

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALAGOAS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos
Trópicos**

HENRIQUE GRANDE

**A INFLUÊNCIA DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS NA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL LOCAL
EM COMUNIDADE DE PEIXES DE RECIFE COSTEIROS DO NORDESTE DO
BRASIL.**

**MACEIÓ
2012**

HENRIQUE GRANDE

**A INFLUÊNCIA DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS NA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL LOCAL
EM COMUNIDADE DE PEIXES DE RECIFE COSTEIROS DO NORDESTE DO
BRASIL.**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde. Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em Conservação da Biodiversidade Tropical.

**Orientadora: Profa. Dra. Nídia Noemi
Fabr **

**Co-Orientador: Prof. Dr. Cl udio Luis
Santos Sampaio**

**Macei 
2012**

Catálogo na fonte
Universidade Federal de Alagoas
Biblioteca Central
Divisão de Tratamento Técnico

Bibliotecário Responsável: Helena Cristina Pimentel do Vale

G75li	Grande, Henrique. A influência de variáveis ambientais na distribuição espacial local em comunidade de peixes de recife costeiros do nordeste do Brasil / Henrique Grande. – 2012. 74f. : il. Orientador: Nídia Noemi Fabré Co-Orientador: Cláudio Luis Santos Sampaio Dissertação (Mestrado em Diversidade Biológica e Conservação) – Universidade Federal de Alagoas. Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde. Maceió, 2012. Inclui bibliografia. 1. Peixes recifais – Brasil, Nordeste. 2. Escala espacial. 3. Estrutura trófica. 4. Estrutura do habitat. I. Título.
-------	--

CDU: 591.54:639.2

Folha de aprovação

Henrique Grande

A INFLUÊNCIA DE VARIÁVEIS AMBIENTAIS NA DISTRIBUIÇÃO
ESPACIAL LOCAL EM COMUNIDADE DE PEIXES DE RECIFE
COSTEIROS DO NORDESTE DO BRASIL.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Alagoas, como requisito para obtenção do título de Mestre em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, área de concentração em Conservação da Biodiversidade Tropical

Dissertação aprovada em 27 de fevereiro de 2012.

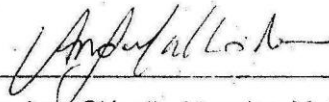


Prof. Dra. Nidia-Noemi Fabré - UFAL

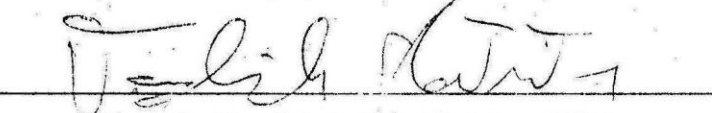
Orientadora



Prof. Dra. Beatrice Padovani Ferreira – UFRPE.
(membro titular)



Prof. Dra. Ana Cláudia Mendes Malhado – UFAL
(membro titular)



Prof. Dr. Vandick da Silva Batista – UFAL
(membro titular)

MACEIÓ - AL

Fevereiro / 2012

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho
aos meus pais pelo
apoio incondicional.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer, primeiramente, ao Deus que me proporcionou uma vida com paz, amor e dignidade, possibilitando trilhar caminhos de luz e conhecimento.

A minha família, em especial meus pais, Helio Wagner Grande e Genilda Grande por serem meu maior exemplo de vida e pela dedicação, compreensão, apoio e pelo amor que sinto por eles. Aos meus irmãos Leonardo e Tatiana que, além de amigo, sempre foram um exemplo de humildade e perseverança.

A minha querida namorada Nayara, uma pessoa carinhosa e de enorme coração, que sempre me apoiou e esteve ao meu lado, apesar de toda distância e dificuldades.

Gostaria de agradecer e expressar toda a minha gratidão à minha orientadora, professora Dra. Nídia Noemi Fabré, meu co-orientador e amigo, Claudio Luis Santos Sampaio (Buia) e ao Prof. Vandick da Silva Batista, pela orientação, apoio e paciência na realização deste trabalho.

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

Aos meus amigos do LABMAR, pela amizade e agradável convivência.

Ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Conservação nos Trópicos, 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.

Muito obrigado a todos!

“Não se mede o valor de um homem pelas suas roupas ou pelos bens que possui. O verdadeiro valor do homem é o seu caráter, suas idéias e a nobreza dos seus ideais”

Charles Chaplin

RESUMO

Um dos principais objetivos no estudo ecológico é entender e identificar quais mecanismos podem determinar a distribuição heterogênea das comunidades, de modo que o padrão espacial é um ponto fundamental para entender quais fatores são responsáveis pela distribuição e abundância de organismos. Em peixes recifais, a estrutura da comunidade pode ser atribuída a diferentes fatores bióticos e abióticos observados em distintas escalas espaciais. No presente estudo foram identificados fatores ambientais que explicam a estrutura da comunidade ictiíca recifal em um projeto estruturado em diferentes unidades espaciais, hierarquicamente designadas na escala local. As três escalas espaciais foram de dezenas de metros (escala intra-habitat), centenas de metros (escala intra-recife) e quilômetros de distância (escala supra-recife). Foi testada a hipótese de que existem diferenças na riqueza, densidade total, diversidade de espécies e estrutura trófica dentro (habitat e micro-habitat) e entre formações recifais adjacentes. Um total de 60 espécies distribuídas em 26 famílias foi registrado em 375 sensos de vídeo-transecto (20 x 2m). A análise de variância fatorial apresentou diferenças significativas nos dados de riqueza, densidade e densidade das categorias tróficas, na maioria das escalas espaciais adotadas, observando uma variação espacial maior na escala recife e habitat do que na escala de micro-habitat, o que sugere a existência da influência da escala espacial como um fator explicativo na estruturação da comunidade. Os resultados da análise de correspondência canônica (CCA) sugerem uma influência das características do habitat, no padrão de distribuição das 25 espécies mais abundantes, embora algumas espécies de peixes apresentem um comportamento versátil. Das variáveis identificadas, cobertura bentônica e altura do relevo vertical, foram os principais responsáveis pela maior parte da variação no local de estudo. Estas relações provavelmente são respostas à complexidade do habitat, pois uma maior complexidade oferece maior disponibilidade de recurso, abrigo e uma maior quantidade de nichos. Assim, este trabalho sugere que características do habitat, operando em diferentes escalas espaciais, foi o principal fator responsável pela estruturação da comunidade ictiíca recifal na escala local. No entanto, novas pesquisas são necessárias para entender quais processos e mecanismos podem estar governando os padrões observados.

Palavras-chave: Escala espacial. Estrutura trófica. Estrutura do habitat. Peixe recifal

ABSTRACT

A major goal in ecology study is to understand and identify what mechanisms can determine the heterogeneous distribution of the communities, so the spatial pattern is a key point to understand what factors are responsible for the distribution and abundance of organisms. In reef fishes, the community structure can be attributed to different biotic and abiotic factors observed at different spatial scales. The present study identified environmental factors that explain the reef fish community structure in a project structured in different spatial units, hierarchically designated on a local scale. The three spatial scales examined were tens of meters (intra-habitat scale), hundreds of meters (intra-reef scale) and kilometre (supra-reef scale). We test the hypothesis that there are differences in richness, density and trophic structure within (habitat and micro-habitat) and between adjacent reef areas. A total of 60 species from 26 families were recorded at 375 senses video-transect (20 x 2m). The factorial analysis of variance showed significant differences in all spatial scales for data richness, density and density of trophic groups, noting a greater spatial variation in supra-reef (reefs) and intra-reef scale (habitat) compared to intra-habitat scale (micro-habitat), suggesting the existence of the influence of spatial scale in distribution and structure community. The results of canonical correspondence analysis (CCA) suggest an influence of habitat characteristics on the pattern distribution of the 25 most abundant species, although some species of fish exhibit behavior versatile. Among the variables identified, benthic cover and vertical relief were the most important factors for change in density of fish in the study area. Probably, these relationships occur in response to the complexity of the habitat, because environments complex offer greater availability of resources, shelters and a considerable amount of niches. Thus, this study suggests that a habitat characteristic, operating at different spatial scales, was the main factor responsible for structuring reef fish community on a local scale. However, further research is which are necessary to understand what processes and mechanisms may be governing this patterns.

Key-word: Spatial scale. Trophic structure. Habitat structure. Reef fish

LISTA DE FIGURAS

Revisão de Literatura

- Figura 1** Diagrama de Venn e a divisão em três conjuntos distintos no estudo de comunidades. SET A - Grupos de espécies filogeneticamente semelhantes, definidos por seus respectivos taxons. SET B - Pesquisas confinadas em uma área particular, definido somente pela geografia. SET C - Estudos baseados em grupos de espécies que exploram o mesmo recurso. Assembléias - A interseção do conjuntos A com B. Guilda Local - Espécies que utilizam o mesmo recurso e que ocorrem na mesma comunidade, interseção B com C. Já as espécies filogeneticamente semelhantes que exploram a mesma classe de recursos, intersecção A com C, é comumente referido como um descritor composto. Ensembléias - Interseção entre os três conjuntos..... 18

Capítulo 1

- Figure 1** Study area in the state of Alagoas, northeast Brazil, indicating the four reefs studied: Barra de Santo Antônio reef (BSR), Pedra do Davi reef (PDR), Santiago reef (SAR) and Pedra Podre reef (PPR). Circles indicate lagoon habitat, triangle indicate canals on north of the reefs and inverted triangle represent canals on south of the reefs..... 39
- Figure 2** Rarefaction curves for fish species richness on four reefs studied..... 43
- Figure 3** Componentes of variation in density [(individuals/transect area)ln + 1] and richness (n° species/transect) on supra-reef (a, b), intra-reef (c, d) and intra-habitat scales (e, f). Vertical bars denote confidence intervals of 95%. Legends: (BSR) Barra de Santo Antônio Reef; (PDR) Pedra do Davi Reef; (SAR) Santiago Reef; (PPR) Pedra Podre Reef; (NC) canals to the north and south (SC); (IW) inner wall of the canal; (OW) outer wall of the canal..... 50

- Figure 4** The trophic groups recorded in present study, their mean (+ SE) density, number of species and families composition. Labels: TERH, territorial herbivores; ROVH, roving herbivores; MIF, mobile invertebrate feeders; OMN, omnivores, CAR, carnivores, SIF, sessile invertebrate feeders; PLA, planktivores..... 53
- Figure 5** Density of trophic groups (mean + S.E.) on each reef (Barra de Santo Antônio Reef – white bars; Pedra do Davi Reef - gray bars; Santiago Reef – dark gray bar; Pedra Podre Reef – black bars)..... 53
- Figure 6** Density of trophic groups (mean + S.E.) on each habitat: (a) canals to the north, (b) canals to the south and (c) pools within the reefs (Barra de Santo Antônio Reef – white bars; Pedra do Davi Reef - gray bars; Santiago Reef – dark gray bar; Pedra Podre Reef – black bars)..... 54
- Figure 7** Density of trophic groups (mean + S.E.) on each micro-habitat: (1) inner wall of the canals and (2) outer wall of the north canals (a) and canals to the south (b) within the reefs (Barra de Santo Antônio Reef – white bars; Pedra do Davi Reef - gray bars; Santiago Reef – dark gray bar; Pedra Podre Reef – black bars)..... 55
- Figure 8** Ordination diagram (biplot) from canonical correspondence analysis, including the points with the density data (n° individuals/transect area) of the 25 most abundant species and vectors of environmental variables intra-reef (a) and intra-habitat (b). Environmental variables: CA, calcareous algae, BA, brown algae, VR, vertical relief; NC, non-consolidated substrate, TA, green algae, MA, macroalgae, CC, colonial cnidarians, DO, dissolved oxygen, $T^\circ C$, temperature, pH, hydrogen potential, SA, salinity..... 59

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Table 1	Location and size of the samples collected in visual surveys of reef fishes in the coastal system of Paripueira, AL, Brazil.....	40
Table 2	Density (ind/40m ²), relative abundance (Ar), frequency of occurrence (Fo) and trophic group by species on the reef areas studied.....	44
Table 3	Factorial ANOVA results testing the effects of 'reefs', 'habitats' and 'intra-habitats' on the standard species density, species richness and density of the trophic guilds.....	49
Table 4	Marginal and conditional effects of intra-reef and intra-reef environmental variables in the density of reef fish recorded in the study areas. Levals for variable types: CA, calcareous algae, BA, brown algae, VR, vertical relief; NC, non-consolidated substrate, TA, green algae, MA, macroalgae, CC, colonial cnidarians, BR, bare reef, DO, dissolved oxygen, T° C, temperature, pH, hydrogen potential, SA, salinity.....	58
Table 5	Results of canonical correspondence analyses (CCA) for reef fish community and environmental data.....	58

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO.....	15
1 Revisão da Literatura.....	16
1.1 Ecologia de Comunidades.....	16
1.1.1 Escala espacial.....	19
1.2 Ecossistema recifal.....	21
1.2.1 Comunidade ictífica recifal.....	23
REFERÊNCIAS.....	26
2 Habitat Structure and Reef Fish Assemblages: The Influence of Sampling Scale.....	34
2.1 Introduction.....	36
2.2 Materials and methods.....	37
2.2.1 Study area and Sumpling surveys.....	37
2.2.2 Environmental variables.....	40
2.2.3 Data analysis.....	41
2.3 Results.....	42
2.3.1 Community strucutre.....	42
2.3.2 Spacial variation.....	48
2.3.3 Relationship Between Habitat Structure and Density of Reef Fish.....	56
2.4 Discussion.....	61
REFERENCES.....	66

SUMÁRIO

3	Discussão geral.....	71
	REFERÊNCIAS.....	73
4	Conclusões.....	75
	REFERÊNCIAS.....	76

APRESENTAÇÃO

Esta dissertação apresenta uma avaliação dos fatores ambientais, e sua influência na estrutura de comunidade de peixes recifais do sistema costeiro do município de Paripueira, Estado de Alagoas, região nordeste do Brasil. Para esta finalidade, iniciamos a dissertação com uma revisão de literatura, onde apresentamos bases conceituais sobre comunidade ecológica, escala espacial, ecossistemas recifais e comunidades ictíicas recifais, contextualizando o presente trabalho, e fornecendo ao leitor informações sobre o ambiente pesquisado.

A segunda parte da dissertação refere-se ao manuscrito intitulado “Estrutura da comunidade de peixes em recifes costeiros do nordeste do Brasil: a influência de variáveis ambientais na variação espacial local”, tem como objetivo geral identificar os fatores ambientais que explicam a estrutura de comunidades de peixes recifais, comparando unidades espaciais hierarquicamente designadas na escala local. Para tal, foi testada a hipótese de que existem diferenças na riqueza, densidade total, diversidade de espécies e estrutura trófica dentro de formações recifais (habitat e micro-habitat), e entre formações recifais adjacentes.

A discussão geral deste trabalho, encontra-se após o manuscrito, não entrando em particularidades presentes na discussão anterior e abordando questões sobre conservação. Ao final apresentamos conclusões e sugestões gerais, relativas ao objetivo geral do trabalho. Deste modo, esta dissertação amplia e aprofunda as informações existentes sobre os peixes recifais do sistema costeiro de Alagoas, Brasil, e oferece subsídios para projetos de conservação em ambientes recifais.

1 REVISÃO DA LITERATURA

1.1 Ecologia de Comunidade

A definição de comunidade biológica tem sido discutida por diversos ecólogos sob diferentes bases conceituais. Para a maioria, o conceito de comunidade biológica é definido como um conjunto de populações de diferentes espécies que vivem dentro de um local específico no mesmo espaço-temporal.

Neste conceito, a delimitação de espaços ocupados por estas espécies é um aspecto importante para seu estudo, dentro os quais são necessários definir áreas mais uniformes a serem tratadas como entidades homogêneas na escala de observação adotada (ROSE 1990).

Esta abordagem holística, descrita primeiramente por FREDERIC CLEMENTS, em 1936, considerou que comunidades são unidades ecológicas com funcionamento e organização regulados em uma entidade completa com fronteiras bem definidas como um “superorganismo”, no qual, as relações funcionais em uma associação de espécies ocorrem exatamente como órgãos conectados as várias partes do corpo, conceito denominado pelos ecólogos por comunidade fechada.

Contrapondo-se a esta teoria, o botânico HENRY ALLEN GLEASON (1926), cria o conceito de “individualismo” também denominado “comunidade aberta”, sugere que uma comunidade é muito mais que uma unidade homogênea, e sua estrutura e funcionamento expressam as interações entre cada espécie e não refletem qualquer organização. Proposta semelhante foi defendida por WHITTAKER (1967) que discute sobre a distribuição de espécies de plantas ao longo de gradientes, o que permite o estudo das variações contínuas da vegetação em relação a fatores ambientais.

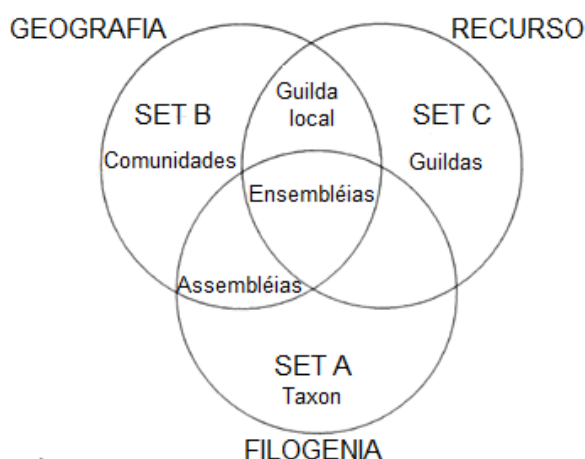
Esta perspectiva de comunidade aberta tem estimulado o uso da filogenética e geografia, aliada à própria ecologia de comunidade no estudo de sistemas

ecológicos, dando mais interesse aos contextos históricos do meio-ambiente e aos processos geográficos (RICKFLES *et al.* 2006).

Outro conceito a respeito de comunidades biológicas é aquele definido com base nas interações entre as espécies e as populações associadas. Na década de 70, alguns ecólogos que trabalharam com comunidades de animais, principalmente pássaros, adotaram o conceito de comunidade como uma entidade composta por assembleias de espécies em equilíbrio, tendo na competição a força de sua estruturação. Esta idéia é frequentemente atribuída à linha teórica desenvolvida por Robert MacArthur, sugerindo que o objetivo da ecologia de comunidades é encontrar regras gerais (MACARTHUR 1972). Já para DIAMOND (1985), outros processos, além da competição, contribuem na determinação dos padrões nas comunidades biológicas.

Utilizando o diagrama de Venn proposto por FAUTH *et al.* (1996), torna-se simples identificar e comunicar exatamente o foco que se pretende estudar na ecologia de comunidades (Figura 1).

Fig. 1. Divisão em três conjuntos distintos no estudo de comunidades. SET A - Grupos de espécies filogeneticamente semelhantes, definidos por seus respectivos taxons. SET B - Pesquisas confinadas em uma área particular, definido somente pela geografia. SET C - Estudos baseados em grupos de espécies que exploram o mesmo recurso. Assembléias - A interseção do conjuntos A com B. Guilda Local - Espécies que utilizam o mesmo recurso e ocorrem na mesma comunidade, intersecção B com C. Já as espécies filogeneticamente semelhantes que exploram a mesma classe de recursos, intersecção A com C, é comumente referido como um descritor composto. Ensembléias - Interseção entre os três conjuntos, que de acordo com a descrição feita por ISTOCK (1973) é o local, taxonomicamente circunscrito por assembleias de espécies.



Fonte: FAUTH et al.1996.

Independente do debate sobre o que é uma comunidade biológica e se existem padrões evidentes nestas comunidades, muitos estudos têm demonstrado esforços em descrever as propriedades ao nível da comunidade. Particularmente há busca sobre as discrepâncias do objeto a ser estudado e caso esse objeto seja encontrado, como reconhecê-lo? (ROUGHGARDEN & DIAMOND 1986).

Assim torna-se necessário identificar propriedades ou atributos da unidade comunidade. Esses componentes constituem atributos ou propriedades emergentes como resultado da reunião das populações em um espaço delimitado. De um modo geral e sucinto, LAROCA (1995) cita três propriedades emergentes para caracterizar uma comunidade: 1. Uma forma de caracterizar uma comunidade biológica é simplesmente contar ou listar a riqueza e diversidade de espécies, entretanto

quando se analisa a comunidade somente em termos de riqueza e diversidade de espécies, ignoram-se informações de quais espécies são raras e quais são comuns;

2. Outra forma de quantificar a estrutura da comunidade é através da análise dos padrões de abundância relativa e dominância das espécies. De acordo com RAUNKIER (1934) dentro de uma comunidade específica, umas poucas espécies atingem alta abundância, sendo consideradas as dominantes de uma comunidade, enquanto a maioria das outras espécies é representada por poucas espécies. Existem diversas maneiras de retratar as abundâncias relativas de espécies, como por exemplo a plotagem da abundância das espécies, classificada da mais comum para a mais rara.

3. Quando uma comunidade é vista na perspectiva de um ecossistema, com um fluxo de energia, observa-se que as espécies ocorrem em grupos funcionais cujos membros ocupam posições tróficas, ou de alimentação semelhante. Como a análise de cadeia alimentar inclui informação ao nível de espécie acerca de uma comunidade, ela tem um poder maior de análise para discriminar a estrutura da comunidade.

1.1.1. Escala espacial

Sabemos que as comunidades biológicas são influenciadas por processos que operam em múltiplas escalas espaciais (LEVIN 1992, RICKLEFS & SCHLUTER 1993, TILMAN & KAREIVA 1997), sendo que estas escalas referem-se ao tamanho da unidade utilizada para amostragem e análise dos estudos.

A distribuição das comunidades pode ser vista dentro de uma série de escalas hierarquizadas, podendo operar em medidas de milímetros para quilômetros quadrados (RICKLEFS 1987), de modo que a compreensão de como os processos em grande e pequena escala afetam as comunidades biológicas, tornou-se o foco central no estudo ecológico das comunidades (RICKLEFS 1987, CALEY & SCHULTER 1997).

Processos locais ou de pequena escala incluem fatores como a competição, predação, parasitismo e fatores ambientais que regem a distribuição e composição

das espécies da comunidade local. De acordo com RICKLEFS (2008), a comunidade local é composta por espécies distribuídas em um determinado ponto no espaço e tempo, e representam uma perspectiva vertical, pois as espécies presentes em uma determinada área acumulam-se para formar uma assembléia local.

Em contrapartida, processos regionais ou de larga escala representam processos como longas distâncias de migração, processos de especiação, processos geológicos, eventos históricos, entre outros, que permitem espécies da comunidade regional colonizar e enriquecer as assembléias e comunidades locais. Este conceito de comunidade regional corresponde a uma perspectiva horizontal sobre a distribuição das populações ao longo de gradientes ecológicos e geográficos (PHILLIPS *et al.* 2003, WIENS, 2007).

Assim como as espécies variam no espaço, os padrões observados dentro de uma comunidade podem mudar ao longo do tempo. A variação temporal dos organismos pode ocorrer de diferentes maneiras, podendo ocorrer flutuações dependendo da época do ano, como em alguns indivíduos que possuem um ciclo de vida associado a mudanças sazonais. Mudanças temporais na composição e abundância também podem ocorrer devido a sucessivas mudanças físicas do meio. Em outros casos, padrões temporais são simplesmente reflexos na mudança e disponibilidade de recursos (BEGON *et al.* 2007).

Deste modo podemos verificar que os conceitos de escala e de padrões são inevitavelmente entrelaçados (HUTCHINSON 1953), e a identificação dessas escalas na variação espacial e temporal das espécies é um primeiro passo no processo de compreensão das forças que governam a estrutura da comunidade (UNDERWOOD *et al.* 2000).

1.2 Ecossistema recifal

Ambientes recifais constituem ecossistemas de extrema relevância biológica, social e econômica para diversas comunidades. São considerados os ambientes mais complexos (HARMELIN-VIVIEN 2002) e diversos do ecossistema marinho (ADEY 2000), apresentando uma infinidade de nichos ecológicos, gerados pela grande variedade de micro-habitats disponível, o que permite suportar uma das maiores biodiversidade do mundo (LUCKHURST & LUCKHURST 1978, LOWE-McCONNELL 1999), comparado apenas às florestas tropicais (CONNELL 1978, BRYANT *et al.* 2000), sendo consideradas áreas de reprodução, berçário, abrigo e alimentação de diversos animais e vegetais (SALE 1991).

Representam somente 0,1% da superfície da Terra e restringem geograficamente aos oceanos tropicais e subtropicais, onde a temperatura de água não atinge menos que 18° C e no local onde que ocorre a maior incidência de luz durante o ano (BIRKELAND 1997, MOYLE & CECHE 2000).

Além dessa extraordinária riqueza, os recifes de coral são particularmente interessantes por serem considerado as comunidades mais antigas e estáveis do planeta (STARCK 1990, CHOAT & BELLWOOD 1991) e por possuir um banco genético de vital relevância pela grande quantidade de organismos de diferentes categorias taxonômicas (VILAÇA 2002). Esses ambientes também disponibilizam fonte de recurso alimentar para inúmeras populações costeiras (ROCHA *et al.* 1998), além de proteger a linha de costa, disponibilizar novas substâncias para indústria farmacêutica, serviços ecológicos e lazer (SOUTER & LINDÉN 2000).

Os recifes marinhos podem ser considerados qualquer estrutura rochosa submersa que promove um substrato consolidado para o crescimento da vida marinha. Entretanto, também existem áreas de costão rochoso e recifes construídos por corais ou algas calcárias que suportam uma complexa fauna de peixes e invertebrados, similares aos recifes de corais (LEÃO 1997, MOYLE & CECHE 2000).

Entretanto os verdadeiros recifes coralíneos são estruturas que podem ser constituídas por formações calcárias geralmente resultantes do acúmulo do esqueleto de organismos marinhos (LEÃO 1994). Sua rigidez é formada pelo depósito de carbonato de cálcio produzido por comunidades de organismos conhecidos genericamente como “corais” (Filo Cnidária, classe Anthozoa, ordem Scleractinia) (GARRISON 1996).

No Brasil, comunidades coralinas distribuem-se por cerca de 3.000km da costa nordeste, desde o sul da Bahia até o Maranhão (MAIDA & FERREIRA 1997), possuindo os únicos recifes coralíneos do Atlântico Sul (PAULAY 1997). Entretanto os corais no Brasil apresentam uma fauna empobrecida e com baixa diversidade de espécies quando comparada com os recifes caribenhos, mas com uma elevada proporção de espécies endêmicas (LEÃO *et al.* 2003, MOURA & SAZIMA 2003, LEÃO & KIKUCHI 2005, DUTRA *et al.* 2006), razão pela qual representam uma área prioritária para conservação da biodiversidade no Oceano Atlântico.

Apesar de estudos anteriores sobre os recifes de coral no nordeste do Brasil (SPIX & MARTIUS 1828, HARTT 1870, BRANNER 1904), somente com LABOREL (1967, 1970), há uma melhor descrição qualitativa e quantitativa dos recifes coralinos ao longo de quase toda a costa do Nordeste. Mesmo com afirmações de que a costa brasileira não apresenta muitos recifes verdadeiros, mas sim comunidades de corais e algas calcárias que crescem sobre o substrato consolidado, segundo Jaques LABOREL (1970) formações coralinas verdadeiras existem no Brasil, e são típicas do sistema costeiro do nordeste, onde o desenvolvimento de uma estrutura de coral com crescimento vertical em direção a superfície, resistentes à ação das ondas, e que conduz a uma morfologia característica tanto em volume e em extensão.

O interesse em estudos sobre os recifes brasileiros expandiram, com uma nova fase de conhecimento sobre os recifes de corais no Brasil introduzida a partir da década de 80, que conduziu trabalhos sobre recifes de corais centrados principalmente no mapeamento de áreas recifais (LEÃO 1982, DOMINGUEZ *et al.* 1990, MAIDA & FERREIRA 1997), história e estrutura geológica (LEÃO 1982, ARAUJO *et al.*

1984, NOLASCO & LEAO 1986, TESTA & BOSENCE 1997, LEÃO *et al.* 2003) caracterização e conservação de áreas recifais (LEÃO 1982, LEÃO *et al.* 2003, MOURA & SAZIMA 2003, LEÃO & KIKUCHI 2005, DUTRA *et al.* 2006).

1.2.1 Comunidade ictíca recifal

Recifes tropicais possuem as mais diversas e complexas comunidades de peixes conhecidas dentre todos os ambientes marinhos (LOWE-McCONNELL 1987, LEIS 1991), constituído por um grande espectro taxonômico, incluindo desde peixes cartilaginosos até teleósteos superiores (MONTGOMERY 1990, SALE 1991).

Os peixes recifais podem ser caracterizados como aqueles cuja história de vida está intimamente associada ao substrato consolidado, com o propósito de alimentação, esconderijo e reprodução (THOMSON *et al.* 2000). Nesses ecossistemas as comunidades ictícas possuem uma característica marcante pela sua enorme diversidade de formas, hábitos, comportamentos e relações (SALE 1991). São considerados componentes importantes do ambiente recifal, contribuindo na transferência de energia e nutrientes, influenciando no recrutamento, crescimento de corais (HORN 1989), e na estrutura das comunidades por meio da predação, competição e territorialidade (CHOAT & BELLWOOD 1991).

Embora, os recifes de coral representem menos de 1% da área total dos oceanos, cerca da metade das espécies de peixes marinhos são encontradas nesse ecossistema (MICHAEL 2001). Essas áreas abrigam mais de 25% de todas as espécies de peixes marinhos já descritos (SPALDING *et al.* 2001).

Peixes recifais passaram a ser mais conhecidos a partir da década de 40, com o advento do equipamento de mergulho autônomo (SCUBA), inventado por JACQUES COUSTEQU e EMILE GAGNAN (HIXON 2011). Contudo a maior parte dos estudos sobre comunidade e ecologia de peixes recifais iniciou-se na década de 50, com trabalhos de fluxo de energia realizado por ODUM & ODUM (1955) e pesquisas

sobre estruturas da cadeia alimentar e particionamento de recursos realizado por HIATT & STRANSBURG (1960).

Nos anos 60, denominado de “Década da História Natural”, estudos sobre a história natural dos peixes recifais, forneceu a base essencial para estudo ecológicos futuros (HIXON 2011). Entretanto somente a partir da década de 70, pesquisas sobre comunidades recifais ganham mais atenção, direcionadas em questões sobre como espécies similares conseguiam coexistir no mesmo habitat (SALE 1978, 1980). Neste período SALE propôs a “Hipotese da loteria”, que postulava que a imprevisibilidade dos padrões espacial e dinâmica locais, são o responsável por manter a riqueza local de espécies.

Nos anos 80, o recrutamento tornou-se a palavra da década. Em 1981, PETER DOHERTY, sugere que a competição não é o único fator responsável pela estruturação de uma comunidade, em vez disso, a mortalidade alta e o baixo assentamento larval podem desestabilizar uma comunidade, a ponto em que a competição e processos dependentes da densidade se tornam fatores importantes nos padrões encontrados dentro de uma comunidade ictiíca recifal. Neste mesmo período, houve um interesse particular no papel da estrutura do habitat no processo de recrutamento e estruturação da comunidade de peixes recifais (SALE *et al.* 1984, SHULMAN 1985).

O debate sobre limitação de recrutamento chegou ao seu auge, em seguida diminuiu durante a década 90, sendo os processos dependentes da densidade o principal foco de estudo na década. Muitos estudos demonstraram que dinâmicas locais de peixes recifais, são muitas vezes dependentes da densidade (OSENBERG *et al.* 2002). Deste modo, o consenso foi de que, apesar da loteria competitiva (MUNDAY 2004), limitação no recrutamento (DOHERTY *et al.* 2004) e o inverso da densidade-dependência (WHITE *et al.* 2010), a dependência direta da densidade não deixa de ser evidente na maioria dos casos (HIXON & JONES 2005).

No novo milênio novos avanços tecnológicos surgiram para determinar padrões de dispersão larval (HIXON 2011). Nos estudos sobre comunidades ictíicas recifais, a resolução espacial de modelagem e de amostragem ganhou grande atenção, proporcionando meios para compreender a estrutura de peixes recifais em escalas que vão desde populações locais presentes em recifes individuais até metapopulação (MORA & SALE 2002). Apesar de a conectividade ter sido a palavra-chave do novo milênio, outros aspectos da ecologia continuaram a prosperar, como estudos de interações ecológicas (MUNDAY *et al.* 2001, ALMANY *et al.* 2007, CHOAT *et al.* 2004), fatores que afetam e determinam padrões globais e regionais na diversidade de espécies (BELLWOOD *et al.* 2005, MELLIN *et al.* 2010) e padrões hierárquicos da diversidade (BELMAKER *et al.* 2008; MACNEIL *et al.* 2009)

Assim como o conhecimento da ecologia de peixes recifais aumenta de forma exponencial, a deterioração dos recifes de corais em todo mundo também está se acelerando em detrimento dos peixes recifais (HIXON 2011). Tendo em vista a atual preocupação em proteger e conservar ambientes recifais na escala local, a compreensão dos processos e fatores locais que explicam a estruturação da comunidade considera-se fundamental para conservar a alta diversidade local. Por essas razões o presente trabalho tem como objetivo geral identificar os fatores ambientais que explicam a estrutura de comunidades de peixes recifais na escala espacial local, inserido na região nordeste do Brasil. Os resultados fornecidos a partir desta pesquisa deverão embasar questões teóricas e práticas de manejo de áreas recifais, apontando a necessidade de conservação desses ecossistemas.

REFERÊNCIAS

- ADEY, W.H. 2000. Coral reef ecosystems and human health: Biodiversity counts! **Ecosystems health** 6: 227–236.
- ALMANY, G.R.; L.F. PEACOCK; C. SYMS; M.I. MCCORMICK & G.P. JONES. 2007. Predators target rare prey in coral reef fish assemblages. **Oecologia**. 152:751–761.
- ARAUJO, T.M.F.; Z.M.A.N. LEAO & O.A.L. LIMA. 1984. Evolucao do recife de coral da ilha de Itaparica determinada a partir de dados geológicos e geofísicos. **Anais Congresso Brasileiro de Geologia** 33, Rio de Janeiro 1: 159-169.
- BEGON, M.; C.R. TOWNSEND & J.L. HARPER. 2007. Ecologia: de indivíduos a ecossistemas. 4 ed. Artmed, Porto Alegre.
- BELLWOOD, D.R.; T.P. HUGHES; S.R. CONNOLLY & J. TANNER. 2005. Environmental and geometric constraints on Indo-Pacific coral reef biodiversity. **Ecology Letters** 8: 643–651.
- BELMAKER, J.; Y. ZIV; N. SHASHAR & S.R. CONNOLLY. 2008. Regional variation in the hierarchical partitioning of diversity in coral-dwelling fishes. **Ecology** 89: 2829–2840.
- BIRKELAND, C. 1997. Introduction. In: **Life and Death of Coral Reefs** (Birkeland, C. ed). Chapman & Hall, New York, 1–12p.
- BRANNER, J.C. 1904. The stone reefs of Brazil, their geological and geographical relations, with a chapter on the coral reefs. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology** 54: 1-285.
- BRYANT, D.; L. BURKE.; J. McMANAUS & M. SPALDING. 2000. **Reef at Risk: A Map-Based Indicator of Threats to the World's Coral Reefs**. 1^a. edn. World Resources Institute.

- CALEY, M.J. & D. SCHLUTER. 1997. The relationship between local and regional diversity. **Ecology** **78**: 70–80.
- CHOAT, J.H. & B.R. BELLWOOD. 1991. Reef fishes: their history and evolution. In: **The ecology of fishes on coral reefs** (SALE, P.E. ed). New York: Academic Press, San Diego. 39–68p.
- CHOAT, J.H.; W.D. ROBBINS & K.D. CLEMENTS. 2004. The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs. 2. Food processing modes and trophodynamics. **Marine Biology** **145**: 445–454.
- CLEMENTS, F.E. 1936. Nature and structure of the climax. **Journal of Ecology** **24** (1): 252–284.
- CONNELL, J.H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. **Science** **199**: 1302–1310.
- DIAMOND, A.W. 1985. Multiple use of cousin island nature reserve, Seychelles. In **Conservation of Island Birds** (MOORS, R.J. ed). Technical Publication 3: 239–251.
- DOMINGUEZ, J.M.L.; A.C.S. BITTENCOURT; Z.M.A.N. LEAO & A.E.G. AZEVEDO. 1990. Geologia do Quaternário costeiro do Estado de Pernambuco. **Revista Brasileira de Geologia** **20**: 208–215.
- DOHERTY, P.J. 1981. Coral reef fishes: recruitment-limited assemblages? **Proc 4th Int Coral Reef Symp** **2**: 465–470.
- DOHERTY, P.J.; V. Dufour; R. Galzin; M.A. Hixon; M.G. Meekan & S. Planes. 2004. High mortality during settlement is a population bottleneck for a tropical surgeonfish. **Ecology** **85**:2422–2428
- DUTRA, L.X.C.; R.K.P. KIKUCHI. & Z.M.A.N. LEÃO. 2006. Todos os Santos Bay Coral Reefs, Eastern Brazil, Revisited after 40 Years. **Proceedings of the 10th International Coral Reef Symposium, Okinawa** **1**: 1090–1095.

- FAUTH, J.E.; J. BERNARDO.; M. CAMARA.; J. RESETARITS.; J. VAN-BUSKIRK. & S.A. MCCOLLUM. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. **American Naturalist** **147** (2): 282–286.
- GARRISON, T. 1996. Oceanography: an introduction to Marine Science. 2nd edition. Wadsworth Publishing Company. United States. 574p.
- GLEASON, H.A. 1926. The Individualistic Concept of the Plant Association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club** **53** (1): 7–26.
- HARMELIN-VIVIEN, M. 2002. Impact des activités humaines sur les peuplements ichthyologiques des récifs coralliens de Polynésie Française. **Cybiu** **16** (4): 279-289.
- HARTT, C.F. 1870. **Geology and physical geography of Brazil**. Osgood and Co., Boston, Fields. 620 p.
- HIATT, R.W. & D.W. STRASBURG. 1960. Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. **Ecological Monographs** **30**: 65-127.
- HIXON, M.A. & G.P. JONES. 2005. Competition, predation, and density-dependent mortality in demersal marine fishes. **Ecology** **86**:2847–2859.
- HIXON, M.A. 2011. 60 years of coral reef fish ecology: Past, Present, Future. **Bulletin of Marine Science** **87** (4): 727–765.
- HORN, M.H. 1989. Biology of marine herbivorous fishes. **Oceanography and Marine Biology: an Annual Review** **27**: 167–172.
- HUTCHINSON, G.E. 1953. The concept of pattern in ecology. **Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)** **105**:1–12.
- ISTOCK, C. 1973. Population characteristics of a species ensemble of water boatmen (Corixidae). **Ecology** **54**: 535–544.

- LABOREL, J. 1969. Madréporaires et hydrocoralliaires recifaux des bresiliennes: systematique, ecologie, repartition verticale et geographie. *Ann. Inst. Oceanogr.*, Paris 47, p. 171-229,
- LABOREL, J. 1970. Les peuplements de madréporaires des cotes tropicales du Brésil. **Annales de L'Université D'Abidjan 2** (3): 1-260.
- LAROCA, S. 1995. **Ecologia: Princípios e métodos**. Petrópolis, Vozes, 197p.
- LEÃO, Z.M.A.N. 1982. Morphology, geology and developmental history of the southernmost coral reefs of Western Atlantic, Abrolhos Bank, Brazil. Ph.D. dissert., Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, Univ. Miami, Florida. 218 p.
- LEÃO, Z.M.A.N. 1994. The coral reefs of Southern Bahia. In: **Corals of Southern Bahia** (HETZEL, B. & C. B. CASTRO eds). Nova Fronteira, Rio de Janeiro. 151–159p.
- LEÃO, Z.M.A.N.; R.K.P. KIKUCHI. & V. TESTA. 2003. Corals and Coral Reefs of Brazil. In: **Latin American Coral Reefs** (CORTÉS, J. ed). Elsevier B.V. 9–52p.
- LEÃO, Z.M.A.N. & R.K.P. KIKUCHI. 2005. A Relic Coral Fauna Threatened by Global Changes and Human Activities, Eastern Brazil. **Marine Pollution Bulletin** **51**: 599–611.
- LEIS, J.M. 1991. The pelagic state of reef fishes: the larval biology of coral reef fishes. Chap. 8. In: **The ecology of fishes on coral reefs** (SALE, P. F. ed.) Academic Press: San Diego, CA. 183–230p.
- LEVIN, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology: The Robert.H MacArthur award lecture. **Ecology** **73** (6): 1943–1967.
- LOWE-McCONNEL, R.H. 1987. **Ecological Studies in Tropical Fish Communities**. Cambridge University Press, New York.
- LOWE-McCONNEL, R.H. 1999. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. Título original: **Ecological Studies in tropical fish communities**. Tradução: (VAZZOLER A.E.A.; A. A. AGOSTINHO. & P.T.M. CUNNHIGHAM.) São Paulo: EDUSP, 382p.

- LUCKHURST, B.E. & K. LUCKHURST. 1978. Analysis of influence of substrate variables on coral reef fish communities. **Marine Biology** **49**: 317–324.
- MAIDA, M. & B.P. FERREIRA. 1997. Coral Reefs of Brazil: an overview. Proc. 8th Int. **Coral Reef Symposium 1**: 263–274.
- MACARTHUR, R.H. 1972. **Geographical Ecology: Patterns in the distribution of species**. Princeton, N. J.: Princeton University Press.
- MACNEIL, M.A.; N.A.J. GRAHAM; N.V.C. POLUNIN; M. KULBICKI; R. GALZIN; M. HARMELIN-VIVIEN & S.P. RUSHTON. 2009. Hierarchical drivers of reef-fish metacommunity structure. **Ecology** **90**: 252–264.
- MELLIN, C.; C.J.A. BRADSHAW; M.G. MEEKAN & M.J. CALEY. 2010. Environmental and spatial predictors species richness and abundance in coral reef fishes. **Global Ecology and Biogeography** **19**: 212–222.
- MICHAEL, S.W. 2001. **Marine fishes: 500 + essential-to-know aquarium species**. T. F. H. Publications, New Jersey. 447p.
- MONTGOMERY, W.L. 1990. Zoogeography, behavior and ecology of coral-reef fishes. Chap. 12. In: **Coral Reefs**. (DUBINSKY, Z. ed.). Elsevier Science Publ. Inc., New York. 329–364p.
- MORA, C. & P.F. SALE. 2002. Are populations of coral reef fish open or closed? **Trends in Ecology and Evolution** **17**: 422–428.
- MOURA, R.L. & I. SAZIMA. 2003. Species richness and endemism levels of the Southwestern Atlantic reef fish fauna. **Indonesian Institute of Science** **1**: 481–486.
- MOYLE, P.B. & J.J. CECIL. 2000. **Fishes: An introduction to ichthyology**. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey, 612p.
- MUNDAY, P.L.; G.P. JONES & M.J. CALEY. 2001. Interspecific competition and coexistence in a guild of coral-dwelling fishes. **Ecology** **82**: 2177–2189.

- MUNDAY P.L. 2004. Competitive coexistence of coral-dwelling fishes: the lottery hypothesis revisited. **Ecology** **85**:623–628.
- NOLASCO, M.C. & Z.M.A.N. LEO. 1986. The carbonate buildups along the northern coast of the state of Bahia, Brazil. In: **Quaternary of South America and Antarctic Peninsula**. (RABASSA, J. ed), Balkema Pub 4: 159-190.
- ODUM H.T & E.P ODUM. 1955. Trophic structure and productivity of a windward coral reef community of Enewetok Atoll. **Ecological Monographs** **25**: 291–320.
- OSENBERG, C.W.; C.M.S. MARY; R.J. SCHMITT; S.J. HOLBROOK; P. CHESSON & B. BYRNE. 2002. Rethinking ecological inference: density dependence in reef fishes. **Ecology Letters** **5**: 715–721.
- PAULAY, G. 1997. Diversity and Distribution of Reef Organisms. In: **Life and Death of Coral Reefs** (BIRKELAND, C. ed). Chapman & Hall, New York. 298–326p.
- PHILLIPS, O.L.; P.N. VARGAS.; A.L MONTEAGUDO.; A.P. CRUZ.; M.E.C ZANS.; W.G. SANCHEZ.; M. YLI-HALLA. & S. ROSE. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. **Journal of Ecology** **91**:757–775.
- RAUNKIAER, C. 1934. **Life forms of plants and statistical plant geographic**. Clarendon Press, Oxford.
- RICKLEFS, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science** **235**: 167–171.
- RICKLEFS, R.E. & D. SCHLUTER. 1993. **Species Diversity in Ecological Communities**. Univ. Chicago Press, Chicago.
- RICKLEFS, R.E.; A.E. SCHWARZBACH & S.S. RENNER. 2006. Rate of lineage origin explains the diversity anomaly in the world's mangrove vegetation. **American Naturalist**, **168**: 805–810.
- RICKLEFS, R.E. 2008. Desintegration of the ecological community. **The American Naturalist** **172** (6): 741–750.

- ROCHA, L.A.; I.L. ROSA, & R.S. ROSA, 1998. Peixes recifais da costa da Paraíba. **Revista Brasileira de Zoologia** **15** (2): 553–566.
- ROSE, G.E. & W. LEGGETT. 1990. The importance of scale to predatory-prey spatial correlations: an example of Atlantic fishes. **Ecology** **71**(1): 33–43.
- ROUGHGARDEN, J. & J. DIAMOND, 1986. Overview: the role of species interactions in community ecology. In: **Community ecology** (DIAMOND, J.D. & CASE, T.J. eds). Harper and Row, New York, 333-343p.
- SALE, P.F. 1978. Coexistence of coral reef fishes - a lottery for living space. **Environmental Biology of Fishes** **3**: 85–102.
- SALE, P.F. 1980. Assemblages of fish on patch reefs - predictable or unpredictable? **Environmental Biology of Fishes** **5**:243–249.
- SALE, P.F.; W.A. Douglas & P.J. Doherty. 1984. Choice of microhabitats by coral reef fishes at settlement. **Coral Reefs** **3**: 91–99.
- SALE, P.F. 1991. **The Ecology of Fishes on Coral Reefs**. London: Academic Press. 754p.
- SHULMAN, M.J. 1985. Recruitment of coral reef fishes: effects of distribution of predators and shelter. **Ecology** **66**:1056–1066.
- SOUTER, D.W. & O. LINDÉN. 2000. The Health and Future of Coral Reef Systems. **Ocean & Coastal Management** **43**: 657–688.
- SPALDING, M.J.; C. RAVILIOUS. & E.P. GREEN. 2001. **World Atlas of Coral Reefs**. University of California Press. 424p.
- SPIX, J.B. & C.F.P. MARTIUS. 1981. Viagem pelo Brasil, 1817- 1820. São Paulo: Ed. Itatiaia, Ed. Universidade de São Paulo 2.

- STARCK, W.A. 1990. Introduction. In: **Coral reefs: nature's richest realm** (STEENE, R. ed). Crawford House Press, Bathurst, Australia, 20–32p.
- TESTA V., D.W.J. BOSENCE & M.L. VIANA. 1997. Submerged lithologies as indicators of relative sea-level oscillations in Rio Grande do Norte, NE Brazil. **Anais VI Congresso de Estudos Quaternário**: 155-160.
- THOMPSON, D.A, L.T FINDLEY & A. KERSTITCH. 2000. The corrie herring Hooks series. In: **Reef fish of the Sea of Cortez**. The University of Texas.
- TILMAN, D. & P. KAREIVA. 1997. **Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions**. Princeton University Press.
- UNDERWOOD, D.A.J.; M.G. CHAPMAN & S.D. CONNELL. 2000. Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology** **250**: 97–115.
- VILAÇA, R. 2002. Recifes biológicos. In: **Biologia Marinha** (PEREIRA, R.C. & SOARES-GOMES, A. eds). Interciência, Rio de Janeiro. 229–248p.
- WIENS, J.J. 2007. Species delimitation: new approaches for discovering diversity. **System Biology** **56**: 875–878.
- WHITTAKER, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. **Biological Reviews** **49**: 207– 264.
- WHITE, J.W.; J.F. SAMHOURI; A.C. STIER; C.L. WORMALD; S.L. HAMILTON & S.A. SANDIN. 2010. Synthesizing mechanisms of density dependence in reef fishes: behavior, habitat configuration, and observational scale. **Ecology** **91**: 1949–1961.

2. Capítulo I

HABITAT STRUCTURE AND REEF FISH ASSEMBLAGES: THE INFLUENCE OF SAMPLING SCALE

Henrique Grande¹, Nidia Noemi Fabr  ¹ and Claudio Luiz Santos Sampaio¹

*¹Universidade Federal de Alagoas; Laborat  rio de Ecologia de Peixes e Pesca (LAEPP). Rua
Aristeu de Andrade 452, Farol. Macei  , AL. Cep: 57021-090, Brazil.*

Tel: + 55 82 99826966

Email:henriquegrande@ymail.com

Abstract

The spatial scale of analysis is a potentially important consideration for studies of species diversity and abundance. Reef fish assemblages, for example, are influenced by a combination of deterministic factors (such as habitat structure) and stochastic processes (such as recruitment and disturbance) that vary over time and space and, consequently, the spatial scale of analysis is predicted to influence the observed communities. Here, we investigate the influence of spatial scale on reef fish assemblages in Northeast Brazil by analyzing data from 375 video transects over three orders of spatial magnitude based on ecologically significant features of the habitat: reef (macro-scale); physical structures within a reef (meso-scale), and ; substrate-category of transect (micro-scale). In total, 60 fish species (representing 26 families) were recorded and variations were observed in density, species richness and trophic structure at all three spatial scales. Meso-scale and micro-scale characteristics had a significant influence on spatial distribution for the 25 most abundant species in the study - benthic cover and height of vertical relief being responsible for the majority of the observed variations. We conclude that spatial scale is an important explanatory factor in the structuring of communities and needs to be carefully factored into experimental and applied studies of reef fish community structure.

Key words: Spatial scale, tropic structure, habitat structure, environmental gradients, South America

2.1 Introduction

Spatial patterns of biodiversity are strongly scale dependent (Whittaker et al. 2001; Willis and Whittaker 2002; Mora et al. 2003). At biogeographic (global/regional scales) patterns in species richness are controlled by factors such as area, temperature, environmental stability, and geological processes (Ladle and Whittaker 2011). In contrast, the assembly of communities at finer spatial scales (e.g. biome, habitat, microhabitat) is determined by a combination of the physical characteristics of the habitat and a variety of ecological processes such as biotic interactions (competition, predation, etc.), recruitment, and disturbances (Willis and Whittaker 2002).

Research on reef fish communities at local (sub-regional) scales of analysis suggests that species assemblages are influenced by both deterministic factors (e.g. habitat structure) and stochastic processes (biotic interactions, recruitment, immigration, local extirpation) (Shulman 1984; Hixon and Beets 1993; Syms and Jones 2000). Habitat structure variables - such as benthic cover (Krajewski and Floeter 2011), structural complexity of the substrate (Gratwicke and Speight 2005), exposure to wave motion (Krajewski and Floeter 2011) and depth (Feitoza et al. 2005) - appear to be the most important deterministic factor, probably due to their role in dictating species-specific habitat preferences and by modifying the strength and direction of biotic interactions among fish species (Friedlander and Parrish 1998; Syms and Jones 2000). These, and the other processes that constitute the coral reef system, are “conspicuously multi-scalar” (Sale 1998), with spatial and temporal boundaries determined by the complex interplay between fish biology, the ecological processes that act upon them, and by the architectural patchiness of the coral-reef environment (Connell and Kingsford 1998; García-Charton and Pérez-Ruzafa 2001; Anderson and Millar 2004; García-Charton et al. 2004).

Thus, any study that aims to uncover patterns of coral reef fish assemblages and species richness needs to pay careful attention to sampling scale and the potential for scale-dependence in results (Sale 1998). One potential solution is to

adopt a multi-scalar approach. Such methodology has the potential to reveal different patterns for a given ecological phenomenon (Wheatley and Johnson 2009) or identify trends that studies at any single spatial scale could not have shown. Consequently, ecological patterns simultaneously observed at multiple scales provide a more holistic perspective, and have greater predictive value in exploring the underlying ecological processes than single-scaled observations (Milne 1992).

Understanding the underlying factors that structure reef fish communities at different spatial scales is not only of academic interest. Such information is may also be important for the conservation and management of marine ecosystems (Bellwood et al. 2004) and for monitoring natural and human disturbances (Underwood 1990).

Here, we report the results of a multi-scale study of the factors influencing species richness, density and trophic structure of the fish community from four inshore reefs in the northeast state of Alagoas, Brazil. Our analysis is performed at three spatial scales - covering three orders of magnitude (10s m² to 1000s m²) - carefully chosen to reflect ecologically significant aspects of the reef environment (Sale 1998).

2.2 Material and methods

2.2.1 Study Area and Sampling surveys

The study was conducted in a shallow coastal area in the 'northeastern region' marine ecoregion of Brazil (Spalding et al. 2007) in the state of Alagoas. The study area is located at the extreme southern end of a nationally designated protected area (APA – *Area de Proteção Ambiental*) known as *Costa dos Corais*. Four shallow costal reefs were selected within this area: *Barra de Santo Antônio* Reef (BSR), *Pedra do Davi* Reef (PDR), *Santiago* Reef (SAR) and *Pedra Podre* Reef (PPR). These reefs have an average area of 0.28 km², an average depth of 2.8 m, and are situated approximately 800 m from the shoreline (Fig. 1, Table 1).

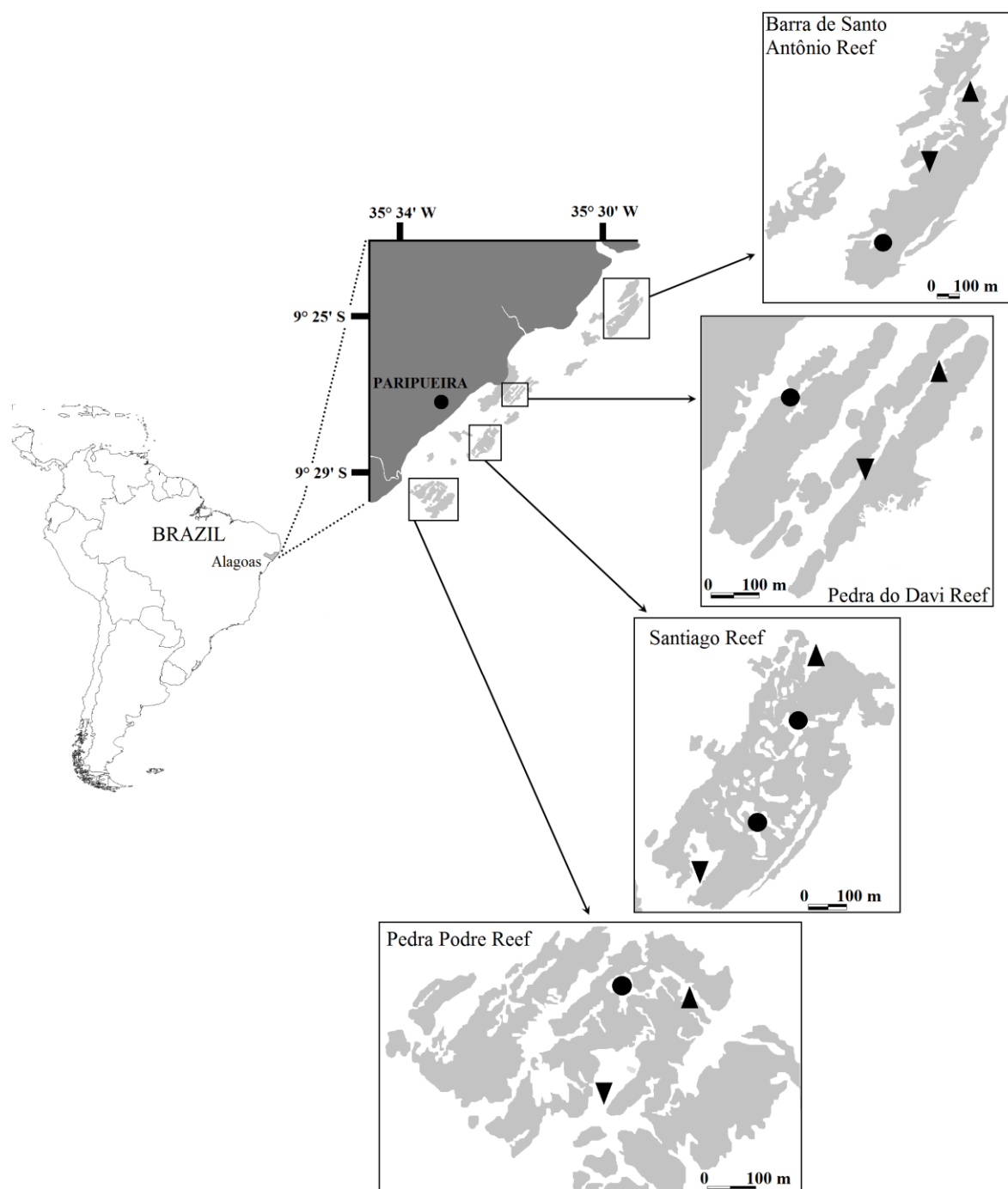
It is important to note that there is no single correct scale to perform samples of reef fish communities (Sale 1998), and choice of sampling and analytical units should be made in relation to reef fish biology, reef architecture and the ecological processes of interest. In this study we aim to identify the key environmental variables influencing the distribution and abundance of fish within and between reefs and, in this context, three ecologically relevant spatial units of comparison were defined:

1. Macro-scale – analysis at the level of the reef. Factors such as the size of the reef and its degree of isolation from other reefs will influence ecological processes such as immigration and local extirpation, especially for smaller and more sedentary species.

2. Meso-scale – analysis at the level of key architectural structures within a reef. The shallow, inshore reefs that predominate in the northeast of Brazil have a very characteristic architecture whereby large flat areas of the reef are exposed at low tide and the fish community is largely restricted to a series of linear features (here designated as ‘canals’) and sheltered lagoons. Moreover, the predominant currents create distinct biophysical habitats in canals on the northern edge of the reef (more turbid) and the southern edge (less turbid). Thus, we divide reefs into three structural units: northern canals, southern canals and lagoons. We further divide canals into inner-wall and outer-wall as this feature may also influence exposure to currents.

3. Microscale – analysis at the level of substrate type. The characteristics of the substrate (e.g. degree and type of algal coverage) may have a profound impact on the utilization of an area by a particular species or trophic group and typically varies over a scale of meters. Here we divide benthic cover into six nominal categories (see below for details).

Fig. 1. Study area in the state of Alagoas, northeast Brazil, indicating the four reefs studied. Circles indicate lagoon habitat, triangle indicate canals on north of the reefs and inverted triangle represent canals on south of the reefs.



Fonte: Autor da dissertação, 2012.

Table 1. Location and size of the samples collected in visual surveys of reef fishes in the coastal system of Paripueira, AL, Brazil.

Reefs	Reef area (km ²)	N° census	Census area (m ²)	Individuals visualized
BSR	0.50	46	522	2,588
PDR	0,14	105	872	10,202
SAR	0.27	84	942	4,806
PPR	0.21	140	948	5,769

Fonte: Autor da dissertação, 2012.

Sampling was conducted during daylight hours during low tides ranging from 0.0 to 0.4 m, between October 2010 and March 2011. This period corresponds to the dry season, when the visibility of water was greater than 4 m - estimated according to the method of Dominici-Arosemena and Wolff (2006). The assessed the composition of reef fish communities was made in a total of 375 belts transects fixed of 20 x 2 m (40m²) distributed within the study area and separate by a minimum distance of 20 m between each. A video transect method and free-diving techniques were used to sample non-cryptic fish species. This methodology was chosen because it requires less diving time, provides a permanent record of each census and allows a higher level of taxonomic verification (Cruz et al. 2008).

Species level identification was performed according to Humann and Deloach (2002) and Sampaio and Nottingham (2008). Reference samples of all species were collected, preserved in 70% alcohol and deposited in the ichthyological collection of the Laboratory of Fish Ecology and Fisheries (LAEPP) at the Federal University of Alagoas, Brazil.

2.2.2 Environmental variables

Macro-scale variables (distance between reefs, reef area, reef perimeter) were measured using geo-referenced satellite images from GeoEye-1, 2009 (spatial resolution 1.65 x 1.65 m, multispectral sensor). Other reef-scale variables included: water temperature (° C), salinity (psu) and dissolved oxygen (mg L⁻¹) - all measured with a HannaHI9898 multi-parametrical probe.

Micro-scale variables were collected during fish transects and included the height of vertical relief (obtained with a GPSMAP 421s / GARMIN echobathymeter) of the transect section of the canals/lagoons and benthic cover determined by the quadrant photo method (Preskitt et al. 2004): a 50x50 cm quadrant was used and photographic records were taken over the length of fixed transects at every 5m. Six nominal categories of benthic coverage were defined: (1) Non-consolidated substrate, including sand and rubble (NC); (2) Turf Algae, consisting mainly of *Halimeda* spp. (TA); (3) Brown algae, mostly *Dictyota* spp. *Dictyopteris* spp. *Padina* spp. and *Sargassum* spp. (BA); (4) Calcareous algae (AC); (5) Colonial cnidarians (CC); (6) Macroalgae (MA). The percentage of benthic coverage was calculated by classifying 20 random points in each quadrant in accordance with the 6 categories described above, and was analyzed with the software Coral Point Count with Excel extensions (CPCE v4.0) (Kohler and Gill 2006).

2.2.3 Data analysis

Species richness, total density and density of different trophic groups was recorded for each transect. The frequency of occurrence (F_o = % censuses that taxon x was recorded) and the relative abundance (A_r = number of individuals of taxon x /total number of individuals) was also calculated. Trophic groups were based on the scheme of Ferreira et al. (2004): territorial herbivores, roving herbivores, mobile invertebrate feeders, omnivores, carnivores, sessile invertebrate feeders and planktivores.

A factorial ANOVA was used to test the hypothesis that significant differences exist in assemblage structure between the three different spatial scales (macro-scale, meso-scale, micro-scale). In our model the individual reefs (macro-scale) represented the fixed factor, while meso-scale and micro-scale groupings were assigned as random factors. The dependent variables used were: species richness, total density and trophic group densities. The null hypothesis of equal variances

between levels was rejected after performing an *a posteriori* Tukey test (HSD) (Zar 1999). The assumptions of normality and homoscedasticity were tested by Kolmogorov-Smirnov and Levene's Tests and, where necessary, data were log-transformed.

A Mantel test was used to assess similarities in assemblage structure between reefs as a function of geographic distance. Two matrices were used, one containing the distances (m) between reefs and the other with density data converted into $\ln(x+1)$ using the Bray-Curtis index.

Canonical correspondence analysis (CCA) was used to identify how assemblages respond to different environmental variables at the three levels of spatial analysis (Braak and Verdonschot 1995). Two additional analyses were performed to investigate the potential influence of macro-scale and meso-scale variables. The significance of the CCA was determined using a Monte Carlo permutation test.

2.3 Results

2.3.1 Community structure

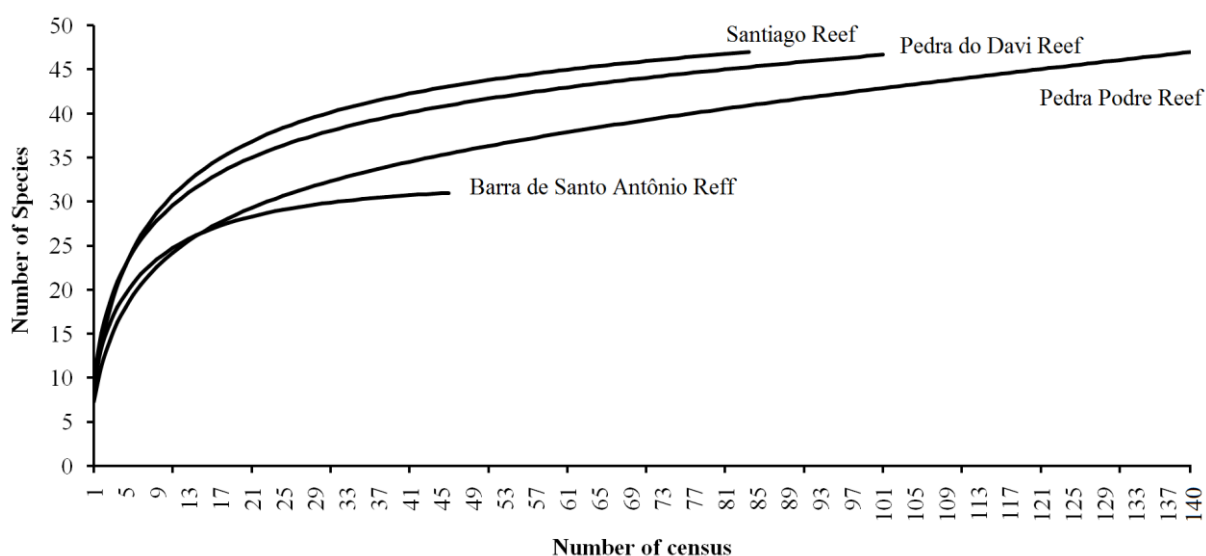
A total of 23,365 individuals of 60 species (26 families) of fish were observed - 25 species representing 98% of the total number of fish. The average density was 62.3 ± 3.2 (ind/40m² $\pm$ SD). Among the reefs surveyed, the highest density was observed in *Pedra do Davi* Reef (97.1 ± 9.5 ind/40m² - mean $\pm$ SD) and *Pedra Podre* Reef had the lowest (41.2 ± 3.5 ind/40m²) (Table 2).

The analysis of rarefaction curves for the total of collected fish shows that the reef formations of *Pedra do Davi*, *Santiago* and *Pedra Podre* had the highest values of species richness (47 sp), while the reef formation of *Barra de Santo Antônio* did not reach the same level (31 sp) (Fig. 2). Despite the number of censuses varying

among reef formations, the number of species observed was close to the stability curve for all reef formations, this means that the number recorded in the census was considered sufficient to sample the reef fish community at different points (Fig. 2)

The most abundant families were: Pomacentridae (40% of total sample), Haemulidae (19%), Acanthuridae (17%), Scaridae (12%), Labridae (4%) and Mullidae (3%). Other families represented less than 1% of the total sample. In terms of species richness, the Haemulidae had the most representatives (8 species), followed by the Scaridae (6), Pomacentridae and Ephinephelidae (5), Lutjanidae (4), Acanthuridae and Labridae (3), and the Holocentridae, Blenniidae, Carangidae, Gobiidae, Labrisomidae, Mullidae, Scianidae with 2 species. All other families were represented by a single species.

Fig. 2. Rarefaction curves for fish species richness on four reefs studied.



Fonte: Autor da dissertação, 2012.

Table 2. Density (ind/40m²), relative abundance (Ar), frequency of occurrence (Fo) and trophic group by species on the reef areas studied.

Family/Species	Trophic group	BSR			SAR			PDR			PPR		
		ind/40m²	Ar	Fo	ind/40m²	Ar	Fo	ind/40m²	Ar	Fo	ind/40m²	Ar	Fo
Acanthuridae													
<i>Acanthuru bahianus</i>	ROVH	21.1±2.16	16.85	78.26	5.95±0.43	8.26	65.48	18.31±1,26	17.38	71.43	1.21±0.11	2.81	47.86
<i>Acanthurus chirurgus</i>	ROVH	0.69±0.14	0.77	10.87	1.05±0.15	1.77	17.86	5.09±0.44	5.04	48.57	0.07±0.01	0.16	5.71
<i>Acanthurus coeruleus</i>	ROVH	0.21±0.03	0.31	15.22	1.14±0.09	1.81	42.86	4.37±0.43	4.31	60.00	0.75±0.06	1.72	42.14
Blenniidae													
<i>Parablennius marmoreus</i>	OMN	0.06±0.02	0.04	2.17	0.03±0.01	0.02	1.19	-	-	-	0.01±0.01	0.02	0.71
<i>Ophioblennius trinitatis</i>	TERH	0.13±0.02	0.23	8.70	0.38±0.09	0.29	10.71	0.13±0.02	0.11	9.52	0.12±0.02	0.28	10.00
Carangidae													
<i>Caranx bartholomaei</i>	CAR	-	-	-	-	-	-	0.07±0.02	0,05	3.81	0.10±0.02	0.23	5.71
<i>Caranx latus</i>	CAR	-	-	-	0.02±0.01	0.04	2.38	0.01±0.01	0,01	0.95	-	-	-
Chaetodontidae													
<i>Chaetodon striatus</i>	SIF	3.40±0.19	3.40	80.43	0.35±0.05	0.42	17.86	0.83±0.07	0.69	39.05	0.17±0.03	0.40	12.14
Diodontidae													
<i>Diodon hystrix</i>	MIF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.01±0.01	0.03	1.43
Gerreidae													
<i>Eucinostomus argenteus</i>	MIF	0.76±0.12	0.54	15.22	0.27±0.05	0.25	7.14	0.72±0.17	0.43	11.43	0.02±0.01	0.05	2.14
Gobiidae													
<i>Elacatinus figaro</i>	OMN	-	-	-	0.01±0.01	0.02	1.19	0.01±0.01	0.01	0.95	-	-	-
<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>	OMN	0.05±0.01	0.08	4.35	0.16±0.03	0.10	5.95	0.80±0.12	0.38	16.19	0.01±0.01	0.03	0.71
Haemulidae													
<i>Anisotremus surinamensis</i>	MIF	-	-	-	1.95±0.44	3.41	11.90	0.18±0.04	0.19	6.67	-	-	-
<i>Anisotremus virginicus</i>	MIF	0.40±0.07	0.62	15.22	0.69±0.07	1.14	30.95	0.77±0.06	0.74	41.90	0.29±0.03	0.64	20.71
<i>Anisotremus moricandi</i>	MIF	0.13±0.03	0.23	4.35	0.22±0.04	0.25	11.90	0.12±0.02	0.13	11.43	0.07±0.01	0.17	7.14
<i>Haemulon squamipinna</i>	MIF	1.47±0.39	2.51	8.7	1.79±0.46	3.12	5.95	2.28±0.43	2.31	13.33	1.77±0.35	3.99	14.29

Family/Species	Trophic group	BSR			SAR			PDR			PPR		
		ind/40m ²	Ar	Fo	ind/40m ²	Ar	Fo	ind/40m ²	Ar	Fo	ind/40m ²	Ar	Fo
<i>Haemulon plumieri</i>	MIF	1.59±0.17	1.47	47.83	0.99±0.16	1.00	27.38	1.37±0.22	1.32	37.14	0.25±0.03	0.57	16.43
<i>Haemulon parrai</i>	MIF	2.03±0.24	2.51	30.43	2.30±0.35	1.96	33.33	3.53±0.55	3.14	27.62	0.96±0.19	2.10	17.86
<i>Haemulon aurelineatum</i>	MIF	13.72±1.7	20.67	47.83	5.86±0.72	6.18	41.67	11.77±1.7	9.18	49.52	5.46±0.67	11.7	47.14
<i>Haemulon steindachneri</i>	MIF	0.34±0.07	0.50	8.70	0.27±0.05	0.27	8.33	0.29±0.06	0.29	11.43	0.12±0.04	0.26	4.29
Holocentridae													
<i>Holocentrus ascensionis</i>	MIF	0.56±0.12	0.77	15.22	0.81±0.10	1.29	25.00	0.36±0.05	0.33	19.05	0.15±0.02	0.35	12.14
<i>Myripristis jacobus</i>	PLA	-	-	-	0.13±0.04	0.23	3.57				0.04±0.01	0.09	2.86
Labridae													
<i>Halichoeres poeyi</i>	MIF	2.77±0.27	2.98	63.04	3.75±0.49	3.66	46.43	2.83±0.26	2.32	49.52	1.19±0.08	2.77	53.57
<i>Halichoeres brasiliensis</i>	MIF	0.32±0.05	0.54	13.04	1.22±0.11	1.60	38.10	1.11±0.13	0.91	38.10	0.77±0.06	1.75	42.86
<i>Halichoeres pictus</i>	MIF	-	-	-	-	-	-	0.10±0.03	0.09	4.76	0.01±0.01	0.03	1.43
Labrisomidae													
<i>Labrisomus nuchipinnis</i>	CAR	0.25±0.04	0.31	15.22	0.55±0.07	0.44	19.05	0.30±0.05	0.18	13.33	0.14±0.02	0.31	12.14
<i>Malacoctenus delalandei</i>	MIF	-	-	-	0.03±0.02	0.02	1.19	0.04±0.02	0.02	1.90	0.01±0.01	0.02	0.71
Lutjanidae													
<i>Lutjanus analis</i>	CAR	0.03±0.01	0.04	2.17	0.14±0.03	0.12	7.14	-	-	-	0.01±0.01	0.02	0.71
<i>Lutjanus alexandrei</i>	CAR	0.04±0.01	0.08	4.35	0.09±0.02	0.08	4.76	0.11±0.02	0.12	8.57	0.04±0.03	0.09	0.71
<i>Lutjanus jocu</i>	CAR	-	-	-	0.04±0.02	0.04	2.38	0.03±0.01	0.03	2.86	0.03±0.01	0.07	2.86
<i>Ocyurus chrysurus</i>	CAR	-	-	-	0.14±0.02	0.21	9.52	0.10±0.02	0.11	6.67	0.01±0.01	0.02	0.71
Mugilidae													
<i>Mugil curema</i>	OMN	-	-	-	-	-	-	0.06±0.03	0.06	0.95	-	-	-
Mullidae													
<i>Pseudopeneus maculatus</i>	MIF	2.27±0.24	2.67	34.78	2.88±0.28	3.29	33.33	3.99±0.38	2.88	48.57	1.03±0.12	2.34	32.14
<i>Mulloidichthys martinicus</i>	MIF	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.01±0.01	0.02	0.71
Ogcocephalidae													
<i>Ogcocephalus vespertilio</i>	MIF	-	-	-	-	-	-	0.01±0.01	0.01	0.95	-	-	-

Family/Species	Trophic group	BSR			SAR			PDR			PPR		
		ind/40m ²	Ar	Fo	ind/40m ²	Ar	Fo	ind/40m ²	Ar	Fo	ind/40m ²	Ar	Fo
Ophichthidae													
<i>Myrichthys ocellatus</i>	CAR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.01±0.01	0.02	0.71
Ostraciidae													
<i>Acanthostracion polygonia</i>	OMN	-	-	-	-	-	-	0.01±0.01	0.01	0.95	-	-	-
Pempherididae													
<i>Pempheris schomburgki</i>	PLA	-	-	-	3.93±1.59	6.87	2.38	-	-	-	-	-	-
Pomacentridae													
<i>Pomacanthus paru</i>	OMN	0.11±0.02	0.15	8.70	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Abudefduf saxatilis</i>	TERH	3.95±0.35	5.68	50.00	4.19±0.43	6.76	46.43	5.31±0.47	4.57	60.00	5.37±0.51	12.60	60.71
<i>Microspathodon chrysurus</i>	TERH	-	-	-	0.04±0.01	0.06	3.57	0.04±0.01	0.04	3.81	0.01±0.01	0.02	0.71
<i>Chromis multilineata</i>	PLA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.01±0.01	0.03	0.71
<i>Stegastes fuscus</i>	TERH	14.83±0.53	16.85	89.13	26.65±1.05	34.89	96.43	31.58±1.16	12.85	99.05	19.05±0.77	44.24	93.57
<i>Stegastes variabilis</i>	TERH	1.90±0.11	2.43	56.52	0.78±0.10	0.58	17.86	0.19±0.03	0.12	9.52	0.10±0.02	0.23	7.14
Scaridae													
<i>Scarus tripinosomus</i>	ROVH	-	-	-	0.13±0.03	0.23	8.33	0.17±0.04	0.13	6.67	0.05±0.01	0.10	3.57
<i>Scarus zelindae</i>	ROVH	-	-	-	0.24±0.04	0.42	11.90	0.34±0.07	0.32	11.43	0.16±0.03	0.36	10.71
<i>Sparisoma rubripinne</i>	ROVH	0.07±0.02	0.08	4.35	0.11±0.02	0.17	5.95	0.05±0.01	0.04	3.81	0.03±0.02	0.05	0.71
<i>Sparisoma radians</i>	ROVH	2.57±0.32	2.47	52.17	1.56±0.18	1.60	30.95	2.08±0.26	1.94	37.14	0.58±0.06	1.37	31.43
<i>Sparisoma amplum</i>	ROVH	-	-	-	0.02±0.01	0.04	2.38	0.02±0.01	0.02	0.95	-	-	-
<i>Sparisoma axillare</i>	ROVH	7.91±0.52	8.42	84.78	4.62±0.32	6.01	70.24	13.46±1.06	12.85	78.10	2.94±0.20	6.76	65.00
Sciaenidae													
<i>Pareques acuminatus</i>	CAR	0.40±0.05	0.46	17.39	0.06±0.02	0.06	3.57	0.04±0.02	0.02	1.90	-	-	-
<i>Odontoscion dentex</i>	CAR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.09±0.06	0.23	0.71
Scorpaenidae													
<i>Scorpaena plumieri</i>	MIF	-	-	-	0.01±0.01	0.02	1.19	-	-	-	0.01±0.01	0.02	0.71

Family/Species	Trophic group	BSR			SAR			PDR			PPR		
		ind/40m ²	Ar	Fo	ind/40m ²	Ar	Fo	ind/40m ²	Ar	Fo	ind/40m ²	Ar	Fo
Synodontidae													
<i>Synodus intermedius</i>	CAR	-	-	-	0.12±0.02	0.21	7.14	0.03±0.01	0.03	2.86	0.04±0.01	0.09	2.86
Ephinephelidae													
<i>Cephalopholis fulva</i>	CAR	-	-	-	0.10±0.02	0.17	9.52	0.03±0.01	0.03	2.86	0.12±0.02	0.28	11.43
<i>Alphestes afer</i>	CAR	-	-	-				0.01±0.01	0.01	0.95	0.01±0.01	0.02	0.73
<i>Epinephelus adscensionis</i>	CAR	0.36±0.03	0.54	28.26	0.69±0.11	0.56	22.62	0.29±0.04	0.24	19.05	0.22±0.03	0.50	17.14
<i>Mycteroperca bonaci</i>	CAR	-	-	-	0.01±0.01	0.02	1.19	-	-	-	-	-	-
<i>Rypticus saponaceus</i>	CAR	-	-	-	0.01±0.01	0.02	1.19	-	-	-	-	-	-
Tetraodontidae													
<i>Sphoeroides testudineus</i>	OMN	-	-	-	-	-	-	0.01±0.01	0.01	0.95	-	-	-

Fonte: Autor da dissertação, 2012.

2.3.2 Spatial variation

According to factorial ANOVA, the values of species density per transect showed significant variations at all designated scales; supra-reef, intra-reef and intra-habitat (Table 3), while species richness varied significantly in the scales supra-reef and intra-reef (Table 3). However in the density data, the interaction term was significant between all spatial scales. In richness data, the interaction term was significant just between reefs and habitat (Table 3).

The supra-reef scale, the Tukey test indicates that the density of individuals per transect is significantly higher on Pedra do Davi Reef, and the lowest values on Pedra Podre Reef [Fig. 3(a)]. In terms of species richness per transect Pedra Podre Reef showed the lowest values among all reefs [Fig. 3(b)].

On the intra-reef scale, canals differ significantly from the lagoon ($p < 0.01$), with higher densities of individuals compared to the lagoon. There was no significant difference in richness data between the northern canals and other habitats ($p < 0.05$). On the intra-habitat scale, a significant variation was observed in the density data, where the highest values were observed on micro-habitat that has a predominance of coralline algae in south canal of the Barra de Santo Antônio Reef ($p < 0.01$), and Santiago reef ($p < 0.0001$) [Fig. 3(c)].

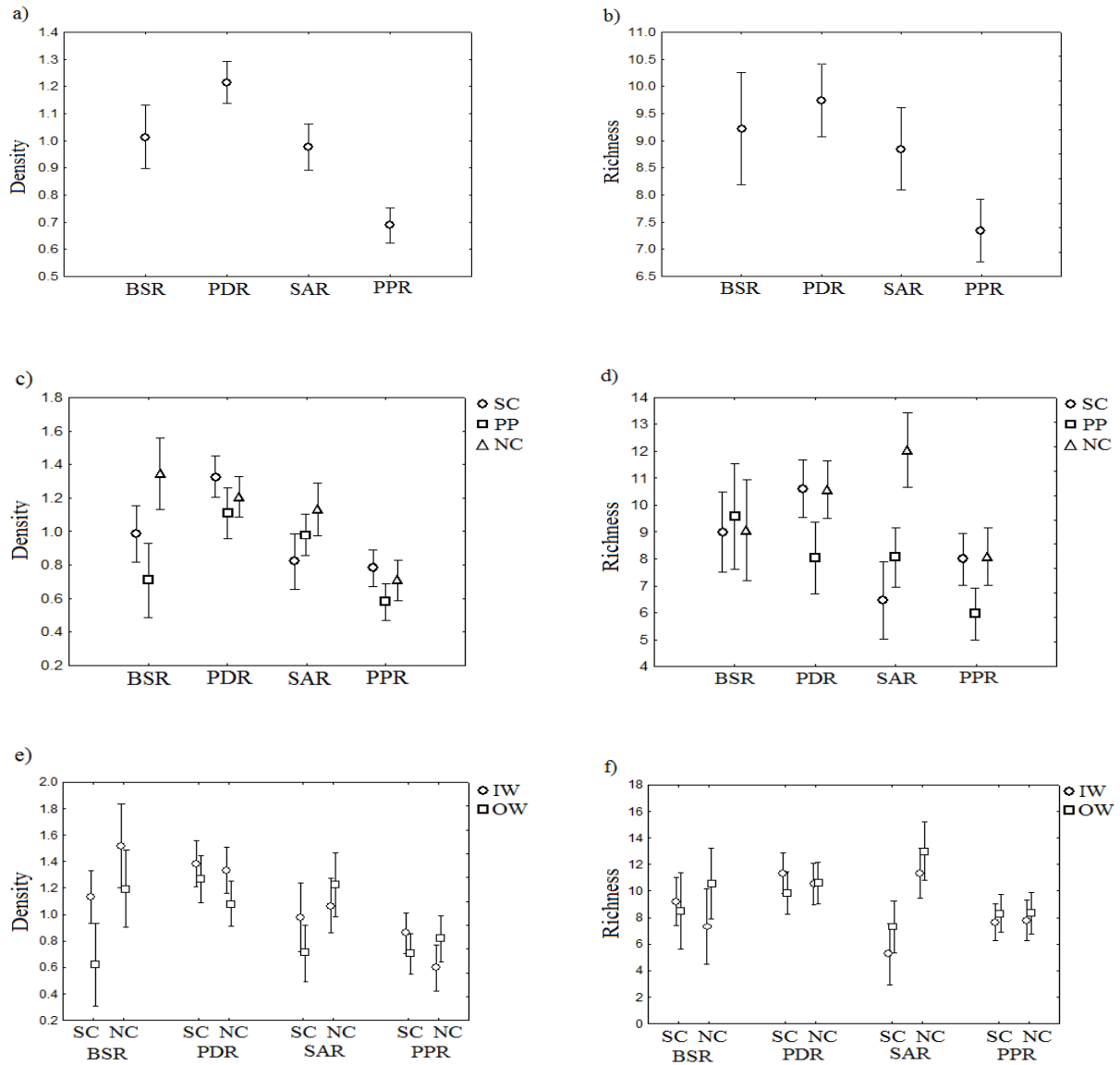
On the intra-habitat scale, a significant variation was observed in the density data, where the highest values were presented on the inner wall of the canal south of Barra de Santo Antônio ($p < 0.01$) [Fig. 3(e) and 3(f)].

Table 3. Factorial ANOVA results testing the effects of 'reefs', 'habitats' and 'intra-habitats' on the standard species density, species richness and density of the trophic guilds.

Source of variation	d.f.	SS	MS	F	P
Species density					
Reef	3	16.7826	5.5942	36.769	0.000000
Habitat	2	3.0553	1.5277	10.041	0.000057
Intra-habitat	1	1.2138	1.2138	7.914	0.005324
(Reef * Habitat)	6	3.5490	0.5915	3.888	0.000892
(Reef * intra-habitat)	3	1.2787	0.4262	2.779	0.041884
(Habitat * intra-habitat)	1	0.5782	0.5782	3.770	0.043383
(Reef * Habitat * intra-habitat)	3	0.5779	0.5779	2.908	0.049000
Species richness					
Reef	3	373.50	124.50	10.482	0.000001
Habitat	2	208.66	104.33	8.783	0.000188
Intra-habitat	1	28.38	28.38	2.261	0.134016
(Reef * Habitat)	6	350.89	58.48	4.923	0.000074
(Reef * intra-habitat)	3	55.16	18.39	1.465	0.224789
(Habitat * intra-habitat)	1	18.86	18.86	1.503	0.221437
(Reef * Habitat * intra-habitat)	3	30.02	10.01	0.797	0.496428
TERH density					
Reef	3	2.75525	0.91842	14.6513	0.000000
Habitat	2	0.49247	0.24624	3.9282	0.020522
Intra-habitat	1	1.95434	1.95434	61.456	0.000000
(Reef * Habitat)	6	1.60958	0.26826	4.2705	0.000349
(Reef * intra-habitat)	3	0.76396	0.25465	8.0008	0.000042
(Habitat * intra-habitat)	1	1.10854	1.10854	34.859	0.000000
(Reef * Habitat * intra-habitat)	3	0.95756	0.31919	10.037	0.000003
ROVH density					
Reef	3	11.25160	3.75053	42.0669	0.000000
Habitat	2	4.70199	2.35099	26.3694	0.000000
Intra-habitat	1	0.00075	0.00075	0.0070	0.933358
(Reef * Habitat)	6	12.84116	2.14019	24.0050	0.000000
(Reef * intra-habitat)	3	0.57824	0.5782	3.770	0.103383
(Habitat * intra-habitat)	1	0.19389	0.19389	1.8102	0.179797
(Reef * Habitat * intra-habitat)	3	0.58045	0.19348	1.8064	0.146709
MIF density					
Reef	3	0.09660	0.03220	1.1006	0.059832
Habitat	2	0.10485	0.05242	0.4114	0.663023
Intra-habitat	1	0.02943	0.02943	0.2401	0.624577
(Reef * Habitat)	6	0.03657	0.03657	2.4486	0.052217
(Reef * intra-habitat)	3	0.09021	0.09021	3.1241	0.059159
(Habitat * intra-habitat)	1	0.24019	0.24019	1.9598	0.162870
(Reef * Habitat * intra-habitat)	3	0.57217	0.19072	1.5562	0.200796
OMN density					
Reef	3	0.086774	0.028925	1.1654	0.322817
Habitat	2	0.031336	0.015668	0.6313	0.532504
Intra-habitat	1	0.001105	0.001105	0.0409	0.839971
(Reef * Habitat)	6	0.274910	0.045818	1.8460	0.089293
(Reef * intra-habitat)	3	0.092791	0.092791	3.2241	0.058159
(Habitat * intra-habitat)	1	0.095749	0.095749	3.5398	0.061159
(Reef * Habitat * intra-habitat)	3	0.061005	0.020335	0.7518	0.522308

Fonte: Autor da dissertação, 2012.

Fig. 3. Componentes de variation in density [(individuals/transect area)ln + 1] and richness (n° species/transect) on supra-reef (a, b), intra-reef (c, d) and intra-habitat scales (e, f). Vertical bars denote confidence intervals of 95%. Label: (BSR) Barra de Santo Antônio Reef; (PDR) Pedra do Davi Reef; (SAR) Santiago Reef; (PPR) Pedra Podre Reef; (NC) canals to the north and south (SC); (IW) inner wall of the canal; (OW) outer wall of the canal.



Fonte: Autor da dissertação, 2012.

In general, when the reefs are combined, territorial herbivores (TERH) with only four species have the highest abundance among trophic groups, with the species *Stegastes fuscus* being more abundant (Fig. 4). In this trophic guild, the density of the species presented significant variations at all spatial scales, and in the supra-reef scale, the density of individuals was significantly higher on reefs of Pedra do Davi and Santiago ($p < 0.01$) (Fig. 5).

In the intra-reef scale, the majority of the canals north of the reef formations had the highest densities of territorial herbivores. Significant differences were observed on the Pedra do Davi Reef, with the southern canal with the lowest value of individuals per transect among reef habitats ($p < 0.05$) [Fig. 5(b)].

On the intra-habitat scale there is an influence of micro-habitats in the spatial structuring of territorial herbivores, observing a density in the guild, significantly more abundant on the inner wall of the canals in most reef formations ($p < 0.05$) [Fig. 7(a) and 7(b)], with the exception on Barra de Santo Antônio Reef and north canal of Pedra Podre and Santiago Reefs ($p > 0.05$) [Fig. 7(a)]. Though the interaction term was significant in all spatial scales adopted (Table 3) suggesting that the difference between the factors does not occur in the same manner throughout the sample distribution.

The second most abundant trophic group in the community was of roving herbivores (ROVH), represented exclusively by the Acanthuridae and Scaridae families with nine species (Fig. 4). This trophic group was the most abundant on the reefs of Pedra do Davi and Barra de Santo Antônio due to the high abundance of the species *Acanthurus bahianus* and *Sparisoma axillare*, differing significantly from other reefs in terms of density per transect ($p < 0.001$) (Fig. 5).

Within the habitats, the canals north of the reefs showed a higher density in relation to other habitats, observing significant differences in Barra de Santo Antônio Reef, with a density significantly higher in the north canals ($p < 0.001$) [Fig. 6(a)]. In the

Pedra do Davi Reef, the roving herbivores density varied significantly between all habitats ($p < 0.05$) [Table III and Fig.6(c)]. However, the interaction term was significant between the Reef vs Habitat scales (Table 3).

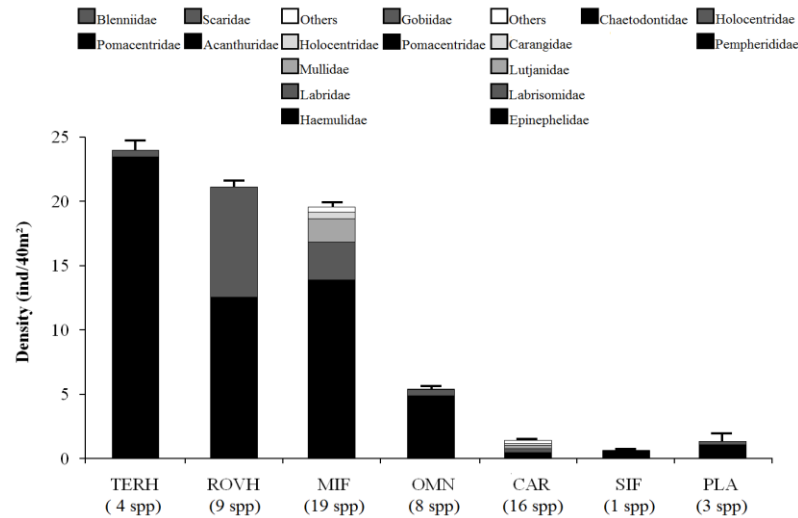
On the intra-habitat scale, despite observing a trend in the pattern of roving herbivores structuring, in association to micro-habitat with predominance of brown algae and macroalgae [Fig. 7(a) and 7(b)], no statistically significant differences were observed between the microhabitats, with the exception on canals influenced by currents northern of the Barra de Santo Antônio Reef, where the density in micro-habitat with predominance of coralline algae was significantly greater than in the outers micro-habitats ($p < 0.049$) [Fig. 7(a)].

In the community of reef fishes, mobile invertebrate feeders were the third most abundant trophic group. Of the 19 species recorded in this category trophic *Haemulon aurelinatum* and *Halichoeres Poey*, representatives of the families *Labridae* and *Haemulidae* were the most dominant respectively (Fig. 4). In the supra-reef, intra-reef and intra-habitat scales no significant differences were found between reefs, habitats within each reef and between micro-habitats present in the environment (Table 3).

The omnivorous containing 6 species did not differ significantly in terms of density between the assigned spatial scales (Table 3). This trophic guild was the fourth most abundant group in the study area and was represented mainly by species *Abudefduf saxatilis* (Fig. 4).

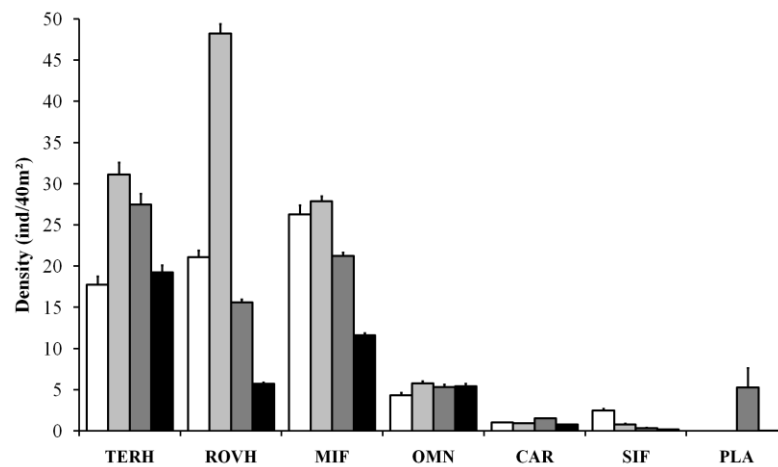
The carnivores, planktivores and sessile invertebrate feeders did not participate in the factorial analysis of variance, due to the low abundance recorded in this study (Fig. 4).

Fig. 4. The trophic groups recorded in present study, their mean (+ SE) density, number of species and families composition. Labels: TERH, territorial herbivores; ROVH, roving herbivores; MIF, mobile invertebrate feeders; OMN, omnivores, CAR, carnivores, SIF, sessile invertebrate feeders; PLA, planktivores.



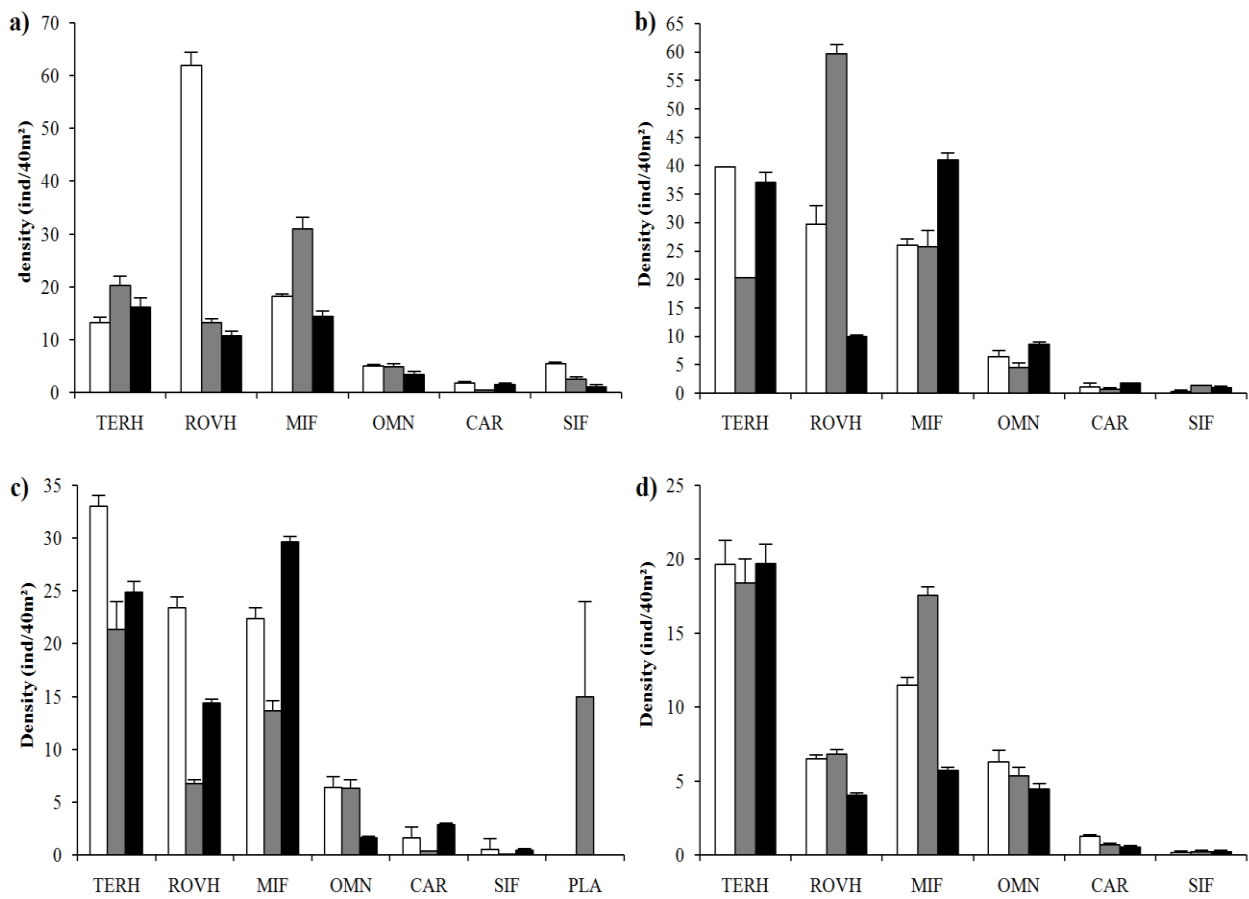
Fonte: Autor da dissertação, 2012.

Fig. 5. Density of trophic groups (mean + S.E.) on each reef (Barra de Santo Antônio Reef – white bars; Pedra do Davi Reef - gray bars; Santiago Reef – dark gray bar; Pedra Podre Reef – black bars).



Fonte: Autor da dissertação, 2012.

Fig.6. Density of trophic groups (mean + S.E.) on each habitat: canals to the north (white bars), canals to the south (gray bars) and lagoon (black bars) within the reefs [(a) Barra de Santo Antônio Reef; (b) Pedra do Davi Reef; (c) Santiago Reef ; (d) Pedra Podre Reef]



Fonte: Autor da dissertação, 2012.

2.3.3 Relationship Between Habitat Structure and Density of Reef Fish

There was no influence of geographical distances between reefs ($r = 0.024$, $p = 0.421$), suggesting that assemblage structure between reefs is not strongly influenced by processes such as immigration and local extirpation. Meso-scale variables such as dissolved oxygen and water temperature were responsible for the majority of variability in the density of species, with axis 1 accounting for 60.6% of the variance and axis 2 account for 23.2% (Table 4 and Fig. 4a). Two groups can be distinguished from the CCA plot: the first group includes species of roving herbivorous, territorial herbivorous *Stegastes variabilis*, and the sessile invertebrate feeder *Chaetodon striatus*. These species had a positive relationship to temperature, a variable strongly associated with shallow water areas (Fig. 4a). The second CCA grouping was associated to sites with higher dissolved oxygen and lower temperatures characteristic of deeper areas of the reef. This group included some species of mobile invertebrate feeders, the carnivore *Epinephelus adscensionis* and the omnivore *Abudefduf saxatilis*. However, it should be noted that most species were clustered near the central axis, indicating a relatively low influence of meso-scale environmental variables.

The CCA indicated that the density of fishes was influenced by various structural elements of the habitat, with calcareous algae, brown algae and vertical relief explaining most of the variation in fish density (Table 4 and Fig 4b). The variables that explained most variation in the density of roving herbivorous were brown algae and macroalgae cover, with species such as *Sparisoma axillare*, *Acanthurus bahianus*, *Acanthurus chirurgus*, *Scarus zelindae*, *Sparissoma radians* and *Eucinostomus sargentus* associated with these substrates (Fig 4b). Variation in the density of territorial herbivores was associated with calcareous algae, vertical relief and turf algae substrates. Within this group *Stegastes fuscus* and *Ophioblennius trinitatis* had higher density in areas with higher cover of calcareous algae and turf algae. However, *Stegastes variabilis* was associated with unconsolidated substrate. Some species, mainly those belonging to the

mobile invertebrate feeders guild, showed plastic behavior with respect to environmental variables as indicated by a position near the center of the plot. However, the density of *Holocentrus ascensionis*, *Halichoeres brasiliensis*, *Anisotremus virginicus*, *Anisotremus moricandi* and *Anisotremus surinamensis* was higher in sites with greater vertical relief and cover of calcareous algae. Moreover, the density of *Pseudopenaeus maculatus* was slightly associated with unconsolidated substrate (Fig. 4b). Omnivorous species such as *Abudefduf saxatilis* were associated with vertical relief, while *Chaetodon striatus* was associated with the presence of the colonial cnidarians and Macroalgae and the carnivore *Epinephelus adscensionis* was not strongly correlated with any particular category of benthic cover (Fig. 4b).

Table 4. Marginal and conditional effects of intra-reef and intra-reef environmental variables in the density of reef fish recorded in the study areas. Label for variable types: CA, calcareous algae, BA, brown algae, VR, vertical relief; NC, non-consolidated substrate, TA, green algae, MA, macroalgae, CC, colonial cnidarians, BR, bare reef, DO, dissolved oxygen, T° C, temperature, pH, hydrogen potential, SA, salinity.

	Marginal effect		Condicional effect			
	Variablel	λ	Variablel	λ	A P	F
Intra-reef variables	DO	0.04	DO	0.04	0.001	8.44
	T°C	0.04	T°C	0.03	0.001	5.62
	pH	0.02	pH	0.02	0.003	3.35
	SA	0.01	SA	0.01	0.013	2.20
Intra-habitat variables	CA	0.15	CA	0.15	0.003	27.43
	BA	0.12	NC	0.06	0.003	13.12
	VR	0.10	VR	0.05	0.002	9.13
	NC	0.07	TA	0.03	0.001	7.16
	TA	0.06	MA	0.02	0.002	3.78
	MA	0.03	CC	0.01	0.093	2.37
	CC	0.03	BA	0.02	0.002	3.15
	BR	0.03	BR	0.02	0.001	3.85

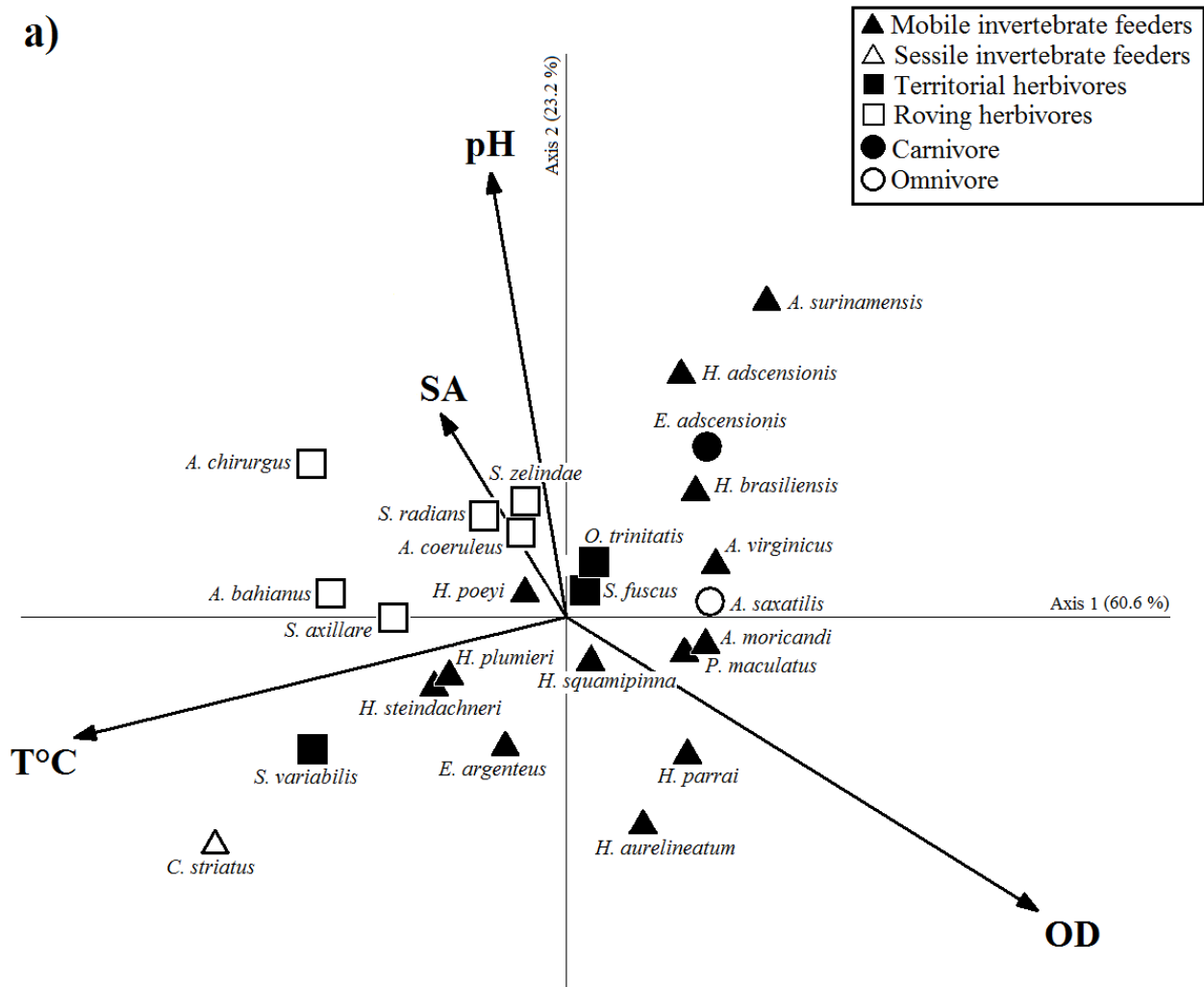
Fonte: Autor da dissertação, 2012.

Table 5. Results of canonical correspondence analyses (CCA) for reef fish community and environmental data.

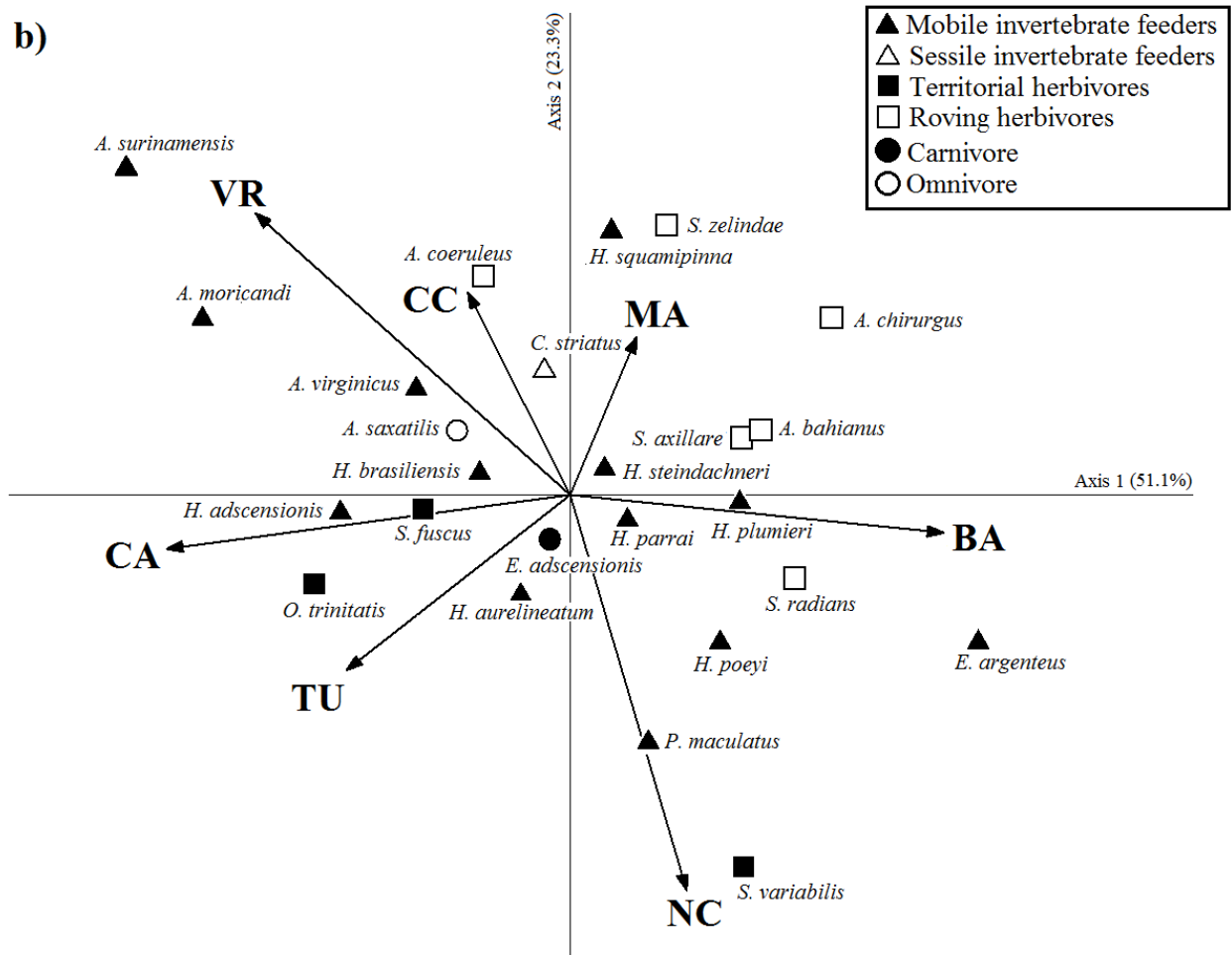
	Intra-habitat variables					Intra-reef variables				
	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	Total	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	Total
Eigenvalues	0.16	0.08	0.04	0.02	1.924	0.06	0.05	0.02	0.01	2.126
Species correlations	0.71	0.67	0.43	0.35		0.550	0.371	0.276	0.273	
Cumulative (% variance)										
species data	8.1	12.2	14.1	14.9		2.6	5.0	5.7	6.1	
Species-environment	50.0	75.1	86.9	91.8		42.5	79.8	91.8	98.5	
Sum eigenvalues					1.924					2.126
Sum canonical eigenvalues					0.313					0.132

Fonte: Autor da dissertação, 2012.

Fig. 8. Ordination diagram (biplot) from canonical correspondence analysis, including the points with the density data (n° individuals/transect area) of the 25 most abundant species and vectors of environmental variables intra-reef (a) and intra-habitat (b). Environmental variables: CA, calcareous algae, BA, brown algae, VR, vertical relief; NC, non-consolidated substrate, TA, green algae, MA, macroalgae, CC, colonial cnidarians, DO, dissolved oxygen, T° C, temperature, pH, hydrogen potential, SA, salinity.



Fonte: Autor da dissertação, 2012.



Fonte: Autor da dissertação, 2012.

2.4 Discussion

The present study provides strong evidence that spatial scale is an important explanatory factor for explain the structure of reef fish communities in shallow reefs in the southwestern Atlantic. Species richness, total fish density and density of territorial herbivorous and roving herbivorous varied substantially among reefs (macro-scale), and between structural elements within reefs (meso-scale). However, characteristics of micro-habitats such as benthic cover had no explanatory power for species richness and the density of roving herbivorous, mobile invertebrate feeders and sessile invertebrate feeders. This latter result may be a consequence of foraging strategies that encompass a range of microhabitats or the influence of factors that are not micro-habitat specific. For example, parrotfish have been observed to feed on a wide range of substrates and, in their terminal phase, are strongly territorial (Bonaldo et al. 2006).

The significant interaction terms observed between spatial scales indicates the potential interdependence and hierarchical nature of many aspects of the reef environment where a number of processes may simultaneously influence reef fish assemblage structure (García-Charton and Pérez-Ruzafa 2001; García-Charton et al. 2004; Malcolm et al. 2007; Tuya et al. 2009). However, not all habitat effects scale up, and teasing apart the relative influence of different factors for a given species may require carefully designed multi-scale studies. For example, Tolimieri (1995) observed that micro-habitat choice rather than differential mortality determined the distribution of the three-spot damselfish *Stegastes planifrons* but, significantly, these habitat effects did not scale up to explain large-scale patterns (e.g. between reefs) of recruitment.

In the current study the physical architecture of the coral reefs was the major factor responsible for variation in assemblage structure between reefs. Interestingly, among the abiotic variables measured in this study - distance between reefs, temperature, salinity, dissolved oxygen and pH, depth and vertical relief – only depth and vertical relief explained variance in abundance and composition of fish. These two

factors largely define differences between reefs since they are thought to determine in the availability of habitats for reef species (Dominici-Arosemena and Wolff 2006; Francini-Filho and de Moura 2008). However, by this logic the shallow *Barra de Santo Antônio* Reef areas should have the lowest values of density and species richness rather than *Pedra Podre* Reef that has an intermediate depth among the reefs studied. In this case the apparent loss of local biodiversity at *Pedra Podre* Reef might be a consequence of the intense tourist activity at the reef. Tourism can strongly influence reef fish communities by modifying habitat structure through reef walking, snorkeling and diving activities (Hasler and Ott 2008; Ilarri et al. 2008)

Within reefs lagoons and canals differed in species richness and density. These differences can be explained by differences in the physical attributes associated with these structures such as the presence of currents, variation in temperature and the amount of dissolved oxygen. Shallow habitats such as lagoons tend to have a stressful physical environment imposed by high water temperatures and low dissolved oxygen. Such conditions favour tolerant species and restrict the presence of larvae and juvenile fishes (Nagelkerken et al. 2000). By contrast, deeper environments contain more species because they provide better environmental conditions and possess a greater number of niches (Letourneur et al. 2003).

At the micro-scale high vertical relief appeared to be the main factor influencing the spatial distribution of reef fish. This has previously been reported as an important factor in determining the richness and diversity of reef fishes in various studies (Luckhurst and Luckhurst 1978; Ferreira et al. 2001; Gratwicke and Speight 2005). Vertical relief provides shelter against physical stress, protection from predators, and provides food (Lara and González 1998; Willis and Anderson 2003; Almany 2004; Gratwicke and Speight 2005). Other factors such as patchiness and food availability may also have some limited, local influence. For example, the high density of species in

the northern canal of *Barra de Santo Antônio* Reef may be due to the high proportion of benthic algae (88.6%) in that area.

The high density of *Stegastes fuscus* in our samples is an important factor explaining the significant interactions between spatial scales of analysis, because this group was associated with the predominance of calcareous algae and shallow waters - a characteristic observed in the inner wall of the canals, lagoons and some reefs. The high abundance of *S.fuscus* is unsurprising because of its widespread occurrence on the Brazilian coast (Ferreira et al. 2004) and its preference for shallow water where there are abundant quantities of its main food source, filamentous algae (Ferreira et al. 1998).

In roving herbivores, the most abundant species such as *Sparisoma axillare*, *Sparisoma radians*, *Acanthurus chirurgus* and *Acanthurus bahianus* were associated with the presence of presence of brown algae, while the species *Scarus zelindae*, *Acanthurus coeruleus* were associated with macroalgae and the presence of corals. These results support the observation that reef herbivores are spatially distributed according to food availability (Mateo and Tobias 2001). The presence of the agonistic interactions among species between territorial and roving herbivores may also be an important determinant of spatial patterns in these trophic groups (Choat and Bellwood 1985). Thus, in the present study high abundances of species of Scaridae and Acanthuridae are broadly associated with areas of low density *Stegastes fuscus*.

Mobile invertebrate feeders showed no clear distribution patterns, probably due to the high diversity of species and feeding strategies (Ferreira et al. 2004; Krajewski and Floeter 2011). For example, *Haemulon squamapina* was associated with sites with a greater abundance of macroalgae while *Haemulon plumieri* and *Eucinostomos argenteus* were associated with areas of brown algae. *Anisotremus surinamensis*, *Anisotremus moricandi*, *Anisotremus virginicus* and *Halichoeres brasiliensis* were most abundant in the habitats with high vertical relief and the fossorial feeders *Halichoeres poey* and *Pseudopenaeus maculatus* were associated with non-consolidated substrates.

Omnivorous species were mainly represented by *Abudefduf saxatilis*, which occurred in areas of high vertical relief – an indication of large coral formations. This type of micro-habitat has a high level of structural complexity, allowing for the establishment of different types of benthic organisms that form the diet of *A.saxatilis* (Randall 1967).

The trophic category of carnivores contained a high number (17) of species. However, as anticipated this was one of the least abundant groups due to both their position in the food chain and, perhaps, as a consequence of pressure from the local fishing activities.

Sessile invertebrate feeders are adapted to the consumption of low-calorie resources, mostly benthic invertebrates associated with hard substrates (Harmelin-Vivien 2002). In the present study this trophic group was represented exclusively by *Chaetodon striatus*, a species strongly associated with micro-habitats containing colonial cnidarians which act as its principal food source (Ferreira et al. 2004) and macro-algae which provide refuge from predation and shelter for recruitment of juveniles (Anderson and Millar 2004).

Likewise, planktivores had low species richness and abundance, being represented by only two species: *Pempheris schomburgki* and *Myripristis jacobus*. The low representation of this guild is unsurprising as planktivores are generally more common in pelagic environments with good visibility where macro-zooplankton become concentrated (Ferreira et al. 2004). In the present study, the planktivores were mainly observed in areas of high turbulence - a factor which is often associated with high levels of plankton (Floeter et al. 2007).

As with all models that seek to explain community composition, a significant proportion of the variation was not explained, indicating the influence of other factors. Much of this unexplained variation is probably attributable to pre- and post-recruitment

processes which have been frequently identified as important factors structuring of reef fishes communities (Shulman 1984; Hixon 1991).

Acknowledgments

The authors would like to thanks CAPES and CNPQ for financial and technical support; Professor Richard J. Ladle for reviewing the manuscript and Professors B.P. Ferreira, V.S. Batista and A.C.M. Malhado for valuable suggestions and discussions.

REFERENCES¹

- Almany GR (2004) Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? *Oikos* 106: 275-284 doi 10.1111/j.0030-1299.2004.13193.x
- Anderson MJ, Millar RB (2004) Spatial variation and effects of habitat on temperate reef fish assemblages in northeastern New Zealand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 305: 191-221
- Bonaldo R, Krajewski J, Sazima C, Sazima I (2006) Foraging activity and resource use by three parrotfish species at Fernando de Noronha Archipelago, tropical West Atlantic. *Marine Biology* 149: 423-433 doi 10.1007/s00227-005-0233-9
- Braak CJF, Verdonschot PFM (1995) Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences - Research Across Boundaries* 57: 255-289 doi 10.1007/bf00877430
- Choat JH, Bellwood DR (1985) Interactions amongst herbivorous fishes on a coral reef: influence of spatial variation. *Marine Biology* 89: 221-234 doi 10.1007/bf00393655
- Connell SD, Kingsford MJ (1998) Spatial, temporal and habitat-related variation in the abundance of large predatory fish at One Tree Reef, Australia. *Coral Reefs* 17: 49-57 doi 10.1007/s003380050094
- Cruz ICS, Kikuchi RKP, Leão ZMAN (2008) Use of the video transect method for characterizing the Itacolomis reefs, eastern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 56: 271-280
- Dominici-Arosemena A, Wolff M (2006) Reef fish community structure in the Tropical Eastern Pacific (Panamá): living on a relatively stable rocky reef environment. *Helgoland Marine Research* 60: 287-305 doi 10.1007/s10152-006-0045-4
- Feitoza BM, Rosa RS, Rocha LA (2005) Ecology and Zoogeography of Deep-Reef Fishes in Northeastern Brazil. *Bulletin of Marine Science* 76: 725-742

¹ References standards of Marine Biology.

- Ferreira CEL, Floeter SR, Gasparini JL, Ferreira BP, Joyeux JC (2004) Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography* 31: 1093-1106 doi 10.1111/j.1365-2699.2004.01044.x
- Ferreira CEL, Gonçalves JEA, Coutinho R (2001) Community Structure of Fishes and Habitat Complexity on a Tropical Rocky Shore. *Environmental Biology of Fishes* 61: 353-369 doi 10.1023/a:1011609617330
- Ferreira DEL, Peret AC, Coutinho R (1998) Seasonal grazing rates and food processing by tropical herbivorous fishes. *Journal of Fish Biology* 53: 222-235 doi 10.1111/j.1095-8649.1998.tb01029.x
- Floeter SR, Krohling W, Gasparini JL, Ferreira CE, Zalmon IR (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 doi 10.1007/s10641-006-9084-6
- Francini-Filho RB, de Moura RL (2008) Dynamics of fish assemblages on coral reefs subjected to different management regimes in the Abrolhos Bank, eastern Brazil. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18: 1166-1179 doi 10.1002/aqc.966
- Friedlander AM, Parrish JD (1998) Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 224: 1-30
- García-Charton JA, Pérez-Ruzafa Á (2001) Spatial pattern and the habitat structure of a Mediterranean rocky reef fish local assemblage. *Marine Biology* 138: 917-934 doi 10.1007/s002270000524
- García-Charton JA, Pérez-Ruzafa Á, Sánchez-Jerez P, Bayle-Sempere JT, Reñones O, Moreno D (2004) Multi-scale spatial heterogeneity, habitat structure, and the effect of marine reserves on Western Mediterranean rocky reef fish assemblages. *Marine Biology* 144: 161-182 doi 10.1007/s00227-003-1170-0
- Gratwicke B, Speight MR (2005) The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology* 66: 650-667 doi 10.1111/j.0022-1112.2005.00629.x
- Harmelin-Vivien M (2002) Impact des activités humaines sur les peuplements ichtyologiques des récifs coralliens de Polynésie française = Impact of human activities on coral reef fish communities in French Polynesia. *Cybiu* 16: 279-289

- Hasler H, Ott JA (2008) Diving down the reefs? Intensive diving tourism threatens the reefs of the northern Red Sea. *Marine Pollution Bulletin* 56: 1788-1794
- Hixon MA (1991) Predation as process structuring coral reef fish communities. In: Sale PF (ed) *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, New York, pp 475-508
- Hixon MA, Beets JP (1993) Predation, Prey Refuges, and the Structure of Coral-Reef Fish Assemblages. *Ecological Monographs* 63: 77-101 doi 10.2307/2937124
- Humann P, Deloach N (2002) *Reef Fish Identification: Florida, Caribbean, Bahamas*. New World Publications, Jacksonville
- Ilarri MDI, Souza ATd, Medeiros PRd, Grempel RG, Rosa IMdL (2008) Effects of tourist visitation and supplementary feeding on fish assemblage composition on a tropical reef in the Southwestern Atlantic. *Neotropical Ichthyology* 6: 651-656
- Kohler KE, Gill SM (2006) Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers & Geosciences* 32: 1259-1269
- Krajewski J, Floeter S (2011) Reef fish community structure of the Fernando de Noronha Archipelago (Equatorial Western Atlantic): the influence of exposure and benthic composition. *Environmental Biology of Fishes* 92: 25-40 doi 10.1007/s10641-011-9813-3
- Ladle RJ, Whittaker RJ (2011) *Conservation Biogeography*. Wiley, Oxford
- Lara EN, González EA (1998) The relationship between reef fish community structure and environmental variables in the southern Mexican Caribbean. *Journal of Fish Biology* 53: 209-221 doi 10.1111/j.1095-8649.1998.tb01028.x
- Letourneur 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 the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83: 193-204 doi doi:10.1017/S0025315403006970h
- Luckhurst BE, Luckhurst K (1978) Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology* 49: 317-323 doi 10.1007/bf00455026
- Malcolm HA, Gladstone W, Lindfield S, Wraith J, Lynch TP (2007) Spatial and temporal variation in reef fish assemblages of marine parks in New South Wales, Australia—baited video observations. *Marine Ecology Progress Series* 350: 277-290

- Mateo I, Tobias W (2001) Distribution of shallow water coral reef fishes on the northeast coast of St. Croix, USIV. *Caribbean Journal of Science* 37: 210-226
- Milne BT (1992) Spatial Aggregation and Neutral Models in Fractal Landscapes. *The American Naturalist* 139: 32-57
- Mora C, Chittaro PM, Sale PF, Kritzer JP, Ludsin SA (2003) Patterns and processes in reef fish diversity. *Nature* 421: 933-936
- Nagelkerken I, van der Velde G, Gorissen MW, Meijer GJ, Van't Hof T, den Hartog C (2000) Importance of Mangroves, Seagrass Beds and the Shallow Coral Reef as a Nursery for Important Coral Reef Fishes, Using a Visual Census Technique. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51: 31-44
- Preskitt LB, Vroom PS, Smith CM (2004) A Rapid Ecological Assessment (REA) Quantitative Survey Method for Benthic Algae Using Photoquadrats with Scuba. *Pacific Science* 58: 201-209
- Randall JE (1967) Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography* 5: 665-847
- Sale PF (1998) Appropriate spatial scales for studies of reef-fish ecology. *Australian Journal of Ecology* 23: 202-208 doi 10.1111/j.1442-9993.1998.tb00721.x
- Sampaio CLS, Nottingham MC (2008) Guia para Identificação de Peixes Ornamentais Brasileiros, Vol. 1. Ibama, Brasília
- Shulman MJ (1984) Resource limitation and recruitment patterns in a coral reef fish assemblage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 74: 85-109
- Spalding MD, Fox HE, Allen GR, Davidson N, Ferdaña ZA, Finlayson MAX, Halpern BS, Jorge MA, Lombana AL, Lourie SA, Martin KD, McManus E, Molnar J, Recchia CA, Robertson J (2007) Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience* 57: 573-583 doi 10.1641/b570707
- Syms C, Jones GP (2000) Disturbance, habitat structure, and the dynamics of a coral-reef fish community. *Ecology* 81: 2714-2729 doi 10.1890/0012-9658(2000)081[2714:dhsatd]2.0.co;2
- Tolimieri N (1995) Effects of microhabitat characteristics on the settlement and recruitment of a coral reef fish at two spatial scales. *Oecologia* 102: 52-63 doi 10.1007/bf00333310

- Tuya F, Wernberg T, Thomsen M (2009) Habitat structure affect abundances of labrid fishes across temperate reefs in south-western Australia. *Environmental Biology of Fishes* 86: 311-319 doi 10.1007/s10641-009-9520-5
- Wheatley M, Johnson C (2009) Factors limiting our understanding of ecological scale. *Ecological Complexity* 6: 150-159
- Whittaker RJ, Willis KJ, Field R (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453-470 doi 10.1046/j.1365-2699.2001.00563.x
- Willis KJ, Whittaker RJ (2002) Species Diversity - Scale Matters. *Science* 295: 1245-1248 doi 10.1126/science.1067335
- Willis TJ, Anderson MJ (2003) Structure of cryptic reef fish assemblages: relationships with habitat characteristics and predator density. *Marine Ecology Progress Series* 257: 209-221 doi 10.3354/meps257209
- Zar JH (1999) *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey

3 DISCUSSÃO GERAL

No presente estudo, analisamos variáveis ambientais associadas às diferentes escalas espaciais (supra-recife, intra-recife e intra-habitat), para explicar os diferentes padrões de distribuição e abundância dos peixes recifais. Sabemos que vários fatores e processos podem governar a comunidades de peixes recifais (WILLIAMS 1991, CALEY *et al.* 1996). Estudos como este, providenciam forte evidência da importância dos fatores ambientais, operando em diferentes escalas espaciais, na determinação dos processos e padrões que governam a estrutura de comunidade.

Nossos resultados mostram que, apesar da pequena distância entre as áreas recifais, não ultrapassando a mesma latitude, mudanças na estrutura da comunidade foram visualizadas, com maiores variações ocorrendo na escala supra-recife (entre formações recifais) e intra-recife (entre habitats dentro dos recifes), do que na escala intra-habitat (entre os micros-habitas). Deste modo, os resultados sugerem que a estruturação espacial da comunidade local, podem ser influenciado pela variabilidade das características do ambiente (fatores bióticos e abióticos), como também foi observado nos trabalhos de LARA & GONZALÉZ (1998), CHARTON *et al.* (2004) e TUYA *et al.* (2011).

Nas formações recifais (escala supra-recife), fatores abióticos como a profundidade, altura do relevo vertical e atividade antrópica foram os principais responsáveis pela estruturação da comunidade em termos de abundância e composição. Já na escala de habitat (escala intra-recife) e micro-habitat (intra-habitat), características bióticas do ambiente foram os principais fatores que explicaram a variação observada.

De modo geral, os fatores que introduziram um aumento na riqueza, diversidade e densidade no presente estudo, estavam associados à estrutura do habitat e suas características ambientais. Isto pode ter ocorrido devido características do habitat, como

profundidade, altura do relevo vertical, cobertura bentônica e manchas de habitat, causarem um incremento na complexidade local, fornecendo espaço para abrigo e maior disponibilidade de alimento (LUCKHURST & LUCKHURST 1978; GRATWICKE & SPEIGHT 2005, WILSON *et al.* 2007). Diferentes trabalhos apontam a estrutura do habitat como o principal fator para explicar a variabilidade na comunidade de peixes (LARA & GONZALEZ 1998, CHARTON *et al.* 2000, CHARTON *et al.* 2004, FLOETER *et al.* 2007).

Conhecer os fatores e processos que influenciam comunidades de peixes recifais são de interesse para o manejo e conservação de ambientes recifais. Neste contexto, identificar as escalas mais relevantes na variação dos atributos das comunidades ictiicas recifais é de extrema importância para o desenvolvimento de programas de manejo e conservação ambiental.

Este estudo prove a primeira descrição da estrutura da comunidade de peixes recifais em múltiplas escalas locais no sistema costeiro de Paripueira, AL, Brasil, e que pode ser usado para definir áreas de proteção (SALE 2002), subsidiar dados essenciais para avaliação da biodiversidade, melhorar nossa capacidade e alternativa de gerenciamento e conservação de seus habitats. Entretanto, é necessário mencionar que o presente estudo não cobriu todos os aspectos da possível influência espacial na composição da comunidade, sendo necessário mais pesquisas para elucidar os fatores determinantes no padrão de distribuição espacial da comunidade de peixe recifais.

REFERÊNCIAS

- CALEY, M.J.; M.H. CARR.; M.A. HIXON.; T.P. HUGHES.; G.P. JONES. & B. MENGE. 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. **Annual Review Ecology System** **27**: 477–500.
- CHARTON, G.J.A.; I. WILLIAMS.; P. A. RUZAFÁ.; M. MILAZZO.; R. CHEMELLO.; C. MARCOS.; M.S. KITSOS.; A. KOUKOURAS. & S. RIGGIO. 2000. Evaluating the ecological effects of Mediterranean marine protected areas: habitat, scale and the natural variability of ecosystems. **Environmental Conservation** **27**(2): 159–178.
- CHARTON, G.J.A.; P.Á. RUZAFÁ.; S.P. JEREZ.; B.J.T. SEMPERE.; O. RENÖNES. & D. MORENO. 2004. Multi-scale spatial heterogeneity, habitat structure, and the effect of marine reserves on Western Mediterranean rocky reef fish assemblages. **Marine Biology** **144**: 161–182.
- 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.
- GRATWICKE, B. & M.R. SPEIGHT. 2005. The relationship between species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. **Journal of Fish Biology** **6**: 650–667.
- LARA, E.N. & E.A. GONZALEZ. 1998. The relationship between reef fish community structure and environmental variables in the southern Mexican Caribbean. **Journal of Fish Biology** **53**: 209–221.
- LUCKHURST, B.E. & K. LUCKHURST. 1978. Analysis of influence of substrate variables on coral reef fish communities. **Marine Biology** **49**: 317–324p.
- WILLIAMS, D.M. 1991. Patterns and processes in the distribution of coral reef fishes. In: **The Ecology of Fishes on Coral Reefs** (SALE, P.F. ed). Academic Press, San Diego. 437–474p.
- 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.

- TUYA, F.; T. WERNBERG. & M.S. THOMSEN. 2011. The relative influence of local to regional drivers of variation in reef fishes. **Journal of Fish Biology** **79**: 217–234.
- SALE, P.F. 2002. The science we need to develop for more effective management. *In*: ***Coral reef fishes: Dynamics and diversity in a complex ecosystem*** (SALE, P. F. ed). Academic Press, San Diego, 361–376p.

4 CONCLUSÕES

Os resultados obtidos neste estudo mostram que a comunidade de peixe recifal apresentou variação espacial significativa em termos de riqueza, diversidade e densidade dentro e entre as formações recifais. Desse modo, sugerimos uma influência da escala espacial como um fator explicativo na estruturação da comunidade local.

No geral, nosso trabalho sugere que as diferenças em termos de abundância e diversidade, estão intimamente associada a complexidade criada pelas características presentes no habitat, tendo como fatores explicativos os tipos de variação e extensão física de habitats, e, o nível de associação que cada espécie tem com a cobertura bentônica.

A disponibilidade desses elementos pode aumentar ou diminuir a similaridade da comunidade encontrada em distintos ambientes, seja em função da profundidade ou complexidade estrutural do recife. Além disso, padrões de comunidade, independentemente das variáveis abióticas analisadas, ainda podem ser influenciados por fatores bióticos como o recrutamento, a predação e a competição (NANAMI & NISHIHARA 2002, ALMANY 2004), além de padrões desconhecidos provindos dos impactos humanos (FERREIRA *et al.* 2001). Por isso, quaisquer resultados e conclusões a respeito da estrutura trófica de uma determinada área necessitam ser adotados com cautela.

Desta forma, concluímos que comunidades ictíicas recifais de sistemas costeiros, apresentam uma grande mudança em sua estrutura, causada por processos bióticos e abióticos atuando em diferentes escalas hierarquizadas dentro de uma escala local.

Contudo, este estudo não cobre todos os aspectos possíveis da influência espacial sobre comunidade de peixes recifais, sendo necessário futuras pesquisas que abordem outros processos bióticos e abióticos, além de abranger análises espaciais e temporais nas escalas regionais e até mesmo globais.

REFERÊNCIAS

- ALMANY, G.R. 2004. Does increase habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? **Oikos** **106**: 275–284.
- FERREIRA, C.E.L.; J.E.A. GONCALVES. & R. COUTINHO. 2001. Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. **Environmental Biology of Fishes** **61**: 353-369,
- NANAMI, A. & M. NISHIHARA. 2002. The structures and dynamics of fish communities in an Okinawan coral reef: effects of coral-based habitat structures at sites with rocky and sandy sea bottoms. **Environmental Biology of Fishes** **63**: 353-372.