

Roberts, C. M. & Ormond, R. F. G. (1987). Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology* 41, 1–8.

Russ, G. R. (2003). Grazer biomass correlates more strongly with production than with biomass of algal turfs on a coral reef. *Coral reefs* 22, 63–67.

Sala, E. & Ballesteros, E. (1997). Partitioning of space and food resources by three fish of the genus *Diplodus* (Sparidae) in a Mediterranean rocky infralittoral ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 152, 273–283.

Sale, P. F., Douglas, W. A. & Doherty, P. J. (1984). Choice of microhabitats by coral reef fishes at settlement. *Coral Reefs* 3, 91–99.

Srinivasan, M. (2003). Depth distributions of coral reef fishes: the influence of microhabitat structure, settlement, and post-settlement process. *Oecologia* 137, 76–84.

Tyler, E. H. M., Speight, M. R., Henderson, P. & Manica, A. (2009). Evidence for a depth refuge effect in artisanal coral reef fisheries. *Biological Conservation* 142, 652–667.

Thresher, R. E. & Colin, P. L. (1986). Trophic structure, diversity and abundance of fishes of the deep reef (30–300 m) at Enewetak, Marshall Islands. *Bulletin of Marine Science* 38, 253–272.

Underwood, A. J. (1997). *Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge: Cambridge University Press.

Wellenreuther, M., Barrett, P. T. & Clements, K. D. (2007). Ecological diversification in habitat use by subtidal triplefin fishes (Tripterygiidae). *Marine Ecology Progress Series* 330, 235–246.

Zar, J.H. (1999). *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice Hall.

CONCLUSÕES

No que concerne a metodologias de avaliação de complexidade de habitat constatou-se que atenção especial deve ser dada na aplicação em recifes rochosos de metodologias comumente utilizadas em recife de corais. Recomenda-se a utilização de estimativas visuais para tais avaliações em recifes rochosos, as quais mostraram ser apropriadas por agregarem feições distintas da heterogeneidade do habitat e exigirem menos tempo e pessoal.

Estudos em ambientes recifais que utilizem as variáveis de complexidade de habitat (i.e. rugosidade, número e tamanho de tocas) como explicativas devem considerar o fator profundidade no delineamento amostral. As diferenças encontradas nessas variáveis por estrato de profundidade mostram que ao se desconsiderar a profundidade pode-se estar mascarando o efeito da complexidade de habitat em comunidades.

A variável número de tocas foi a que se relacionou mais fortemente com os parâmetros de comunidade estudados, mostrando sua importância na complexidade estrutural de recifes rochosos. Relações entre peixe e habitat escalas dependentes – tamanho dos peixes vs. diâmetro das tocas – evidenciam a importância de estudos que contemplem a escala de complexidade de habitat adequada para que seja possível reconhecer sua funcionalidade em comunidades e/ou populações. Por outro lado, o índice de rugosidade, amplamente empregado em recifes de corais, deve ser utilizado com cautela, e de preferência como variável complementar ou secundária em estudos de comunidade de peixes de costão rochoso.

A densidade de grupos tróficos que vivem mais associados ao substrato apresentou correlações mais fortes com as variáveis de complexidade de habitat, mostrando a importância de análises particionadas dentro das comunidades.

A variável ambiental profundidade não foi suficiente para explicar a distribuição de densidade dos peixes ao longo da costa brasileira, o que pode ter sido fruto da pequena variação de profundidade analisada. Fasola *et al.* (1997), mesmo em intervalo de profundidade maior, de 0 a 42 metros, também encontraram muito pouca segregação das espécies a nível de profundidade, com alta sobreposição na distribuição das mesmas. Fatores bióticos e abióticos podem interagir diferentemente em cada ilha estudada e confundirem os padrões de distribuição vertical das espécies, embora tenham

possibilitado encontrar algumas tendências latitudinais.

Peixes herbívoros (e alguns onívoros que também se alimentam de algas) foram mais abundantes nas áreas mais rasas. Considerando que o hidrodinamismo é mais forte nos primeiros 8 metros de profundidade, peixes com habilidade de natação diferenciada podem estar sendo limitados às áreas mais profundas. Água fria na parte mais funda do recife derivada de ressurgência também pode estar limitando a ocorrência de espécies tropicais no sudeste e sul do Brasil.

Mesmo que se tenham encontrado algumas correlações entre populações de peixes e profundidade, os dados foram insuficientes para conclusões mais definitivas. Embora grande parte dos peixes recifais seja versátil e possua distribuição ampla no recife, alguns são restritos a determinado estrato de profundidade, o que pode ser usado para caracterizar esses habitats.

Essa dissertação contribuiu para preencher lacunas do conhecimento sobre peixes de costão rochoso, especialmente os da costa brasileira. Embora futuros estudos sejam necessários para elucidar melhor alguns pontos aqui levantados, foi possível reconhecer características importantes do habitat rochoso e sua influência na estruturação de comunidades de peixes recifais. Dentre elas o fato de que variáveis e metodologias amplamente analisadas e utilizadas, respectivamente, em recifes de corais podem não ter a mesma eficiência em costão rochoso. E também de que o fator profundidade deve ser considerado, juntamente com outros, em estudos nesses ambientes.

REFERÊNCIAS

- Fasola, M., Canova, L., Foschi, F., Novelli, O. & Bressan, M. (1997). Resource use by a Mediterranean rocky slope fish assemblage. *Marine Ecology* 18(1), 51–66.
- Friedlander, A. M. & Parrish, J. D. (1998). Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 224, 1–30.
- Friedlander, A. M., Brown, E. K., Jokiel, P. L., Smith, W. R. & Rodgers K. S. (2003). Effects of habitat, wave exposure, and marine protected area status on coral reef fish assemblages in the Hawaiian archipelago. *Coral Reefs* 22, 291–305.
- Gratwicke, B. & Speight, M. R. (2005a). Effects of habitat complexity on Caribbean marine fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 292, 301–310.
- Gratwicke, B. & Speight, M. R. (2005b). The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology* 66, 650–667.
- Kuffner, I. B., Brock, J. C., Grober-Dunsmore, R., Bonito, V. E., Hickey, T. D. & Wright, C. W. (2007). Relationships between reef fish communities and remotely sensed rugosity measurements in Biscayne National Park, Florida, USA. *Environmental Biology of Fishes* 78, 71–82.
- Letourner, Y., Ruitton, S. & Sartoretto, S. (2003). Environmental and benthic habitat factors structuring the spatial distribution of a summer infralittoral fish assemblage in the north-western Mediterranean Sea. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 83, 193–204.
- Luckhurst, B. E. & Luckhurst, K. (1978). Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology* 49, 317–323.

- McCormick, M. I. (1994). Comparison of field methods for measuring surface topography and their associations with a tropical reef fish assemblage. *Marine Ecology Progress Series* 112, 87–96.
- Mellin, C., Andréfouet, S., Kulbicki, M., Dalleau, M. & Vigliola, L. (2009). Remote sensing and fish–habitat relationships in coral reef ecosystems: Review and pathways for systematic multi–scale research. *Marine Pollution Bulletin* 58, 11–19.
- McGehee, M. A. (1994). Correspondence between assemblages of coral reef fishes and gradients of water motion, depth, and substrate size off Puerto Rico. *Marine Ecology Progress Series* 105, 243–255.
- McKenna Jr., J. E. (1997). Influence of Physical Disturbance on the Structure of Coral Reef Fish Assemblages in the Dry Tortugas. *Caribbean Journal of Science* 33, 82–97.
- Purkis, S. J., Graham, N. A. J. & Riegl, B. M. (2008). Predictability of reef fish diversity and abundance using remote sensing data in Diego Garcia (Chagos Archipelago). *Coral reefs* 27, 167–178.
- Roberts, C. M. & Ormond, R. F. G. (1987). Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology* 41, 1–8.
- Shima, J. S., Osenberg, C. W. & St Mary, C. M. (2008). Quantifying site quality in a heterogeneous landscape: recruitment of a reef fish. *Ecology* 89(1), 86–94.
- Srinivasan, M. (2003). Depth distributions of coral reef fishes: the influence of microhabitat structure, settlement, and post–settlement process. *Oecologia* 137, 76–84.
- Townsend, C. R., Begon, M. & Harper, J. L. (2006). *Fundamentos em Ecologia*. Porto Alegre : Artimed.
- Wilson, S. K., Graham, N. A. J. & Polunin, N. V. C. (2007). Appraisal of visual assessments of habitat complexity and benthic composition on coral reefs. *Marine Biology* 151, 1069–1076.