

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO
CENTRO DE CIÊNCIAS DA SAÚDE
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

RECRUTAMENTO E DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DO BRIOZOÁRIO
Schizoporella errata (WATERS, 1878), (ECTOPROCTA,
GYMNOLAEMATA, CHEILOSTOMATA), E SUA DINÂMICA NA
COMUNIDADE DE COSTÃO ROCHOSO EM ARRAIAL DO CABO, RJ,
BRASIL.

EMILIANO NICOLAS CALDERON

Tese apresentada ao programa de pós-graduação em ecologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de doutor em Ciências Biológicas (Ecologia).

RIO DE JANEIRO, RJ - BRASIL
JUNHO DE 2008

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO/UF RJ
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA-PPGE

CX.POSTAL 68.020 – ILHA DO FUNDÃO
CEP: 21941-590 – RIO DE JANEIRO – RJ – BRASIL
TEL./FAX: (21) 290-3308 TEL.: (21) 562-6320

Recrutamento e distribuição espacial do briozoário *Schizoporella errata* (Waters, 1878), (Ectoprocta, Gymnolaemata, Cheilostomata), e sua dinâmica na comunidade de costão rochoso em Arraial do Cabo, RJ, Brasil.

EMILIANO NICOLAS CALDERON

Dissertação apresentada ao programa de pós-graduação em ecologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de doutor em Ciências Biológicas (Ecologia).

defendida em 30 de junho de 2008

APROVADA POR:

Prof. Bernardo Antonio Perez da Gama, Dr.

Prof. Carlos Renato Rezende Ventura, Dr.

Prof. Paulo Cesar de Paiva, Dr (Orientador).

Prof. Ricardo Coutinho, Dr.

Prof^a. Yocie Yoneshigue Valentin, Dr^a.

Prof. Abílio Soares Gomes, Dr. (Suplente)

Prof. Marcelo Vianna, Dr.(Suplente)

CALDERON, EMILIANO NICOLAS

Recrutamento e distribuição espacial do briozoário
Schizoporella errata (Waters, 1878), (Ectoprocta,
Gymnolaemata, Cheilostomata) e sua dinâmica na comunidade
de costão rochoso em Arraial do Cabo, RJ, Brasil [Rio de
Janeiro] 2008

163 p. 29,7 cm (Instituto de Biologia/UFRJ, D.Sc.,
Ecologia, 2008)

Tese - Universidade Federal do Rio de
Janeiro, PPGE

1. Ecologia bêntica

I. IB/UFRJ II. Título (série)

A Carla, mulher, mãe e companheira e
ao meu filho Gabriel que chegará ao
mundo em breve...

... e ao amigo Paulo S. Young que
deixou muitas saudades...

Agradecimentos

Sou muito grato a todas as pessoas e instituições sem as quais teria sido impossível a realização deste trabalho. Muito obrigado ao meu orientador Paulo César de Paiva que aceitou me orientar nesta tese de doutorado, com um grupo atualmente muito pouco estudado na costa brasileira.

Muito, muito, muito obrigado a minha companheira e mãe do meu filho, quase nascido, Carla Zilberberg por sempre me apoiar e incentivar incondicionalmente ao longo destes anos. Muito obrigado pela sua paciência, carinho e compreensão em todos os momentos difíceis, e pela sua alegria nos momentos bons.

Aos meus pais por tudo que me ensinaram e me proporcionaram.

Agradeço a Haydée Cunha, Bárbara Ignácio, Diego Amoroso, Daniel Fernando de Almeida, Emílio Lana e Mariana Melão que participaram de alguns ou de muitos dos trabalhos de campo e amostragens realizadas.

Um agradecimento especial a meus dois ex-alunos Fernanda Oliveira e Bruno Cid Crespo que trabalharam com afinco em campo e no laboratório. Sinceramente espero que ambos tenham aprendido bastante com erros e acertos. Cabe aqui um agradecimento ao pequeno Pety, a casquinha de noz que tantas vezes nos levou aos locais de amostragem até seu naufrágio no quebra mar da Enseada dos Anjos.

Meus agradecimentos a Isaac Zilberberg e Izaias que deram todo apoio logístico incluindo estadia e embarcação para realização dos trabalhos de campo além de vários conselhos e opiniões sobre as características hidrodinâmicas e dos ventos com suas décadas de conhecimento pescando na região estudada. A Simone e Zelinda pelas comidinhas deliciosas que tive o prazer de provar durante várias de minhas estadias em Arraial do Cabo.

Ao amigo Enric Sala que tanto esclareceu minha mente com relação ao objetivo deste trabalho além de suprir minha biblioteca com inúmeros artigos, difíceis de conseguir, que sem dúvida foram extremamente úteis na realização deste trabalho.

Aos meus ex orientadores de Débora de Oliveira Pires e Clovis Barreira e Castro que tanto me ensinaram sobre o desenvolvimento de uma pesquisa acadêmica e constituíram as bases de minha formação como pesquisador.

A Renato Ventura pelas conversas sobre a biologia dos *Echinometra* e sua possível relação com a espécie de briozoário alvo de estudo. A Leandro Manzoni e Lais V. Ramalho que muito me ajudaram com conversas e bibliografias para elucidar o status taxonômico da espécie de briozoário estudada.

Agradeço também a todo pessoal do Laboratório de Polychaeta / UFRJ a própria *Schizoporella errata* por ter sido um modelo de estudo tão fecundo.

A CAPES pela bolsa de doutorado e a FAPERJ pelo financiamento utilizado no final da realização deste trabalho.

RESUMO

Briozoários são constituintes importantes da fauna marinha bentônica, estando entre os animais mais freqüentes nas zonas litorâneas. A biologia e ecologia destes organismos é, de maneira geral, pouco conhecida e os estudos sobre estes assuntos no Brasil são praticamente inexistentes. *Schizoporella errata* (Waters, 1878) é um briozoário queilostomado colonial, muito comum em substratos consolidados, sendo considerado de ampla distribuição geográfica. O presente trabalho teve como objetivo determinar o padrão de distribuição das colônias adultas e o padrão espaço-temporal do recrutamento deste briozoário na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil, e relacionar os resultados encontrados com fatores físicos e com a comunidade bentônica da região. Para atingir este objetivo, foram feitas quantificações *in situ* e experimentos de assentamento em aquários. Os resultados mostraram que em Arraial do Cabo, a distribuição e estrutura populacional do briozoário *S. errata* parece ser bastante dependente da combinação de fatores físicos (como o hidrodinamismo, a profundidade e a morfologia do substrato) e biológicos (como a composição da comunidade influenciada pela competição por espaço e predação). Foram encontradas diferenças na estruturação populacional deste briozoário entre os locais estudados variando quanto à sua densidade, tamanho das colônias e distribuição batimétrica. Foi encontrada uma forte correlação entre a ocorrência do ouriço do mar *Echinometra lucunter* e *S. errata*, o que pode estar relacionado com a disponibilidade de substrato para assentamento deste briozoário causada pela herbivoria de *E. lucunter*. As colônias de *S. errata* se distribuíram em agregados preferencialmente nos substratos verticais e este padrão parece resultado da seletividade larvar no assentamento e da mortalidade pós-assentamento. O recrutamento da espécie é contínuo ao longo do ano apresentando dois picos bem definidos, um no final do verão e outro no final do inverno. As taxas de recrutamento foram significativamente maiores nos locais do embaiamento interno de Arraial do Cabo, aparentemente associadas a dois fatores: (1) tamanho da população local e (2) padrão de circulação local.

ABSTRACT

Bryozoans are important components of the marine benthic fauna, being one of the most frequent animals in littoral zones. The biology and ecology of these organisms is, in general, not well known and studies about these subjects are practically inexistent in Brazil. *Schizoporella errata* (Waters, 1878) is a cheilostome colonial bryozoan very common in hard substratum, being considered of ample geographic distribution. The objective of the present work was to determine the distributional patterns of adult colonies and the recruitment spatial-temporal pattern of this bryozoan in the Arraial do Cabo region, RJ, Brazil, and relate the results found with physical factors and the region's benthic community. To achieve this objective, *in situ* quantifications were done, in addition to settlement experiments in aquaria. Results showed that in Arraial do Cabo the distribution and population structure of the bryozoan *S. errata* seems to be largely dependent on a combination of physical (such as hydrodynamic forces, depth and substratum morphology) and biological factors (such as community composition, influenced by competition for space and predation). Differences in population structure of this bryozoan were found among the studied localities in relation to its density, colony size and bathymetric distribution. A strong correlation was found between the presence of the sea urchin *Echinometra lucunter* and *S. errata*, which can be related to substratum availability for the settlement of this bryozoan caused by *E. lucunter*'s herbivory. Colonies of *S. errata* were distributed in a clumped fashion preferentially in vertical substrates and this pattern seems to be resultant of larval selection during settlement together with post settlement mortality. The species recruitment is continuous along the year presenting two well defined peaks, one at the end of summer and the other at the end of winter. Recruitment rates were significantly higher in Arraial do Cabo internal bays, apparently associated with two factors: (1) local population size and (2) local circulation pattern.

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1 De gameta a recruta – os diferentes momentos no início da vida dos invertebrados marinhos.....	2
1.1.1 <i>Ecologia do aporte larvar</i>	3
1.1.2 <i>Os recém assentados – vida e morte após o assentamento</i>	5
1.2 Fatores bióticos e abióticos e seu reflexo no recrutamento.....	6
1.2.1 <i>Fatores químicos e bioquímicos no assentamento</i>	7
1.2.2 <i>Fatores físicos no assentamento</i>	9
1.3 Comportamento larvar no assentamento.....	12
1.4 Mortalidade dos recém assentados.....	14
1.4.1 <i>Atraso na metamorfose</i>	15
1.4.2 <i>Distúrbios bióticos</i>	16
1.4.3 <i>Distúrbios físicos</i>	17
1.4.4 <i>Competição por espaço</i>	17
1.4.5 <i>Predação</i>	19
1.5 A distribuição dos adultos e sua relação com os processos do recrutamento.....	19
1.6 A relevância dos briozoários e a espécie <i>Schizoporella errata</i> (Waters, 1878).....	21
2. OBJETIVOS.....	24
2.1 Padrão de distribuição local do briozoário <i>Schizoporella errata</i> na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil.....	24
2.2 Relação entre ocorrência de <i>Schizoporella errata</i> e o equinodermo herbívoro <i>Echinometra lucunter</i>	25
2.3 Padrão espaço-temporal do recrutamento de <i>Schizoporella errata</i> na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil.....	25
3. ÁREA DE ESTUDOS.....	26
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	29
4.1 Padrão de distribuição local do briozoário <i>Schizoporella errata</i> na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil.....	29
4.1.1 <i>Características físicas dos pontos de amostragem</i>	29

4.1.2	<i>Caracterização das populações de <u>Schizoporella errata</u> quanto à distribuição espacial e batimétrica</i>	31
4.1.3	<i>Caracterização das populações de <u>Schizoporella errata</u> quanto ao substrato.....</i>	33
4.1.4	<i>Estrutura da comunidade de organismos bentônicos.....</i>	35
4.2	<i>Relação entre a ocorrência de <u>Schizoporella errata</u> e <u>Echinometra lucunter</u></i>	37
4.3	<i>Padrão espaço-temporal do recrutamento de <u>Schizoporella errata</u> na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil.....</i>	39
4.3.1	<i>Relação entre inclinação do substrato e recrutamento.....</i>	39
4.3.2	<i>Influência da inclinação do substrato e do biofilme no assentamento de larvas de <u>S. errata</u>.....</i>	42
4.3.3	<i>Recrutamento espaço-temporal de <u>Schizoporella errata</u> na região de Arraial do cabo, RJ, Brasil.....</i>	46
4.4	<i>Análises estatísticas básicas e premissas para realização dos testes específicos.....</i>	48
5.	RESULTADOS	51
5.1	<i>Padrão de distribuição local do briozoário <u>Schizoporella errata</u> na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil.....</i>	51
5.1.1	<i>Características físicas dos locais de amostragem.....</i>	51
5.1.2	<i>Estimativa e caracterização das populações de <u>Schizoporella errata</u> quanto à distribuição local e batimétrica.....</i>	58
5.1.3	<i>Caracterização das populações de <u>Schizoporella errata</u> quanto ao substrato de ocorrência.....</i>	69
5.1.4	<i>Estrutura da comunidade de organismos bentônicos.....</i>	71
5.2	<i>Relação entre a ocorrência de <u>Schizoporella errata</u> e <u>Echinometra lucunter</u>.....</i>	77
5.3	<i>Padrão espaço-temporal do recrutamento de <u>Schizoporella errata</u> na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil.....</i>	80
5.3.1	<i>Relação entre inclinação do substrato e recrutamento</i>	80
5.3.2	<i>Influência da inclinação do substrato e do biofilme no assentamento de larvas de <u>S. errata</u>.....</i>	84

5.3.3 Recrutamento espaço-temporal de <i>Schizoporella errata</i> na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil	86
6. DISCUSSÃO.....	97
6.1 Padrão de distribuição local do briozoário <i>Schizoporella errata</i> na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil.....	97
6.1.1 Caracterização das populações de <i>Schizoporella errata</i> quanto à distribuição local.....	98
6.1.2 Caracterização das populações de <i>Schizoporella errata</i> quanto à distribuição batimétrica	105
6.1.3 Caracterização das populações de <i>Schizoporella errata</i> quanto ao ângulo do substrato de ocorrência.....	108
6.1.4 Estrutura da comunidade de organismos bentônicos.....	109
6.2 Relação entre a ocorrência de <i>Schizoporella errata</i> e <i>Echinometra lucunter</i>	114
6.3 Padrão espaço-temporal do recrutamento de <i>Schizoporella errata</i> na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil.....	117
6.3.1 Variação espaço temporal.....	123
7. CONCLUSÃO.....	127
7.1 Padrão de distribuição local do briozoário <i>Schizoporella errata</i> na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil.....	127
7.2 Relação entre a ocorrência de <i>Schizoporella errata</i> e <i>Echinometra lucunter</i>	128
7.3 Padrão espaço-temporal do recrutamento de <i>Schizoporella errata</i> na região de Arraial do Cabo, RJ, Braisl.....	128
8. BIBLIOGRAFIA.....	130

1. INTRODUÇÃO

No que diz respeito aos invertebrados marinhos bentônicos, em especial os sésseis, as fases iniciais do ciclo de vida são as mais determinantes de seu sucesso ou fracasso no ambiente (CALEY *et al.*, 1996; MORGAN, 2001). Isto porque a maioria dos invertebrados marinhos apresenta uma forma larvar planctônica no início do seu ciclo de vida (THORSON, 1950), sendo esta responsável pela dispersão e colonização de novos ambientes, determinando onde o organismo habitará, normalmente pelo resto da vida. São os fatores físicos e biológicos a que esta larva está sujeita, e sua resposta a estes fatores até o momento do assentamento, que determinarão em parte a distribuição dos adultos (CALEY *et al.*, 1996; UNDERWOOD & KEOUGH, 2001). Outro grande determinante da distribuição dos organismos adultos são os eventos de mortalidade que ocorrem na fase de recém assentado (HUNT & SCHEIBLING, 1997). Porém na maioria das vezes, a mortalidade está relacionada com o local de assentamento estando indiretamente relacionada com os fatores que agem durante o assentamento larvar (WALTERS & WETHEY, 1996). Assim, é o somatório dos eventos de pré e pós-assentamento que resultarão no padrão de recrutamento do organismo (MORGAN, 2001; UNDERWOOD & KEOUGH, 2001), sendo definido como a adição de novos indivíduos a uma população (CALEY *et al.*, 1996). O recrutamento é frequentemente dependente das características físicas e químicas do substrato (ROBERTS *et al.*, 1991; PATIL & ANIL, 2005; SWANSON *et al.*, 2007), do hidrodinamismo (WETHEY, 1986; MULLINEAUX & GARLAND, 1993; PAWLIK & BUTMAN, 1993; WALTERS *et al.*, 1997; revisado por KOEHL, 2007), da presença de micro e macrofauna (SCHELTEMA *et al.*, 1981; KIRCHMAN *et al.*, 1982; MAKI *et al.*, 1989; TOONEN & PAWLIK, 1994; KEOUGH & RAIMONDI, 1995), do aporte larvar (CLARE *et al.*, 1992) e idade da larva (RITTSCHOF *et al.*, 1984).

Em costões rochosos, já foi demonstrado que variações nas taxas de recrutamento podem afetar as interações competitivas (SUTHERLAND & ORTEGA, 1986), a predação (MENGE *et al.*, 1994; ROBLES *et al.*, 1995) e outros processos em nível de comunidade (revisado por BOOTH & BROSMAN, 1995; ATILLA *et al.*, 2005). Sendo assim, a variação nas taxas de recrutamento de um organismo é um fator determinante do tamanho das suas populações nestes substratos consolidados. Portanto, o recrutamento é um processo claramente importante para a compreensão da amplitude dos fenômenos ecológicos, desde a estrutura e dinâmica populacional (HEDGECOCK, 1986; AYRE & DUFFY, 1994; CALEY *et al.*, 1996; ATILLA *et al.*, 2005), até no nível de comunidades (SALE, 1977; WARNER & CHESSON, 1985; MENGE & SUTHERLAND, 1987; BOOTH & BROSNAN, 1995;).

1.1 De gameta a recruta – os diferentes momentos no início da vida dos invertebrados marinhos

Do início da vida larvar, até o estado de recruta, os invertebrados marinhos bentônicos passam por uma série de mudanças fisiológicas, anatômicas e comportamentais entre o ambiente planctônico e o bentônico. Tantas mudanças acarretam em diferentes respostas a um mesmo fator dependendo do estágio em que o organismo se encontra e da espécie estudada. Assim, para que possamos entender os reflexos dos diferentes fatores e processos no início da vida dos invertebrados marinhos sésseis e suas conseqüências no padrão de distribuição dos adultos é necessário definir primeiramente quais são os estágios iniciais e as mudanças fisio-anatômicas envolvidas.

1.1.1 Ecologia do suprimento larvar

O termo '*larval supply ecology*' foi utilizado pela primeira vez por LEWIN (1986) e abrange todos os processos e eventos que afetam a abundância e a distribuição das larvas no plâncton até seu retorno ao hábitat bentônico (CARLON, 2002). O termo 'aporte larvar' compreende o período desde a liberação das larvas ou gametas na coluna d'água, por parte do organismo parental (SAKAI, 1998), a dispersão destes pelas correntes oceânicas, o comportamento e fisiologia das larvas além da seletividade do substrato no momento do assentamento (UNDERWOOD & KEOUGH, 2001). Todos estes processos podem afetar diretamente a distribuição e abundância dos juvenis na ausência de variação espaço temporal da sobrevivência dos pós-assentados (CONNELL, 1985).

O primeiro determinante do aporte larvar é a fecundidade. A fecundidade pode ser influenciada pelo tamanho/maturidade dos organismos e pela sua distribuição e densidade no ambiente (JACKSON & HUGHES, 1985; SAKAI, 1998; STRATMANN & STRATMANN, 1982). A abundância de larvas na coluna d'água normalmente sofre uma variação espaço-temporal influenciada principalmente pelo ciclo reprodutivo dos adultos e mortalidade larvar (JENKINS & HAWKINS, 2003; ROUGHGARDEN *et al.*, 1988). Muitos estudos apontam para uma sincronia no momento de liberação de gametas e larvas (BABCOCK *et al.*, 1986; VIZE *et al.*, 2005) com diversos fatores físicos e biológicos como gatilho para o desencadeamento do processo. (SZMANT-FROELICH *et al.*, 1985; BABCOCK *et al.*, 1986; BABCOCK *et al.*, 1994; BARNES *et al.*, 2001; OLIVER & WILLIS, 2004; FETZER, 2005)

Os processos envolvidos na vida planctônica das larvas ainda não são bem compreendidos. Isto se deve à grande dificuldade em se acompanhar a movimentação das larvas na coluna d'água pelo seu pequeno tamanho e a complexidade da dinâmica

das massas d'água (UNDERWOOD & KEOUGH, 2001). Assim, há uma carência de informações a respeito dos eventos que ocorrem durante a vida planctônica da larva como, por exemplo, a taxa de mortalidade (WILDISH & KRISTMANSON, 1997). Recentemente, com o aprimoramento tecnológico e invenção de novas técnicas esta caixa preta começa a ser aberta, por exemplo, técnicas moleculares vem sendo empregadas na detecção e acompanhamento de larvas no plâncton (GOFFREDI *et al.*, 2006).

A predação é uma das maiores pressões negativas sofridas pelas larvas na coluna d'água e pode influenciar diretamente o aporte larvar e conseqüentemente o recrutamento dessas larvas (MILEIKOVSKY, 1974; COWDEN *et al.*, 1984; YOUNG & GOTELLI, 1988; OSMAN *et al.*, 1989; STONER, 1990; OSMAN & WHITLATCH, 1995b). Determinantes da dispersão e conseqüentemente do aporte larvar são fatores físicos como vento (BERTNESS *et al.*, 1996), características geográficas (revisado por KINGSFORD, 1990), ressurgência (PINEDA, 1991; ROUGHGARDEN *et al.*, 1991; WING *et al.*, 1995), o fenômeno de ondas internas (PINEDA, 1991), padrão de circulação local (SAMMARCO & ANDREWS, 1989; PFEIFFER-HERBERT *et al.*, 2007) e hidrodinamismo (WILDISH & KRISTMANSON, 1997).

O assentamento larvar pode ser definido como o processo, reversível ou não, de contato da larva com o substrato, seu comportamento exploratório, orientação e metamorfose, esta última podendo ocorrer antes, durante ou após o contato com o substrato (PAWLIK, 1992). A larva competente (i.e., pronta para assentar) pode entrar em contato com o substrato por diversas vezes antes de se assentar, seja por afundamento passivo ou por natação ativa, podendo permanecer temporária ou permanentemente aderida ao substrato (PAWLIK, 1992; UNDERWOOD & KEOUGH, 2001). Quando a larva recebe os sinais de um ambiente favorável nos seus receptores

sensoriais se iniciam mudanças fisiológicas coordenadas hormonalmente (metamorfose) que resultam no estágio de pós-larva (SCHELTEMA, 1974; MORSE, 1991; MORSE & MORSE, 1996). O processo de assentamento é desencadeado por características endógenas e exógenas à larva (HADFIELD, 1978; MORSE & MORSE, 1996). Como característica endógena, podemos interpretar o próprio ‘relógio biológico’ da larva que determina o momento mais apropriado do ponto de vista fisiológico de seu desenvolvimento para assentar (HADFIELD, 1978). Os fatores exógenos que podem induzir ou inibir o processo de assentamento são a temperatura (MALDONADO & YOUNG, 1996), salinidade (RICHMOND & WOODIN, 1996), hidrodinamismo (ABELSON & DENNY, 1997), luz (LEWIS, 1970), morfologia e composição do substrato (MORSE & MORSE, 1996; WALTERS & WETHEY, 1996), entre outros. Além disso, a presença de predadores e competidores por recursos podem inibir o assentamento (DAVIS *et al.*, 1991; FABRICIUS & METZNER, 2004) enquanto a presença de organismos co-específicos ou associados podem atuar como indutores (LEWIS, 1974a).

1.1.2 Os recém assentados – vida e morte após o assentamento

Os primeiros momentos após o assentamento (de horas a poucos dias) são críticos para os invertebrados bentônicos, isto devido ao seu pequeno tamanho, e porque os mecanismos de defesa ainda não estão desenvolvidos (GOSSELIN & QIAN, 1996). Conhecer os eventos a que estes recém assentados estão sujeitos é vital para determinar se e quando o padrão de recrutamento refletirá o padrão de assentamento (HUNT & SCHEIBLING, 1997).

Espera-se que a taxa de mortalidade seja extremamente alta nesses primeiros momentos de vida como recruta, pois os recém assentados estão sujeitos a diversas

pressões negativas como predação (ROBLES, 1997; NYDA & STACHOWICZ, 2007), competição por espaço (MARSHALL & KEOUGH; 2003), além de fatores abióticos e estresse físico (HUNT & SCHEIBLING, 1997). Assim, geralmente a curva de sobrevivência dos recém assentados segue o padrão Tipo III descrito por DEEVEY (1947) em que a taxa de sobrevivência aumenta rapidamente até estabilizar. Apesar disto, os invertebrados recém assentados podem exibir outros padrões de sobrevivência. HURLBUT (1991a) encontrou as maiores taxas de mortalidade de invertebrados sésseis na segunda semana após o assentamento sugerindo que uma intensidade de predação dependente da densidade levaria ao aumento da mortalidade. Entretanto, a mortalidade inicial também pode levar a uma curva de sobrevivência do Tipo II, com uma razão constante entre a idade do organismo e a taxa de mortalidade (DEEVEY, 1947).

A taxa de mortalidade também pode apresentar uma variação espaço temporal devido a diferenças de micro-habitat (WALTERS & WETHEY, 1996), e predação (PETRAITIS, 1983), além da composição e densidade dos organismos formadores da comunidade bentônica (HARRIOT, 1983a; 1983b; HOLM, 1990). O resultado será uma variação não apenas da densidade de recrutas em relação ao número de larvas assentadas, mas também uma diferença espaço temporal na distribuição destes recrutas no substrato em várias escalas (MEADOWS, 1969; DE WOLT, 1973; CAFFEY, 1982; 1985; WETHEY, 1986; BINGHAM, 1992).

1.2 Fatores físicos e biológicos e seu reflexo no recrutamento

Diversos fatores físicos e biológicos podem induzir, inibir ou interferir de alguma forma no assentamento larvar. O assentamento de larvas de organismos bentônicos sésseis como os briozoários por exemplo, podem ser postergado por: (a) falta de substrato adequado (CANCINO & GALLARDO, 2004); (b) condição de forte

hidrodinamismo (QIAN *et al.*, 1999); (c) forte intensidade luminosa (WENDT, 1996; 1998); (d) na presença de competidores (YOUNG & CHIA, 1981; DAVIS *et al.*, 1991; NISHIYAMA & BAKUS, 2002). Os principais e mais bem estudados fatores físicos e biológicos serão discutidos a seguir:

1.2.1 Fatores químicos e bioquímicos no assentamento

Muitas das relações químicas que ocorrem entre diversos invertebrados, influenciando processos fisiológicos e comportamentais nas suas inter-relações já são bem conhecidos (MORGAN, 2001). O assentamento larvar é um dos processos fortemente influenciados por substâncias químicas produzidas pelos diversos invertebrados bentônicos (*i.e.*, cnidários, esponjas, briozoários, algas, entre outros) (MORSE, 1991; MORSE & MORSE, 1996).

São encontrados na literatura diversos exemplos de indução do assentamento na presença de organismos coespecíficos gerando um padrão de assentamento específico. MARIANI (2003) observou uma resposta filopátrica no assentamento das larvas do briozoário *Disporella hispida* contribuindo para uma distribuição agregada dos recrutas. Resultados similares foram encontrados para ascídias (OSMAN & WHITLARCH, 1995b), esponjas (MARIANI, 2003), corais negros (MILLER, 1998) e corais escleractíneos (LEWIS, 1970). Por exemplo, a indução do assentamento pela presença de amônia já foi observada em ostras (COON *et al.*, 1990) sendo possivelmente uma forma de evitar predadores na coluna d'água próximo ao momento do assentamento. A indução do assentamento e metamorfose também é bem documentada em algas calcárias incrustantes nas quais aminoácidos específicos provenientes das algas ou de bactérias associadas, induziriam o assentamento e a metamorfose de diversos invertebrados (MORSE *et al.*, 1988; PEARCE & SCHEIBLING, 1990). Receptores

específicos nas membranas celulares das células das larvas detectam essas substâncias e desencadeiam o processo de assentamento e metamorfose (MORSE, 1991; 1996; LEITZ, 1997). Existem registros dessa relação de associação para corais (*Agaricia agaricites danai*, *A. agaricites humilis*, *A. tenuifolia*, e *A. milleopra*; MORSE *et al.*, 1988; HEYWARD & NEGRI, 1999), e poliquetos tubícolas sésseis (*Spirorbis corallinae*, *S. rupestris*; DE SILVA, 1962; GEE, 1965).

Filmes bacterianos também têm um importante papel indutor no assentamento e metamorfose larvar. Bactérias isoladas do substrato natural induziram o assentamento e a metamorfose do octocoral *Heteroxenia fuscescens* (HENNING *et al.*, 1993). A mesma relação de indução por biofilmes bacterianos já foi demonstrada para serpulídeos (*Hydroides elegans*; HARDER *et al.*, 2002; HUANG *et al.*, 2007) e ostras (TAMBURRI *et al.*, 1992) entre outros. Já foi demonstrado que esta relação indutora entre os biofilmes e invertebrados marinhos pode influenciar de forma determinante a distribuição dos organismos em escala local, como por exemplo, na zonação dos organismos (BAIRD *et al.*, 2003)

Por outro lado, a presença de espécies competidoras pode inibir o assentamento larvar e a metamorfose. As esponjas, por exemplo, são geralmente melhores competidores que a maioria dos invertebrados (JACKSON & WINSTON, 1982; BELL & BARNES, 2003a) possivelmente pela presença de compostos químicos (THACKER *et al.*, 1998). Já foi observado que esponjas podem inibir o assentamento de briozoários (NISHIYAMA & BAKUS, 2002) e cirripédios (*Balanus improvisus*, SJÖGREN *et al.*, 2004). Esta ação inibidora já foi observada também para outros organismos como ascídias (BECERRO *et al.*, 1997) e octocorais (MAIDA *et al.*, 2001). A presença de predadores também pode inibir o assentamento larvar, como ocorre com as larvas do

serpulídeo *Hydroides elegans* na presença do copépode *Tisbe japonica* (DAHMS *et al.*, 2004).

1.2.2 Fatores físicos no assentamento

Da mesma maneira que compostos químicos “informam” a larva se um determinado ambiente parece favorável ou não para o assentamento, a detecção de parâmetros físicos como temperatura, luz e salinidade por parte da larva podem induzir ou inibir seu assentamento agindo na seletividade do substrato. A temperatura parece ser um importante mecanismo de regulação do recrutamento em diferentes grupos de invertebrados bentônicos. MALDONADO & YOUNG (1996) observaram que baixas temperaturas (10-15°C) acarretam em uma drástica diminuição da velocidade de natação e período de vida planctônica da larva de duas espécies de esponja (*Haliclona tubifera* e *Halichondria magniconulosa*), inviabilizando o seu assentamento. A mortalidade de larvas assentadas chegou a quase 100% após dois dias de exposição a essas baixas temperaturas (MALDONADO & YOUNG, 1996). Assim, as baixas temperaturas podem influenciar a dispersão larvar e até impedir o recrutamento em locais demasiadamente frios para a sobrevivência do organismo.

A resposta das larvas a luz foi um dos primeiros fatores descobertos relacionados ao assentamento larvar e tem, por exemplo, um papel particularmente importante em corais escleractíneos, devido à presença obrigatória das algas simbiontes (zooxantelas; LEWIS, 1970). As larvas podem apresentar um fototropismo positivo ou negativo dependendo da espécie e do momento da vida planctônica (LEWIS, 1970; THIYAGARAJAN *et al.*, 2002). Larvas como as de muitos corais apresentam fototropismo positivo já logo após a liberação assumindo fototropismo negativo no momento do assentamento (revisado por FADLALLAH, 1983). No momento do

assentamento, larvas de outros grupos como esponjas (MALDONADO & YOUNG, 1996) e briozoários, também podem assumir um fototropismo negativo. Este tipo de resposta à luz por parte da larva tem um importante papel na dispersão e escolha do substrato. No início da vida planctônica o fototropismo positivo garante que a larva se mantenha nas camadas mais superficiais da água contribuindo para sua dispersão enquanto que no momento do assentamento o fototropismo negativo pode contribuir muito para a escolha de um substrato protegido aumentando as chances de sobrevivência no pós-assentamento (FADLALLAH, 1983).

A salinidade pode ser um fator determinante no assentamento, principalmente em locais de grande variação como estuários (HUNT & SCHEIBLING, 1997). Neste tipo de ambiente, RICHMOND & WOODIN (1996) observaram uma diminuição significativa da atividade natatória do poliqueto *Ilyanassa obsoleta*. Além disso, foi também observado um atraso nos processos de assentamento e metamorfose em larvas competentes de *Arenicola cristata* em salinidades inferiores a 10‰ o que previne o assentamento em condições de salinidade desfavorável para a sobrevivência do organismo (RICHMOND & WOODIN, 1996).

Fatores físicos como a disponibilidade de substrato e o hidrodinamismo não parecem agir de forma direta nos processos fisiológicos do assentamento larvar (HUNT & SCHEIBLING, 1997). Aparentemente, estes fatores agem facilitando ou dificultando o processo do assentamento de acordo com as habilidades de cada espécie (HUNT & SCHEIBLING, 1997). A influência da disponibilidade de substrato no assentamento de uma determinada espécie dependerá de dois fatores; 1) habilidade competitiva da larva, 2) disponibilidade de larvas aptas para o assentamento (*i.e.*, “competentes”). Espécies com larvas menos hábeis na competição por substrato tendem a ser encontradas em maior concentração no ambiente recrutando mais rápido em substratos disponíveis

(SUTHERLAND & KARLSON, 1977). Estas espécies ditas oportunistas, são classificadas como espécies fundadoras, pois são normalmente as primeiras a colonizar os substratos disponíveis (SUTHERLAND & KARLSON, 1977). Assim, a disponibilidade de substrato terá uma influência direta e positiva no assentamento larvar para espécies fundadoras, como o coral *Agaricia agaricites* e o briozoário *Schizoporella errata*, podendo ser determinante na estruturação da comunidade (SUTHERLAND, 1978; HUGHES & JACKSON, 1985).

A liberação de substrato pela herbivoria de ouriços do mar e peixes já se mostrou importante na estruturação das comunidades influenciando a taxa de recrutamento (SAMMARCO, 1980; WINSTON & JACKSON, 1984; FERREIRA *et al.*, 1998). Em recifes de coral no Caribe, por exemplo, densidades intermediárias de *Diadema antillarum* criam condições ótimas para o assentamento de corais recifais (SAMMARCO, 1980; EDMUNDS & CARPENTER, 2001) pela diminuição da competição entre as algas e os corais (DART, 1972; SAMMARCO, 1980; MUMBY, 2006).

A morfologia do substrato também pode ter um importante papel no momento do assentamento com reflexos nas taxas de mortalidade de pós-assentados, através de interações competitivas (ZILBERBERG & EDMUNDS, 2001), predação (KEOUG & DOWNES, 1982) e distúrbios físicos (BERGERON & BOURGET, 1986). SMITH, (1997) mostrou que a seletividade por substratos em determinados ângulos por larvas de corais apresenta um balanço entre a necessidade destes organismos por luz (simbiose com zooxantelas) e a competição com outros organismos (algas) afetando as taxas de sobrevivência dos pós assentados. A rugosidade do substrato também apresenta grande importância na seletividade da larva. Superfícies lisas não costumam ser vantajosas para o assentamento por deixarem o recém assentado muito exposto à ação de predadores

(KEOUG & DOWNES, 1982) e distúrbios físicos como hidrodinamismo (BERGERON & BOURGET, 1986; KOHEL, 2007).

O hidrodinamismo pode exercer um papel ativo no processo de assentamento. Por exemplo, QIAN *et al.* (1999) observaram que diferentes espécies possuem diferentes velocidades de fluxo ideais para a fixação, sendo que o maior recrutamento foi encontrado em velocidades entre 1 e 3 cm/s para o briozoário *Bugula neritina* e o serpulídeo *Hydroides elegans*, e de 3 a 15 cm/s para cirripédios. Estes resultados mostram que o hidrodinamismo pode ter um papel importante na estruturação de comunidades e nas taxas de recrutamento de diferentes grupos. Entretanto, este papel do hidrodinamismo no assentamento pode não se aplicar a todos os grupos/espécie (MALDONADO & YOUNG, 1996), podendo estar relacionada com a forma e a habilidade de natação e fixação da larva (CRISP, 1955).

1.3 Comportamento larvar no assentamento

Como já foi discutido anteriormente, os invertebrados marinhos sésseis raramente apresentam uma distribuição ao acaso, e vários fatores bióticos e abióticos influenciam esta distribuição durante o processo de assentamento. Diferentes padrões de distribuição já foram descritos para as populações de diversos grupos/espécies (SMITH, 1997; WOODIN, 2007). É comum observar invertebrados bentônicos sésseis com uma distribuição agregada (WOODIN, 2007) podendo ser formados pelo resultado dos processos de assentamento, mortalidade pós assentados ou ambos (WOODIN, 2007). Fatores físicos como luz (LEWIS, 1974a; MALDONADO & YOUNG, 1996), hidrodinamismo (HAVENHAND & SVANE, 1991) e características morfológicas do substrato (WALTERS & WETHEY, 1996) podem estar envolvidos na formação dos agregados. Mas como já foi visto, a presença de organismos co-específicos e/ou

associados também podem induzir o assentamento e gerar um padrão agregado (KEOUGH, 1983 para *Elminius modestus*, *Amphibalanus amphitrite*). Há casos em que as larvas (lecitotróficas) de algumas espécies de invertebrados possuem uma vida planctônica extremamente curta (poucos segundos) resultando em um assentamento próximo à colônia parental gerando igualmente um padrão agregado (LEWIS, 1974b). A vantagem do “poder atrativo” dos co-específicos ou do rápido assentamento próximo a colônia parental é de aumentar a probabilidade de que o substrato escolhido para o assentamento seja favorável para a sobrevivência dos recrutas uma vez que já existem organismos da mesma espécie habitando o substrato. As larvas podem se assentar em padrões agregados formando densos grupos de assentados como ocorre em *Hydroides norvegica* (Gunnerus) (KEOUGH, 1983) e *Agaricia agaricites* (HUGHES & JACKSON, 1985). Este comportamento também pode aumentar as chances de sobrevivência dos recém assentados, como observado em algumas espécies de organismo clonais em que os assentados agregados se fusionam formando uma única colônia (quimera) (WINSTON & JACKSON, 1984). A vantagem neste caso seria o crescimento mais rápido da colônia por adesão de novos recrutas diminuindo assim a chance de mortalidade por predação.

A seleção ativa por determinado substrato por parte da larva e seus reflexos no recrutamento foram bem categorizados por KEOUGH & DOWNES (1982) que diferenciaram três tipos de comportamento na busca ativa por condições para o assentamento. Existem as larvas não exploradoras (“no searching - Dropped-egg model”) que ao encontrar o substrato não procuram extensivamente o local ideal para o assentamento resultando em uma distribuição proporcional ao longo do substrato (nos refúgios e fora deles). Outras são exploradoras sem escolha ativa (“searching, but no active choice - Ping-pong ball model”) que ao encontrar o substrato o exploram

ativamente, mas assentam em qualquer substrato adequado sem escolha de micro-habitat, o que resulta em uma maior densidade de assentados em substratos específicos. Por último existem larvas exploradoras que escolhem ativamente o seu microhabitat de assentamento (“searching and active choice of microhabitat”), ou seja, um refúgio específico para se assentar, e com isso os assentados são encontrados de forma desproporcional (agregados) nos refúgios. Assim, o assentamento pode resultar em padrões diferenciados, variando de uniforme a agregado, em substratos específicos ou não, dependendo do comportamento exploratório e seletivo da larva, sendo estes padrões espécie-específicos (KEOUGH & DOWNES, 1982).

1.4 Mortalidade dos recém assentados

De forma geral, uma vez que a larva assenta e é realizada a metamorfose, esta se torna um organismo sésil e, portanto, não mudará mais o seu local no substrato pelo resto de sua vida. Assim, a escolha de um substrato propício para a sobrevivência de organismos sésseis e de vital importância para seu sucesso e, como visto acima, a rede de ‘mecanismos’ agindo durante o assentamento direciona essa escolha. Entretanto a mortalidade dos recém assentados é grande, sendo encontrados registros na literatura de taxas de mortalidade extremamente variáveis, de zero a praticamente 100% em cirripédios (WETHEY, 1986; RAIMONDI, 1991), ascídeas (OSMAN *et al.*, 1992), e poliquetas (QIAN & CHIA, 1994). As variações nas taxas de mortalidade dependem do local de estudo, da escala espacial e temporal amostrada, da composição da comunidade e das condições físicas que os recrutas estavam expostos (WETHEY, 1986; RAIMONDI, 1991; OSMAN *et al.*, 1992; QIAN & CHIA, 1994). Com isso, para muitos organismos sésseis o padrão de distribuição será determinado, ao menos em parte, pelos eventos de mortalidade que ocorrem durante o período de pós-assentamento

(WALTERS & WETHNEY, 1996). Os recrutas, que são normalmente diminutos, são muito vulneráveis à ação de predadores, competidores e distúrbios bióticos e abióticos, e, conseqüentemente, vários fatores são responsáveis pela mortalidade dos recém-assentados.

1.4.1 Atraso na metamorfose

O atraso no assentamento e/ou metamorfose levando a um aumento do período da vida planctônica pode ser particularmente problemático principalmente para larvas lecitotróficas, que diferente das planctotróficas, têm o seu alimento limitado às suas reservas de vitelo (MILLER, 1993). Isto significa uma limitação energética para estas larvas até atingirem o estágio de juvenis possuindo um sistema de alimentação próprio. Em geral, a habilidade das larvas em selecionar o substrato propício, se assentar e realizar a metamorfose corretamente decresce à medida que o período de vida planctônica aumenta, aumentando junto a probabilidade de problemas ontogenéticos durante a metamorfose, e uma metamorfose mal sucedida fatalmente acarretará na morte do organismo (revisado por PECHENIK, 1990; WILSON & HARRISON, 1998; CANCINO & GALLARDO, 2004). No briozoário *Bugula flabellata*, por exemplo, um retardo de mais de 6h no assentamento das suas larvas lecitotróficas reduz a expectativa de vida nos estágios iniciais em 50%, sendo a metamorfose a variável mais afetada (CANCINO & GALLARDO, 2004). Um resultado similar foi encontrado para as larvas do nudibrânquio *Phestilla sibogae*, resultando em recém assentados de menor tamanho e em uma redução nas chances de sobrevivência (MILLER, 1993). Entretanto, as conseqüências do prolongamento da vida planctônica para a mortalidade dos recém pós-assentados vão depender da extensão da vida planctônica e de como esta afeta os recém fixados, sendo um fator espécie específico (WILSON & HARRISON, 1998).

1.4.2 Distúrbios bióticos

No substrato consolidado, os distúrbios bióticos causados pela herbivoria são os mais bem estudados (YOUNG & CHIA, 1984; SUTHERLAND & ORTEGA, 1986; OLIVEIRA, 1991; TUNER & TODD, 1991), entretanto os distúrbios bióticos causados por outros organismos, que não os herbívoros têm recebido pouca atenção (HUNT & SCHEIBLING, 1997). OLIVEIRA (1991), analisando o conteúdo estomacal de ouriços do mar da costa brasileira (*Echinometra lucunter*, *Lytechinus variegatus*) exemplificou a variedade de organismos que podem ser ingeridos provavelmente de forma acidental pelos ouriços, como briozoários, esponjas, hidrozoários e ascídeas. Também há registros de gastrópodes herbívoros ingerindo acidentalmente pequenos cirripédios (PETRAITIS, 1983; SUTHERLAND & ORTEGA, 1986; MILLER & CAREFOOT, 1989; TUNER & TODD, 1991; SAFRIEL *et al.*, 1994) ascídeas (YOUNG & CHIA, 1984) e briozoários (TUNER & TOOD, 1991).

A vulnerabilidade aos distúrbios causados pelos organismos herbívoros tende a decrescer com o tamanho (*i.e.*, idade) dos juvenis (MILLER & CAREFOOT, 1989; SAFRIEL *et al.*, 1994), principalmente se tratando de organismos clonais que tem maior chance de se recuperar de danos parciais (HUGHES & JACKSON, 1980). A mortalidade causada pelo forrageio dos herbívoros também tende a diminuir com o aumento da heterogeneidade do substrato (SAMMARCO, 1980; MILLER & CAREFOOT, 1989), pela maior ocorrência de refúgios para os organismos assentados (WALTERS & WETHEY, 1996). Entretanto, como já foi discutido, a herbivoria pode resultar em um balanço positivo para o recrutamento aumentando a abundância dos invertebrados sésseis de forma indireta pelo controle da população de algas disponibilizando substrato para assentamento (SAMMARCO, 1982).

1.4.3 Distúrbios físicos

Os distúrbios físicos têm recebido relativamente pouca atenção como causa de mortalidade de invertebrados recém fixados (HUNT & SCHEIBLING, 1997). Este tipo de distúrbio pode causar grande estresse fisiológico para os recém assentados (FOSTER, 1971; BRANCH, 1975; OLSON, 1983; BAKER & MANN, 1992). Por exemplo, já foi observado que grandes variações de salinidade e temperatura causam mortalidade em adultos, mas principalmente em recrutas (VERMEIJ, 1972; CHEN & CHEN, 1993; MALDONADO & YOUNG, 1996). Isto porque a superfície corporal em relação ao volume dos recém assentados é exponencialmente maior quando comparada com a dos adultos (VERMEIJ, 1972), sendo esta relação associada a uma menor habilidade em reduzir o consumo de energia em condições de estresse (BAKER & MANN, 1992). Assim, as trocas com o ambiente são favorecidas, mas a susceptibilidade a um estresse osmótico, por exemplo, também é maior. Entretanto, esta questão ainda é controversa e parece variar muito entre diferentes espécies. Há registros na literatura dos efeitos negativos das condições físicas de estresse, como o desenvolvimento anormal dos juvenis, porém, o real impacto nas taxas de mortalidade ainda não foi bem estudado (WATTS *et al.*, 1983). O hidrodinamismo também é um distúrbio físico capaz de agir como uma pressão negativa nos recém assentados quando demasiadamente forte. Porém, em condições moderadas o hidrodinamismo pode até favorecer o crescimento dos recém assentados, sendo a intensidade de fluxo favorável espécie específica (MALDONADO & YOUNG, 1996).

1.4.4 Competição por espaço

No substrato consolidado o espaço é provavelmente o recurso mais limitado para organismos sésseis, uma vez que estes se distribuem bidimensionalmente, ao contrário

da distribuição tridimensional nos substratos não consolidados (BUSS, 1980). Com isso, a disputa por um substrato para o assentamento e desenvolvimento é uma das maiores pressões para os recém assentados, sendo uma importante causa de mortalidade. A taxa de mortalidade relacionada à falta de espaço dependerá das espécies que habitam este substrato e suas densidades (OSMAN & WHITLARCH, 1995a). Interações competitivas envolvendo mecanismos físicos e químicos agem neste processo de conquista do substrato (CHORNESKY, 1983; BUSS *et al.*, 1984; HARVELL, 1992; THACKER *et al.*, 1998). Alguns mecanismos competitivos que podem causar a mortalidade dos recém assentados são o recobrimento (“overgrowth”; BUSS, 1990), o uso de substâncias bioquímicas (THACKER *et al.*, 1998) e a produção de estruturas agressivas utilizadas para competição pelos organismos adultos (CHORNESKY, 1983). Por exemplo, o recobrimento por algas está associado a uma diminuição da sobrevivência dos recém assentados de alguns corais (*Pocillopora damicornis*, HARRIOT, 1983a), ascídias (YOUNG & CHIA, 1984), e cirripédios (*Tetraclitella purpurascens*; DENLEY & UNDERWOOD, 1979), sendo muito comum em espécies incrustantes (BUSS, 1979; 1981; GROSBERG, 1981). Estruturas agressoras de organismos adultos também podem causar mortalidade dos recém assentados, como a presença de tentáculos com baterias de nematocistos dos corais *Agaricia agaricites* (CHORNESKY, 1983), a presença de filamentos mesentéricos nos corais *Scolymia* spp., *Mycetophilia* spp. e *Meandrina meandrites* (LANG & CHORNESKY, 1990) e a formação de espinhos em diversas espécies de briozoários queilostomados (HARVELL, 1986).

1.4.5 Predação

Assim como na competição por espaço, o risco de predação diminui em função do tamanho do recém assentado sendo um caráter dependente da idade e da espécie do organismo (FITZHARDINGE, 1988). A predação parece ter um papel significativo no recrutamento, pois experimentos de exclusão da macrofauna de predadores frequentemente resultam em um aumento do recrutamento de invertebrados sésseis em costões rochosos (CONNELL, 1961; NAVARRETE & WIETERS, 2000), o que conseqüentemente pode afetar a estrutura da comunidade (OSMAN & WHITLATCH, 1995a; NAVARRETE & WIETERS, 2000). Foi demonstrado por OSMAN & WHITLATCH (1995a) que a mortalidade pós-assentamento de ascídias coloniais e solitárias pode ser drasticamente afetada pela predação de gastrópodes em costões rochosos do Atlântico Ocidental Americano.

1.5 A distribuição dos adultos e sua relação com os processos do recrutamento

A distribuição dos organismos adultos no ambiente pode ser um reflexo do padrão de recrutamento, sendo estes resultantes dos eventos de pré e pós-assentamento (CONNELL, 1983). Assim, é possível explicar grande parte dos padrões de distribuição dos adultos pela compreensão de como os diferentes fatores e processos afetam a distribuição dos recrutas.

Tanto o assentamento seletivo quanto a mortalidade dos recém assentados determinam a distribuição dos recrutas em pequena escala espacial, tais como micro habitats no substrato. Um exemplo é o padrão de distribuição agregado que pode ser causado por vários fatores incluindo as características físicas do micro habitat como a topografia (WALTERS & WETHEY, 1996), exposição a luz (LEWIS, 1974a), e

hidrodinamismo (KOEHL, 2007). Além disso, as características biológicas como a presença de co-específicos (LEWIS, 1970), predadores (OSMAN & WHITLATCH, 1995a) ou herbívoros (SAMMARCO, 1982) também podem levar a um padrão de distribuição agregado. Portanto, todos estes fatores em conjunto poderão influenciar o padrão de recrutamento tanto durante o assentamento, através da seletividade de substrato, indução ou inibição da larva (MORSE, 1991; MORSE & MORSE, 1996) quanto após o assentamento, que inclui a mortalidade dos pós assentados (HUNT & SCHEIBLING, 1997).

A distribuição batimétrica dos organismos nos ambientes de substrato consolidado é regida por dois fatores físicos principais: 1) a luz, sendo uma variável da profundidade; e 2) a exposição ao hidrodinamismo, que na maioria dos casos está relacionada igualmente com a profundidade. Excluída a variável geográfica, quanto mais raso, maior é a exposição à luz e maior tende a ser a exposição ao hidrodinamismo. O papel destes dois fatores já foi discutido. Entretanto, sua ação pode não afetar diretamente as populações de adultos agindo de forma indireta em outros determinantes da comunidade como o recrutamento. Até recentemente, o mais aceito era que os eventos de pós-assentamento, como a competição (SHEPPARD, 1979; HUSTON, 1985) e a predação (NEUDECKER, 1979), eram os principais determinantes do padrão zonal do recrutamento. Porém, as descobertas em relação a ecologia larvar nas últimas duas décadas mostram outros determinantes da distribuição batimétrica dos recrutas. Um dos fatores pode ser relacionado as diferenças nas taxas de mortalidade de recém assentados em função da profundidade, como ocorre com algumas espécies de cirripédios (revisado por CONNELL, 1985). Um segundo fator pode ser relacionado a um aporte larvar diferenciado no momento do assentamento, como demonstrado por CARLON (2002) para corais que observou uma maior fecundidade de *Favia fragum* em

menores profundidades. Além desses fatores, foi documentada também uma predileção das larvas por substratos de determinada profundidade (BAIRD *et al.*, 2003). Por exemplo, foi visto que larvas de seis espécies de corais que possuem profundidade de ocorrência diferenciada (0-23 m) preferiam se assentar em substratos com biofilmes provenientes das suas profundidades de ocorrência, não sendo observadas diferenças nas taxas de mortalidade entre profundidades (BAIRD *et al.*, 2003).

Os últimos avanços no estudo da ecologia e assentamento larvar mostram cada vez mais o quão complexa pode ser a teia de relações entre o aporte larvar, o processo de assentamento, os eventos de pós assentamento e a distribuição dos adultos na comunidade. Além disso, as influências dos fatores tanto físicos quanto biológicos no assentamento e sobrevivência dos pós-assentados é geralmente espécie-específica, e depende da susceptibilidade do organismo e da sua habilidade de resposta a estes fatores.

1.6 A relevância dos briozoários e a espécie *Schizoporella errata* (Waters, 1878)

Briozoários são constituintes importantes da fauna bentônica, estando entre os animais mais freqüentes nas zonas litorâneas (MCKINNEY & JACKSON, 1989). O filo abrange cerca de 4000 espécies de organismos coloniais sésseis constituindo um dos maiores filios de invertebrados (REED, 1991). Apesar de sua grande representatividade, são pouco estudados quando comparados com outros grupos de invertebrados marinhos como poríferos, cnidários e moluscos (MIGOTO, 2000). A biologia e ecologia destes organismos, é de maneira geral, pouco conhecida (BOOKHEIM & BERRY, 1999) e os estudos sobre estes assuntos no Brasil são praticamente inexistentes (MIGOTO, 2000).

Aspectos ecológicos, como distribuição, reprodução, recrutamento e crescimento de diversos organismos marinhos sésseis e coloniais já foram bastante estudados, inclusive ao longo da costa brasileira (ROCHA, 1991; CASTRO *et al.*, 1995; PIRES *et al.*, 1999; ROCHA *et al.*, 1999; CALDERON *et al.*, 2000; LINS DE BARROS *et al.*, 2000; CASTRO & PIRES, 2001). Em briozoários, variações sazonais, a influência negativa da sedimentação e das relações competitivas nas taxas de recrutamento e de crescimento já foram observadas em algumas espécies (BUSS, 1980; 1990; SEBENS, 1982; O'DEA & JACKSON, 2002). Entretanto, ainda não é bem compreendido como estes fatores atuam na história de vida destes organismos. São necessários estudos com briozoários, como os realizados com corais e outros organismos sésseis, focando principalmente na compreensão de sua distribuição, abundância, e demais aspectos do ciclo de vida afim de melhor compreender o seu papel ecológico nas comunidades marinhas da costa brasileira (MIGOTO, 2000).

Schizoporella errata (Waters, 1878) é um briozoário queilostomado colonial, muito comum em substratos consolidados, sendo esta espécie considerada de ampla distribuição geográfica (ELDREDGE *et al.*, 2001). Suas colônias apresentam coloração vermelho tijolo e podem alcançar até 40 cm de comprimento (COCITO *et al.*, 2000). As colônias podem variar de incrustantes a arborescentes e são formadas por zoóides com esqueleto calcário, em camadas multilaminares (Figura 1). A espessura do esqueleto multilaminar depende da idade, porém espessuras de até um centímetro são bastante comuns (ELDREDGE *et al.*, 2001). As características morfológicas deste briozoário são paralelas às de muitos corais recifais de importância ecológica indiscutível (CONNELL, 1978), sendo muitos briozoários queilostomados considerados por SCHOLZ (2001) como verdadeiros “micro-recifes”. Por isso, estes podem servir como modelos de estudo de crescimento, estruturação populacional e dinâmica de ciclo de vida com a grande

vantagem de apresentarem um crescimento muito mais rápido que os corais recifais. Estudos experimentais realizados com corais tendem a ser muito laboriosos e apresentam resultados significativos apenas a longo prazo, devido ao crescimento lento das colônias, enquanto os briozoários tem o potencial de apresentar a mesma resposta em alguns meses. Por exemplo, um estudo preliminar com *S. errata* em Arraial do Cabo (litoral norte do Rio de Janeiro, Brasil), mostrou que colônias de até seis meses de idade atingiram dimensões de cerca de 30 cm² (CALDERON *et al.*, 2003), enquanto colônias de corais recifais do litoral sul da Bahia com o mesmo período de crescimento apresentaram tamanho máximo de 0,25 cm² (CALDERON, 2003).

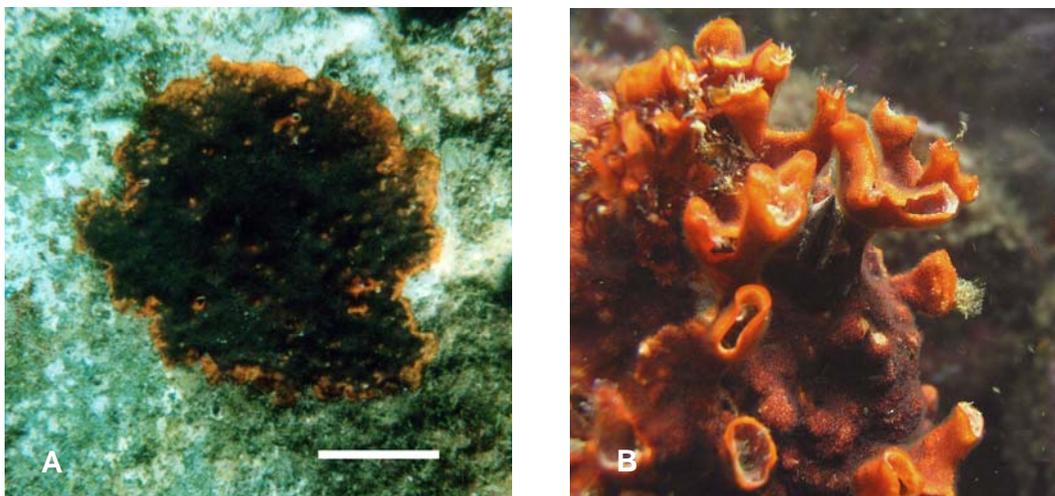


Figura 1: Colônia de *S. errata* em Arraial do Cabo; A) Fixada ao costão, escala 5cm (foto:ENC). B) Detalhe de uma colônia fixada ao costão (foto: Diego Amoroso).

2. OBJETIVOS

O presente trabalho teve como objetivo geral de verificar o padrão de distribuição das colônias adultas e o padrão espaço-temporal do recrutamento do briozoário *Schizoporella errata*. Buscou-se também relacionar os resultados encontrados com fatores físicos e com a comunidade bentônica da região de estudo. Para atingir este objetivo geral, o presente trabalho foi subdividido em três partes com objetivos específicos inter-relacionados, cada um testando hipóteses igualmente inter-relacionadas.

2.1 Padrão de distribuição local do briozoário *Schizoporella errata* na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil.

Esta primeira parte do estudo teve o objetivo de determinar o padrão de distribuição local de *S. errata* na região de Arraial do Cabo, RJ. Para isto, foram estabelecidos três objetivos específicos relacionados:

- 2.1.1 Caracterizar a comunidade de *S. errata* quanto à distribuição batimétrica, densidade e tamanho das colônias.
- 2.1.2 Determinar se as colônias adultas de *S. errata* possuem algum padrão de distribuição entre substratos de diferentes inclinações.
- 2.1.3 Estabelecer as possíveis relações do padrão de distribuição de *S. errata* com a composição da comunidade, morfologia do substrato e hidrodinamismo.

2.2 Relação entre ocorrência de *Schizoporella errata* e o equinodermo herbívoro *Echinometra lucunter*.

A segunda parte teve o objetivo de verificar se há alguma relação entre a densidade de colônias de *S. errata* e a densidade de *Echinometra lucunter* nos substratos verticais uniformes da região de Arraial do Cabo, RJ. Este ouriço do mar foi escolhido por ser o herbívoro bentônico mais freqüente e abundante na região de estudo (CASTRO *et al.*, 1995; SÁNCHEZ-JÉREZ *et al.*, 2001). Assim, foram estabelecidas duas hipóteses nulas relacionadas:

- 2.2.1 Não há relação entre a densidade de *E. lucunter* e a ocorrência de colônias de *S. errata* em porções verticais de costões na região de estudo.
- 2.2.2 Caso ocorra relação entre estes dois organismos, não há relação entre a distância entre estes organismos e o grau de correlação observado.

2.3 Padrão espaço-temporal do recrutamento de *Schizoporella errata* na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil.

A terceira e última parte do presente estudo tem o objetivo de determinar o padrão espacial e temporal do recrutamento de *Schizoporella errata* na região de Arraial do Cabo, RJ. Visando esse objetivo, foram testadas cinco hipóteses nulas relacionadas:

- 2.3.1 A inclinação do substrato ou a presença de biofilme não influenciam as taxas de recrutamento.
- 2.3.2 As possíveis variações no recrutamento entre substratos verticais e horizontais são causadas exclusivamente por eventos de pós-assentamento

- 2.3.3 As taxas de recrutamento na região de estudo não diferem entre inverno e verão.
- 2.3.4 O recrutamento ocorre de forma contínua ao longo do ano.
- 2.3.5 O recrutamento ocorre sem variação significativa entre locais com exposição hidrodinâmica diferenciada.

3. ÁREA DE ESTUDOS

A região de Cabo Frio, RJ, Brasil, onde se localiza Arraial do Cabo (22°57' S, 42°01' W) é reconhecida como o limite de distribuição de diversas espécies de algas e invertebrados marinhos (YONESHIGUE & VALENTIN, 1988; CASTRO *et al.*, 1995). A região é caracterizada por um forte gradiente de temperatura e concentração de nutrientes devido à ação da ressurgência (VALENTIN, 1974). Os ventos oriundos de Nordeste predominam na região, ocorrendo em quase 70% do ano, cessam com a entrada de frentes frias provenientes do sul do país (SILVA, 1985). São estes ventos de Nordeste que afastam a Corrente do Brasil, permitindo o afloramento à superfície de águas mais frias e salinas provenientes da ACAS (Água Central do Atlântico Sul), caracterizando o fenômeno da ressurgência (VALENTIN, 1974). Este fenômeno ocorre com maior intensidade durante os meses de primavera e verão, de outubro a abril (VALENTIN, 1974; VALENTIN & COUTINHO, 1990). Durante o outono (maio) as condições físicas são as menos favoráveis para a ocorrência de ressurgência, praticamente não se registrando o fenômeno (CASTELAO & BARTH, 2006). O efeito do fenômeno da ressurgência de Cabo Frio é observado a até 100 km do ponto de origem da ressurgência (GONZALEZ-RODRIGUEZ *et al.*, 1992; GUIMARAENS &

COUTINHO, 1996) e afeta muito a diversidade e densidade biótica da região, proporcionando características singulares.

A singularidade da biota local está fortemente ligada ao fenômeno da ressurgência pelo aporte de nutrientes e gradientes ambientais que proporciona (VALENTIN, 2001). LABOREL (1969; 1970) descreve a ocorrência de diversidade e abundância de corais relativamente alta para a região, em enseadas de Arraial do Cabo e na Ilha de Cabo Frio no lado voltado para o continente. YONESHIGUE & VALENTIN (1988) ressaltam a ocorrência de ambientes e espécies tanto de clima temperado quanto tropical. Devido à grande biodiversidade local, parte da região foi transformada em área de preservação ambiental (APA de Massambaba), abrigando também uma reserva extrativista marinha (RESEX Marinha do Arraial do Cabo), para a subsistência da centenária colônia de pescadores, desde janeiro de 1997.

Para realização das amostragens e experimentos manipulativos foram escolhidos sete locais na região de Arraial do Cabo com características geomorfológicas e ambientais distintas, sendo quatro localizados no embaiamento interno do cabo e três em embaiamentos externos ao cabo (Figura 2). Os locais no embaiamento interno foram: Quebra-Mar da Praia dos Anjos (**QM**), Ponta da Fortaleza (**PF**), Ponta D'água (**PD**), Ilha dos Porcos (**IP**); Os localizados em embaiamentos externos foram: Saco do Cherne Interno (**SCI**), Saco do Cherne Externo (**SCE**) e Ponta da Prainha (**PP**); (Figura 2, Tabela I).

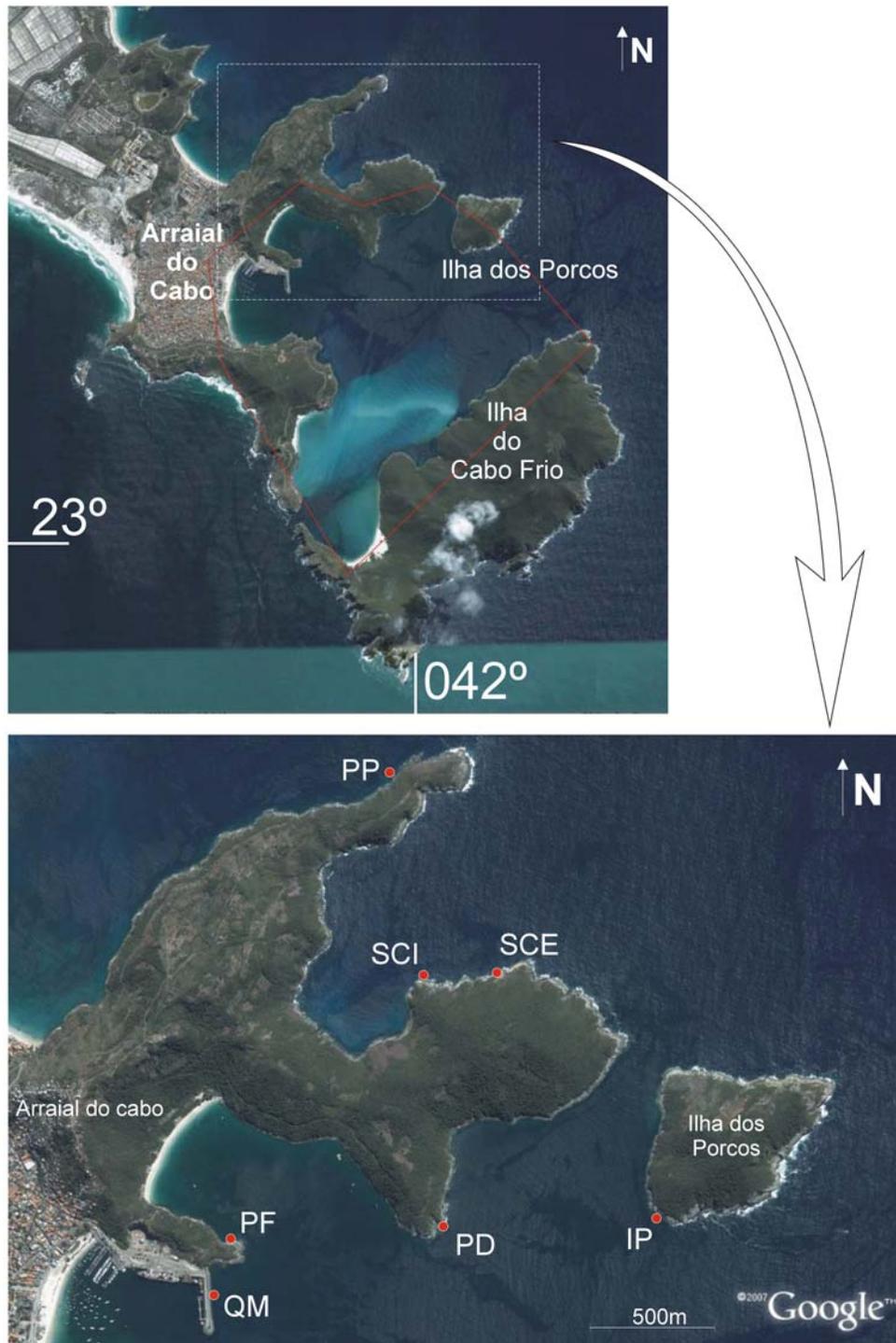


Figura 2: A) Imagem da região de Arraial do Cabo, RJ. B) Detalhe do cabo com os locais de estudo; **(IP)** Ilha dos Porcos, **(PD)** Ponta D'água, **(QM)** Quebra Mar, **(PF)** Ponta da Fortaleza, **(SCI)** Saco do Cherne Interno, **(SCE)** Saco do Cherne Externo, **(PP)** Ponta da Prainha.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Padrão de distribuição local do briozoário *Schizoporella errata* na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil.

Para caracterizar as populações de *S. errata* e estabelecer as possíveis relações com a comunidade de organismos bentônicos sésseis, foram realizadas três amostragens distintas; duas levantando dados sobre as populações de *S. errata* propriamente ditas e a terceira, mais abrangente, levantando dados sobre toda a comunidade de organismos bentônicos em cinco dos sete locais já mencionados (Quebra-mar, **QM**; Ponta D'água, **PD**; Ilha dos Porcos, **IP**; Saco do Cherne Externo, **SCE**; Saco do Cherne Interno **SCI**; Figura 2).

Tabela I: Coordenadas geográficas (Datum WGS84) dos sete locais estudados.

Local	Coordenadas (graus, min., seg.)	
Quebra-mar (QM)	22°58'18,3" S	042°00'50,4" W
Ponta da Fortaleza (PF)	22°58'08,7" S	042°00'44,0" W
Ponta D'água (PD)	22°58'10,9" S	042°00'11,4" W
Ilha dos Porcos (IP)	22°58'08,0" S	041°59'38,3" W
Saco do Cherne Externo (SCE)	22°57'27,7" S	042°00'01,8" W
Saco do Cherne Interno (SCI)	22°57'31,8" S	042°00'17,2" W
Ponta da Prainha (PP)	22°56'56,9" S	042°00'16,5" W

4.1.1 Características físicas dos pontos de amostragem

Para a coleta de dados sobre a comunidade de organismos bentônicos sésseis, inclusive *S. errata*, foram escolhidos cinco locais com hidrodinamismo, morfologia do substrato e estrutura das comunidades bentônicas supostamente diferentes dentro da amplitude de distribuição de *S. errata* na região de estudo. Sendo assim, foram escolhidos três locais no embaiamento interno do cabo; no Quebra-Mar da Praia dos Anjos (**QM**), na Ponta D'água (**PD**), e na Ilha dos Porcos (**IP**) e em mais dois locais em

um dos embaiamentos externos do cabo, ambos no Saco do Cherne; Saco do Cherne Externo (**SCE**) e Saco do Cherne Interno (**SCI**).

Os cinco locais foram classificados de acordo com suas características hidrodinâmicas em três categorias: exposto, moderadamente exposto e protegido. Nesta classificação foi considerado o regime de ventos para a região, o ângulo de incidência dos ventos predominantes em relação à orientação dos costões amostrados e a existência de barreiras geográficas para ventos e ondas. As condições do mar foram registradas em cada campanha e os dados de direção e velocidade do vento do período de amostragem, provenientes da Base Aérea do Aeroporto de Cabo Frio, foram obtidos no sítio da Rede Meteorológica da Marinha do Brasil (www.redenet.aer.mil.br).

As características topográficas dos cinco locais foram estimadas seguindo uma metodologia qualitativa e duas outras quantitativas. A caracterização qualitativa consistiu na esquematização do perfil do costão amostrado do mesolitoral até sua base no infralitoral. Estes esquemas compreendiam medições esporádicas da angulação do costão, além de uma detalhada descrição de sua morfologia. A primeira caracterização quantitativa seguiu a metodologia adotada por ROGERS *et al.* (1983). Foram mensurados transectos paralelos ao costão com uma corrente de cinco metros seguindo a topografia do substrato. O Índice de Complexidade Topográfica (ICT) resulta da razão entre medida linear do ponto inicial e final da corrente no substrato e o comprimento real da corrente, sendo sempre igual ou menor que um. Assim, quanto menor o valor do índice de complexidade topográfica, mais complexo é o substrato. Foram realizados três transectos, no infralitoral, em quatro faixas de profundidade (2,0; 4,0; 6,0; 8,0m) em cada um dos cinco locais. As profundidades em que foram realizadas as medições foram escolhidas por análise visual prévia da distribuição batimétrica das colônias de

Schizoporella errata e a profundidade máxima dos costões nos cinco locais escolhidos. A segunda caracterização quantitativa consistiu no registro do ângulo do substrato categorizado de cada um dos quadrados fotografados para o levantamento das comunidades bentônicas (ver metodologia adiante, item 4.1.4). A amplitude dos ângulos do substrato variou de zero (horizontal) a 90° (vertical) sendo distribuídos em seis categorias de ângulos positivos e mais seis de ângulos negativos com amplitude de 15° cada. Assim obtiveram-se três medições de ICT e de oito a dez medições da angulação do substrato para cada profundidade em cada local.

Análise dos dados

Os Índices de Complexidade Topográfica (ICT), levantados para cada local e profundidade, foram inicialmente analisados com ANOVA (Análise de Variância) bifatorial (SOKAL & ROHLF, 1995) com o local e a profundidade como fatores independentes. Em seguida, foi realizada uma ANOVA unifatorial com o local como fator independente, seguida de pós-teste discriminante (Tukey; SOKAL & ROHLF, 1995) com todos os valores de ICT obtidos para cada local. Os resultados destas análises foram confrontados com os perfis de cada local a fim de obter uma melhor interpretação.

4.1.2 Caracterização das populações de Schizoporella errata quanto à distribuição espacial e batimétrica

Para caracterizar a distribuição das populações de *S. errata*, em cada um dos cinco locais, foram amostrados transectos paralelos ao costão nas quatro profundidades já mencionadas no levantamento do ICT (2,0; 4,0; 6,0; 8,0m). Em cada transecto de

20m foram amostrados aleatoriamente dez quadrados de 1,0m sendo cada um subdividido em quatro quadrantes iguais (0,5m de lado). Todas as colônias de *S. errata* do quadrado foram contadas e medidas, com auxílio de trena e paquímetro, tendo seu quadrante de ocorrência registrado. As medidas de comprimento e largura foram utilizadas na estimativa do tamanho de cada colônia (área estimada = comprimento × largura). Desta forma foi obtida a densidade de colônias, o tamanho dos indivíduos (colônias) e o percentual de cobertura em cada profundidade.

A frequência de colônias nos quadrados e em um dos respectivos quadrantes também foi utilizada para definir o padrão de distribuição nas escalas amostrais de 1,00m² e 0,25m² em cada local. Para definir o padrão de distribuição local em cada escala amostral foi calculado o índice de agregação de PAYANDEH (1970), sendo utilizadas apenas às unidades amostrais com densidade maior que uma colônia. O Índice de Payandeh (*P*) permite a classificação do padrão de distribuição em agregado ($P > 1,5$), aleatório ($1 \leq P \leq 1,5$) ou uniformemente distribuído ($P < 1$).

Análise dos dados

Para a testar as hipóteses sobre as características das populações de *S. errata*, as análises estatísticas foram realizadas separadamente para os percentuais de cobertura, tamanho das colônias e sua densidade. Inicialmente foram realizadas ANOVAs (Análises de Variância) bifatoriais com os locais e as profundidades como fatores independentes apenas para a densidade e cobertura de *S. errata*. Não foi possível realizar esta análise com os tamanhos das colônias uma vez que estas não foram encontradas em todos os locais e profundidades. Em seguida, foram realizadas ANOVAs unifatoriais seguidas de pós-teste (Tukey, cobertura e densidade; Tukey-Kramer (SOKAL & ROHLF, 1995), tamanho das colônias) para determinar quais locais

diferiram significativamente entre si. Com relação às profundidades, foram realizadas ANOVAs unifatoriais seguidas de pós-teste (Tukey, cobertura e densidade; Tukey-Kramer, tamanho das colônias) com a profundidade como fator independente para cada local separadamente, a fim de estabelecer a zonação de *S. errata* em cada local quanto a cobertura, tamanho e densidade de colônias. A ocorrência de significância na interação entre os fatores independentes nas ANOVAs bifatoriais não impediu a realização das ANOVAs unifatoriais subsequentes desde que a natureza dessa interação fosse justificada (SOKAL & ROHLF, 1995; UNDEWOOD, 1997).

4.1.3 Caracterização das populações de *Schizoporella errata* quanto ao substrato

Foi utilizado um transecto de 15m de comprimento com 50 pontos aleatoriamente distribuídos, posicionado horizontalmente ao longo do costão de três dos cinco locais já mencionados, no embaiamento interno; Quebra-mar (**QM**), Ponta D'água (**PD**) e Ilha dos Porcos (**IP**). O transecto foi colocado entre 6 e 7m de profundidade, por apresentar aparentemente grande densidade de colônias nos três locais. A colônia mais próxima a cada ponto do transecto teve o ângulo do seu substrato de ocorrência medido e registrado, paralelamente o ângulo do substrato abaixo ou o mais próximo desse ponto teve o ângulo registrado para avaliação da oferta de substrato nos diferentes ângulos. Assim, obteve-se em cada local 50 medidas de ângulos de ocorrência de colônias de *S. errata* e 50 medidas de ângulo de substrato disponível, ambas de forma aleatória, totalizando assim 150 medidas de ângulos de ocorrência de colônias de *S. errata* e mais 150 medidas de substratos disponíveis (sem colônias de *S. errata*). O inclinômetro utilizado para realização das medições mensurava ângulos com até 180° de inclinação.

Os ângulos com valores maiores que 0° representaram os substratos com inclinação positiva até a amplitude máxima de $+90^\circ$ ($+90^\circ$ = substrato horizontal). Os ângulos com valores menores que 0° representam os substratos com inclinação negativa até a amplitude máxima de -90° (-90° = substrato horizontal). Os ângulos com valor igual a 0° representam os substratos perfeitamente verticais.

Análises estatísticas

Para às análises das medidas angulares do substrato e das colônias de *S. errata* foram utilizados os testes de Rao e de Watson (ZAR, 1974). Estas análises de Estatística Circular só realizam testes válidos de ângulos com 360° de amplitude, assim, todos os ângulos obtidos foram multiplicados por dois para alcançar a amplitude angular necessária para a realização dos testes. Além disto a multiplicação destes dados resultou em uma análise mais conservada ao aumentar a dispersão dos grupos de dados (variância). Inicialmente foi realizado o teste de Rao com as medidas angulares dos substratos de ocorrência das colônias de *S. errata* separadamente para cada local. O objetivo desta análise foi identificar se as colônias se apresentavam distribuídas preferencialmente em substrato com determinado ângulo. O teste de Watson foi inicialmente utilizado para comparar os ângulos dos substratos das colônias com os ângulos dos substratos disponíveis para cada local separadamente. O objetivo desta análise foi determinar se o padrão observado na distribuição das colônias nos diferentes substratos não era uma relação direta de sua disponibilidade. Finalmente foram realizados mais dois testes de Watson, um entre os ângulos dos substratos disponíveis nos três locais e outro com os ângulos dos substratos de ocorrência das colônias. O objetivo destas últimas análises foi estabelecer se a oferta de substrato é diferenciada, com relação a sua inclinação, entre os locais amostrados e determinar também se as

colônias apresentam distribuição preferencial em diferentes ângulos entre os três locais amostrados.

4.1.4 Estrutura da comunidade de organismos bentônicos

A fim de caracterizar a estrutura da comunidade de organismos bentônicos sésseis, as populações dos principais organismos foram estimadas em cada um dos cinco locais já descritos (**QM**, **PD**, **IP**, **SCE** e **SCI**) nas quatro profundidades amostradas para o levantamento dos ICTs (Índices de Complexidade Topográfica) e das populações de *S. errata* (2,0; 4,0; 6,0; 8,0m).

Ao longo de transectos de 10 m (um por profundidade) foram aleatoriamente fotografados dez retângulos de 40x30cm (Sony Cyber-shot, 4.1 mega pixels em caixa estanque). As fotografias digitais obtidas foram analisadas com o programa CPCe (KOHLENER & GILL, 2006) através da quantificação de 100 pontos virtuais aleatoriamente distribuídos na imagem (método de presença/ausência). Neste levantamento foram amostradas as coberturas dos organismos identificáveis de acordo com seu tamanho, e a qualidade e resolução das imagens. Os táxons/grupos quantificados foram; o coral hermatípico *Mussismilia hispida*, o hidrocoral *Millepora alcicornis*, dois morfotipos de hidróides, um da família Pennariidae e outro da família Aglaopheniidae, a demosponja *Darwinella* aff. *gardineles*, o molusco bivalve *Perna perna* e o briozoário *Schizoporella errata*. Quanto às algas, foram identificadas as macroalgas do gênero *Codium* sp.A, *Codium* sp.B, *Dictyota* sp. e *Sargassum* sp. As algas filamentosas e as algas coralíneas ramificadas foram incluídas em uma única categoria funcional nomeada “tufos de alga” (CARPENTER, 1985; STENECK & WATLING, 1982) e as algas coralíneas crustosas foram consideradas como substrato livre para a realização da Análise de Correspondência Canônica (CCA). Dois

equinodermos também foram quantificados, um da classe Asteroidea (*Asterina estefifera*) e outro da classe Echinoidea (*Echinometra lucunter*) aparentemente os herbívoros mais abundantes na região (CASTRO *et al.*, 1995; SÁNCHEZ-JÉREZ *et al.*, 2001; observação pessoal). Também foi quantificado o percentual de substrato livre (sem presença de qualquer organismo) e de organismos não identificados (categoria “outros”). As estimativas de cobertura dos organismos foram realizadas em dois períodos do ano, o primeiro em janeiro (verão) e o segundo em setembro de 2006 (inverno) a fim de distinguir possíveis mudanças sazonais.

Análise dos dados

Para sintetizar e melhor visualizar as características da comunidade em cada local e estabelecer as possíveis relações entre os organismos, principalmente com *S. errata*, e com os fatores ambientais (hidrodinamismo, morfologia do substrato e profundidade) nos diferentes locais foram utilizadas análises estatísticas multivariadas.

Foi realizada uma Análise Discriminante (AD; BRAAK, 1987) com a média dos percentuais de cobertura dos diferentes grupos/táxons identificados em cada local e profundidade, a fim de estabelecer as diferenças de cada local amostrado com relação à estrutura da comunidade. Em seguida, foi realizada uma Análise de Correspondência (AC; BRAAK, 1987) com estes mesmos dados para estabelecer as possíveis relações entre as espécies. Finalmente, foi realizada uma Análise de Correspondência Canônica (ACC; BRAAK, 1987) dos dados de cobertura transformados com os fatores ambientais como variáveis explicativas. Os fatores ambientais utilizados nesta análise foram a inclinação do substrato (média dos ângulos categorizados dos retângulos fotografados), o ICT, o hidrodinamismo (categorizado), a profundidade e o percentual de substrato livre. As possíveis variações sazonais foram determinadas com o teste de Mann-Whitney (SOKAL & ROHLF, 1995) entre os dados de cobertura de cada grupo/táxon

em cada transecto entre as amostragens de verão e inverno. Como complemento à comparação entre os locais, foi calculado o índice de diversidade específica de Shannon (KREBS, 1989), para cada local, com o total de grupos/táxons identificados.

4.2 Relação entre a ocorrência de *Schizoporella errata* e *Echinometra lucunter*

Para se estabelecer as possíveis relações entre a ocorrência de *E. lucunter* e *S. errata*, foram amostrados quadrados de 2m de lado subdivididos em quatro faixas horizontais iguais (2,0×0,5m; Figura 3). Em cada quadrado foram quantificadas as densidades dos dois organismos (*E. lucunter* e *S. errata*) em cada uma das quatro faixas. Foram amostradas porções verticais dos costões e a base dos quadrados foi sempre apoiada na interface do costão com o fundo ou em um platô no próprio costão, ficando a base do quadrado a uma profundidade entre 5 e 8m. Assim, foi obtida a densidade dos dois organismos para cada faixa do quadrado correspondendo à distância zero (0) a interface do costão com o fundo. Desta forma, as faixas amostradas foram 0-0,5; 0,5-1,0; 1,0-1,5 e 1,5-2,0m (Figura 3).

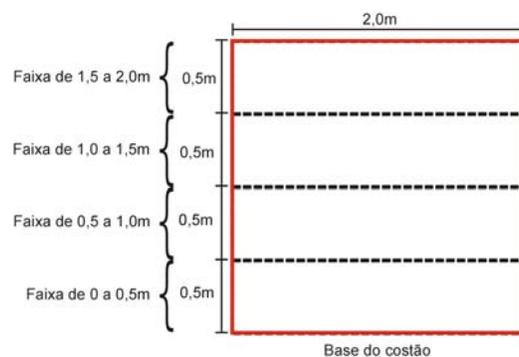


Figura 3: Esquema do arranjo das faixas no quadrado de 2,0m de lado para quantificação das densidades de *E. lucunter* e *S. errata* mas porções verticais dos costões.

Foram amostrados ao todo 15 quadrados distribuídos aleatoriamente em cinco dos sete locais já citados na região de estudo (**PF**, N=2; **PD**, N=3; **IP**, N=4; **SCE**, N=4; **PP**, N=2; Tabela I). A Ponta D'água (**PD**), Ilha dos Porcos (**IP**) e o Saco de Cherne Externo (**SCE**) serão detalhadamente descritos nos resultados (item 5.1.1). A Ponta da Fortaleza (**PF**) está localizada no embaçamento interno do cabo e a Ponta da Prainha (**PP**), localizada entre dois embaçamentos externos ao cabo (Figura 2). A Ponta da Fortaleza se encontra muito próximo ao Quebra-mar da Praia dos Anjos (aproximadamente 450m) e separa a Praia dos Anjos da praia do Forno. É constituída por uma projeção rochosa irregular. O local amostrado se localiza no extremo desta projeção em face voltada para o Saco da Praia do Forno de forma perpendicular a praia. Se caracteriza por um ambiente muito calmo e protegido com um costão com uma porção vertical de aproximadamente oito metros de extensão e sete metros de profundidade máxima. O restante é formado por um costão com ângulo variável (entre 40° e 75°).

O costão direito da Prainha é formado por um grande promontório rochoso que separa o Saco do Cherne do Saco da Prainha. O local amostrado é uma porção de uma reentrância na projeção rochosa com aproximadamente 120m de extensão. Foram amostrados os 40m mais próximos ao extremo da projeção rochosa. A morfologia do local é caracterizada por um costão de íngreme a vertical (ângulos superiores a 60°) com diversas rochas grandes e irregulares (>2m) espalhadas pelas proximidades do costão. O local amostrado apresenta um grau moderado de exposição aos ventos de NE, pois é protegido pela extremidade da Ponta da Prainha. Os costões foram escolhidos por apresentarem superfícies verticais apreciáveis (iguais ou maiores que a área de um quadrado) e a aleatorização na distribuição dos quadrados respeitou as limitações físicas da disponibilidade de superfícies verticais com estas dimensões.

Análise dos dados

Foi estabelecida a densidade das colônias de *S. errata* e do ouriço *E. lucunter*, no momento da realização das amostragens, por faixa do quadrado (distância do fundo). As densidades de cada faixa do total de quadrados foram testadas com ANOVA unifatorial pareada com pós-teste (Tukey) com a faixa do quadrado como fator independente. Esta análise foi realizada separadamente para as densidades de *S. errata* e *E. lucunter*.

As densidades de *E. lucunter* na faixa de maior densidade (faixa da base do quadrado – ver resultados item 5.2) foram correlacionadas às densidades de colônias de *S. errata* em cada uma das quatro faixas (correlação de Pearson; SOKAL & ROHLF, 1995). Esta análise foi primeiramente realizada para cada local separadamente (quando o n amostral permitiu – $N > 3$) e posteriormente com o total de quadrados amostrado. Foi verificada a significância das correlações encontradas para aceitar ou rejeitar a hipótese nula e os índices de correlação obtidos foram comparados para determinar em que faixa do quadrado (distância entre a maior densidade de *E. lucunter* e de *S. errata*) ocorreu a relação mais forte.

4.3 Padrão espaço-temporal do recrutamento de *Schizoporella errata* na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil

4.3.1 Relação entre inclinação do substrato e recrutamento

A hipótese de que o ângulo do substrato não influencia as taxas de recrutamento foi testada através de experimento com placas de recrutamento em poliestireno (14×30 cm) presas a suportes confeccionados em PVC e concreto (Figura 4). As placas de recrutamento possuíam a superfície com relevo “estrelado” a fim de simular de forma mais apropriada à rugosidade do substrato natural (Figura 5). Os suportes permitiam a

fixação de quatro placas na vertical e quatro na horizontal (Figura 4). Foram colocados em campo quatro suportes em dois dos quatro locais estudados no embaiamento interno do cabo; na Ponta D'água (**PD**) e na Ilha dos Porcos (**IP**) totalizando assim 16 placas verticais e 16 horizontais em cada local por período de amostragem. Foram amostrados dois períodos em **PD** e três em **IP** de forma consecutiva, com duração de 35 a 49 dias cada (Tabela II).

As placas recuperadas foram fixadas em álcool a 70% e levadas ao laboratório para análise. As placas referentes à 2ª e 3ª amostragens tiveram estimados os percentuais de cobertura dos principais grupos de organismos recrutados. Esta estimativa foi realizada pelo método de intercessão de pontos com grade quadriculada de 60 pontos em estereomicroscópio (Zeiss SV6). Os grupos taxonômicos estimados foram: algas filamentosas, algas calcárias, cirripédios e poliquetas serpulídeos. Os demais organismos foram incluídos na categoria “outros” e o percentual de substrato livre nas placas também foi quantificado. Posteriormente, todas as placas foram tratadas com solução de hipoclorito de sódio a 20% para retirada dos tecidos dos organismos incrustados, permanecendo assim, apenas os esqueletos dos organismos sésseis fixados facilitando a quantificação dos recrutas de *S. errata*. A quantificação destes recrutas foi realizada em estereomicroscópio (Zeiss SV6) com ocular micrometrada. Todos os recrutas de *S. errata* encontrados foram medidos (comprimento e largura), obtendo-se o número de recrutas por área de cada placa e o tamanho destes recrutas em cada período e tratamento. A estimativa das taxas de recrutamento foi padronizada para recrutas/m²/dia para a apresentação dos resultados e análises realizadas.

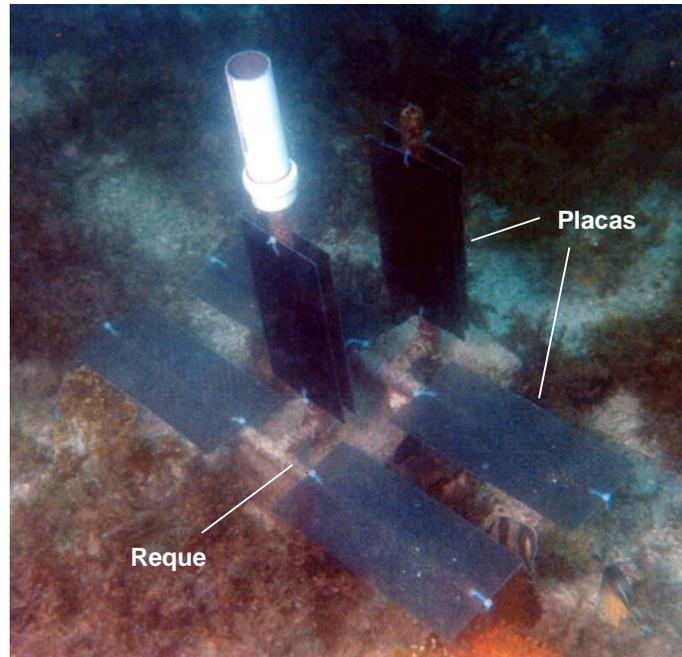


Figura 4: Fotografia subaquática de um dos reques com as respectivas placas fixadas na Ilha dos Porcos (**IP**).

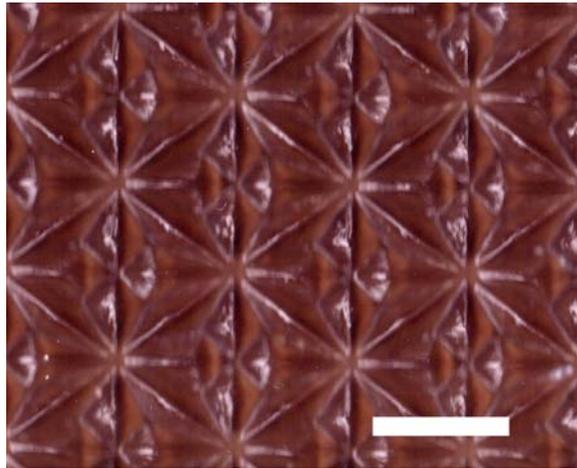


Figura 5: Fotografia do relevo da placa (escala= 1cm).

Análise dos dados

As taxas de recrutamento e o tamanho dos recrutas observados nos dois tratamentos (vertical e horizontal) em **IP** e **PD** foram analisados separadamente com ANOVA bifatorial com os dois tratamentos e o período de amostragem como fatores independentes. Assim foram realizadas análises separadamente, para os dados de cada

local, estabelecendo as diferenças significativas entre tratamentos quanto às taxas de recrutamento e quanto ao tamanho médio dos recrutas.

Foi calculada também a razão entre as taxas de recrutamento entre os dois tratamentos em cada local e período para se observar se as possíveis diferenças encontradas apresentaram um padrão linear. Os percentuais de cobertura dos organismos recrutados na 2ª e 3ª amostragens em **IP**, foram analisados por análise Discriminante Canônica, a fim de estabelecer as possíveis diferenças entre as comunidades recrutadas nas placas verticais e horizontais em cada período. Esta análise não foi realizada com as coberturas encontradas em **PD** devido ao número amostral reduzido.

Tabela II: Períodos amostrados em Ponta D'água (**PD**) e em Ilha dos Porcos (**IP**) nos experimentos de recrutamento em substratos verticais e horizontais.

Amostragem	Colocação das placas	Retirada das placas	Duração da amostragem (dias)	Locais amostrado
1ª amostragem	03/dez/2004	20/jan/2005	48	PD, IP
2ª amostragem	20/jan/2005	24/fev/2005	35	PD, IP
3ª amostragem	25/fev/2005	15/abr/2005	49	IP

4.3.2 Influência da inclinação do substrato e do biofilme no assentamento de larvas de Schizoporella errata

Com o objetivo de testar a hipótese de que eventos de pré-assentamento como comportamento e seletividade de substrato por parte da larva, podem contribuir para um padrão de recrutamento diferenciado entre substratos verticais e horizontais e com biofilme e sem biofilme, foram conduzidos experimentos em aquário. Placas de recrutamento de 10×14 cm foram colocadas no Quebra-Mar da Praia dos Anjos (**QM**) com a metodologia já descrita para formação de biofilme algáceo e bacteriano por um período aproximado de 30 dias durante o verão de 2006. Após este período as placas recuperadas foram transportadas até o laboratório de maneira a manter vivo o biofilme

de organismos. As placas foram continuamente mantidas em água do mar com sistema de aeração.

No laboratório estas placas foram triadas em estereomicroscópio (Zeiss SV6) e os recrutas de *S. errata* encontrados foram removidos por raspagem com estilete. Durante este processo, as placas com biofilme foram continuamente mantidas imersas em água salgada aerada. Estas placas com biofilme e sem recrutas de *S. errata* foram então colocadas em aquário juntamente com placas limpas (sem nenhum organismo) em aquário previamente preparado, junto com duas colônias de *S. errata* coletadas durante a recuperação das placas com biofilme. Estas colônias foram trazidas vivas em recipientes térmicos, individuais e protegidos da luz. As placas com e sem biofilme foram posicionadas nas paredes e fundo do aquário de 25 litros (constituído por uma caixa plástica cúbica de cor escura) formando quatro tratamentos diferenciados: placas verticais com biofilme (N=4), placas verticais sem biofilme (N=4), placas horizontais com biofilme (N=3) placas horizontais sem biofilme (N=3). As placas foram distribuídas de forma uniforme nas paredes e fundo do aquário (Figura 6) a fim de não se ter diferenças de microhabitat entre as placas dos diferentes tratamentos. Com este objetivo foi instalado um sistema de aeração (torre) no centro do aquário para se obter uma circulação homogênea da água e conseqüentemente das larvas. Não foi instalado qualquer sistema de filtração física para o aquário evitando a retenção das larvas. Foi instalado um sistema de iluminação com lâmpada fluorescente esférica mantida a igual distancia das paredes e do fundo do aquário para minimizar as diferenças na intensidade luminosa entre os tratamentos (Figura 7).

espécies de briozoários queilostomados (BULLARD & WHITLATCH, 2004; RYLAND, 1970), sendo assim, foi empregada uma variante destas técnicas no presente estudo.

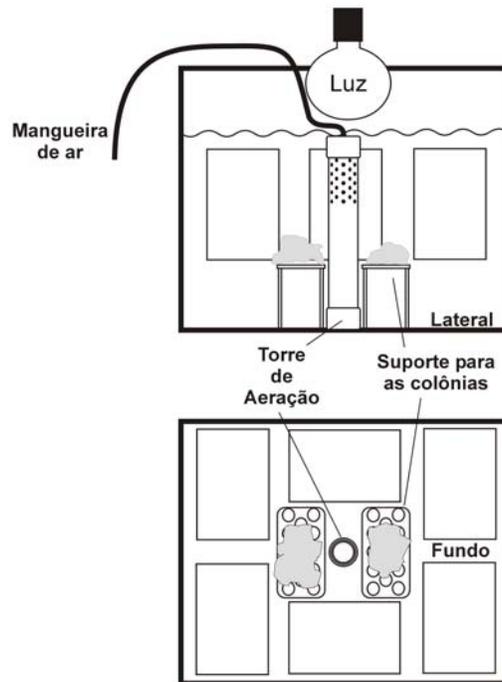


Figura 7: desenho esquemático da montagem dos aquários para o experimento de assentamento larvar com a disposição dos diferentes equipamentos.

Diariamente, pequenas amostras de água (10ml) foram retiradas do aquário e observadas ao estereomicroscópio (Zeiss SV6) em busca de larvas de *S. errata* presentes na água. Quando detectadas, as colônias permaneciam no aquário por mais 24h quando então eram retiradas. A partir da liberação das larvas as placas permaneciam no aquário por dois dias após não serem mais encontradas larvas presentes na água superficial ou do fundo do aquário. Esta espera de dois dias após o assentamento teve o objetivo de permitir o desenvolvimento do esqueleto da ancéstrula permitindo sua identificação durante a triagem. Todas as placas foram tratadas e triadas com a metodologia já descrita (triagem em estereomicroscópio) para quantificação da

taxa de assentamento em cada um dos quatro tratamentos. O experimento com aquário foi repetido durante três meses consecutivos totalizando um número amostral de três aquários.

Análise dos dados

As diferenças entre as taxas de assentamento dos diferentes tratamentos entre os aquários foi inicialmente testada com ANOVA trifatorial, sendo o aquário (1, 2, ou 3) e os dois tratamentos (angulação e biofilme) os fatores independentes. Posteriormente foi realizada ANOVA unifatorial entre as taxas de assentamento com o aquário como fator independente a fim de identificar o responsável por possíveis diferenças significativas.

4.3.3 Recrutamento espaço-temporal de *Schizoporella errata* na região de Arraial do cabo, RJ, Brasil.

Para testar as hipóteses sobre o padrão espaço-temporal do recrutamento, foi estimada a taxa de recrutamento ao longo de oito meses em cinco locais: Quebra-mar (QM), Ponta D'água (PD), Ilha dos Porcos (IP), Saco do Cherne Externo (SCE) e Interno (SCI) (Tabela IV). Os locais amostrados para a avaliação do padrão espaço-temporal do recrutamento foram os mesmos cinco locais amostrados no levantamento populacional de *S. errata*. A escolha destes locais para a amostragem de recrutamento teve o objetivo de permitir estabelecer relações entre a população de colônias adultas de *S. errata* e as taxas de recrutamento encontradas entre os locais.

Foram utilizadas as placas de poliestireno, já descritas, presas aos pares a bóias submersas fixadas ao costão ou a poitas de concreto por presilhas de nylon (Figura 8, A e B) Cada par de placas foi tratado como uma única unidade amostral para garantir a independência dos dados. Em cada local e período de amostragem foram colocados dez conjuntos de bóia-placas a 6-7m de profundidade.

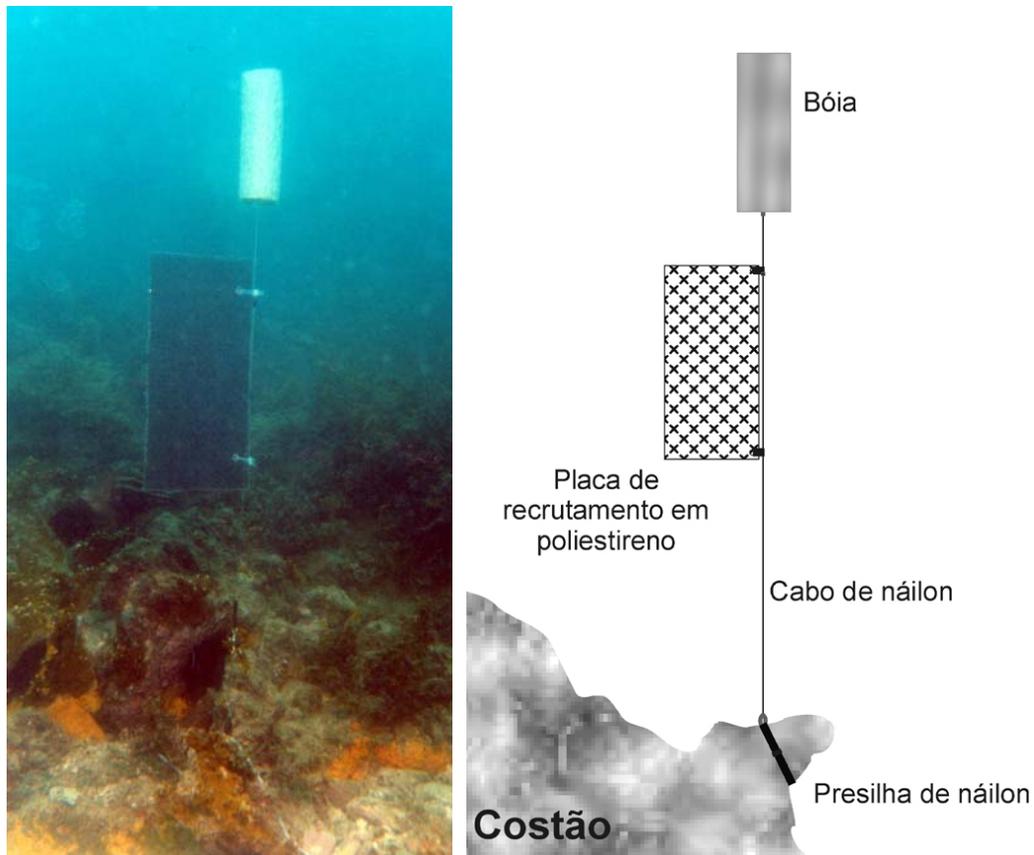


Figura 8: Conjunto bóia-placa usado nos experimentos sobre o padrão espaço-temporal do recrutamento larvar (placa com 30×14cm). A) Fotografia de um conjunto bóia placa, recém instalado na Ilha dos Porcos (**IP**). B) Esquema da composição de um conjunto bóia placa, instalado em campo com presilha de náilon.

Após cada período amostral (permanência das placas em campo) que compreendeu um intervalo de aproximadamente 30 dias, as placas recuperadas foram fixadas em álcool a 70% e transportadas ao laboratório. No laboratório, as placas foram tratadas com solução de hipoclorito de sódio e em seguida, tiveram os recrutas de *S. errata* quantificados e medidos com a metodologia já descrita (triagem em estereomicroscópio). A estimativa das taxas de recrutamento foi padronizada para recrutas/m⁻²/dia⁻¹ para a apresentação dos resultados e análises realizadas.

Foram amostrados por 12 meses consecutivos em **IP**, de outubro de 2005 a setembro de 2006 (exceto o mês de outubro de 2005 em que todas as placas foram

perdidas). Neste local (**IP**), assim como nos demais (**QM**, **PD**, **SCE** e **SCI**), foram amostrados três meses durante o verão e dois meses durante o inverno de 2005 e 2006. Os períodos amostrados em cada local são detalhadamente apresentados na Tabela IV. Com este delineamento amostral foram estimadas as taxas de recrutamento ao longo do ano em um dos locais (**IP**) e nos meses de verão e inverno nos cinco locais (**QM**, **PD**, **IP**, **SCE** e **SCI**) simultaneamente.

Análise dos dados

As estimativas das taxas de recrutamento dos meses de inverno e verão foram inicialmente analisadas com ANOVA bifatorial sendo os locais e meses amostrados as variáveis independentes. Em seguida foram realizadas ANOVAs unifatoriais com pós-teste discriminante, com os mesmos fatores independentes, para se testar a hipótese de diferença significativa no recrutamento entre os locais e entre época do ano (verão/inverno) estabelecendo os responsáveis pelas eventuais diferenças. Para os 11 meses amostrados em **IP**, foi realizada uma ANOVA unifatorial seguida de pós-teste discriminante com os meses de amostragem como fator independente.

4.4 Análises estatísticas básicas e premissas para realização dos testes específicos

Primeiramente, todos os dados foram testados quanto à normalidade pelos testes de Kolmogorov-Smirnov (SOKAL & ROHLF, 1995) e Lilliefors (LILLIEFORS, 1967) e quanto à homogeneidade das variâncias pelos testes de Bartlett (SOKAL & ROHLF, 1995) e Levene (BROWN & FORSYTHE, 1974), após as transformações pertinentes foram submetidos às análises univariadas e multivariadas utilizadas. Entretanto apesar do não cumprimento de uma ou ambas as premissas, em alguns casos, foram realizadas as análises paramétricas sendo considerada sua possível influência nos resultados como

proposto por UNDERWOOD (1997). No caso das Análises de Variância Unifatoriais realizadas com conjuntos de dados de variâncias heterogêneas, foram realizadas paralelamente análises específicas para dados com esta característica utilizando a Welch ANOVA (WELCH, 1947; 1951) e pós-teste de Games-Howell. Desta forma buscou-se identificar relações significantes nos conjuntos de dados que poderiam não ter sido detectadas inicialmente pela heterogeneidade das variâncias como proposto por UNDERWOOD (1997). Quando a Welch ANOVA e/ou seu respectivo pós-teste (Games-Howell) apresentaram significância para alguma relação não detectada inicialmente pelo pós-teste da ANOVA unifatorial (Tukey ou Tukey-Kramer), seus resultados foram apresentados. Os percentuais de cobertura foram submetidos à transformação de arcoseno, o tamanho das colônias (área) ao logaritmo neperiano e as densidades a raiz quadrada (SOKAL & RHOLF, 1995).

Os programas utilizados nas análises estatísticas foram o Oriana (v. 2.02e) para as análises de estatística circular; o Systat (v. 10) para as ANOVAs e correlações, testes de Mann-Whitney, testes t ; o SPSS (v 15.0 for Windows) foi utilizado para as Welch ANOVAs e seus respectivos pós-testes além das análises multivariadas.

Tabela IV: Dados das amostragens com placas de recrutamento (espaço-temporal).

Período	Local	Início	Fim	Duração da amostragem (dias)	Pares de placas Recuperados
Março 2005	IP	25/fev/05	15/abr/05	49	9
	PD			49	6
	QM	24/fev/05		48	6
	SCI			48	8
	SCE			48	3
Agosto 2005	PD	22/jul/05	28/ago/05	37	8
	IP	21/jul/05	27/ago/05	37	8
	QM			37	10
	SCI			37	6
	SCE			37	6
Setembro 2005	IP	27/ago/05	1/out/05	35	9
	SCI			35	9
	SCE			35	10
	PD	28/ago/05		34	2
	QM	27/ago/05	2/out/05	36	9
Outubro 2005	*	*	*	*	*
Novembro 2005	IP	5/nov/05	3/dez/05	28	9
Dezembro 2005	IP	3/dez/05	5/jan/06	33	10
				4/fev/06	30
Janeiro 2006	PD	5/jan/06	5/fev/06	31	10
	QM			31	10
	SCI			31	9
	SCE			31	9
				4/fev/06	31
Fevereiro 2006	PD	5/fev/06	7/mar/06	30	9
	QM			30	10
	SCI			30	8
	SCE			30	7
				4/fev/06	31
Março 2006	IP	7/mar/06	4/abr/06	28	4
	PD			28	6
	QM			28	9
	SCI			28	1
	SCE			28	5
Abril 2006	IP	4/abr/06	5/mai/06	31	10
Mai 2006	IP	5/mai/06	3/jun/06	29	9
Junho 2006	IP	3/jun/06	3/jul/06	30	8
				3/jul/06	30
Julho 2006	PD	3/jul/06	2/ago/06	29	10
	SCI			30	11
	SCE			29	4
	QM	4/jul/06	3/ago/06	30	9
	Agosto 2006	IP	2/ago/06	2/set/06	31
PD		31			9
QM		3/ago/06		31	10
SCI				30	0
Setembro 2006	IP	2/set/06	2/out/06	30	9

5. RESULTADOS

A seguir são apresentados os resultados encontrados em cada uma das três partes do estudo com as respectivas amostragens itemizadas para cada objetivo específico.

5.1 Padrão de distribuição local do briozoário *Schizoporella errata* na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil.

De forma geral, foram encontradas diferenças na estruturação populacional deste briozoário entre os cinco locais amostrados. Foram observadas diferenças na densidade e cobertura de colônias, entre locais e profundidades, que parecem relacionadas a morfologia do substrato, ao hidrodinamismo e a composição da comunidade local. A seguir são apresentados os resultados sobre a distribuição local do briozoário *S. errata* e dos fatores correlacionados (características físicas dos locais amostrados e a composição da comunidade local).

5.1.1 Características físicas dos locais de amostragem

Os cinco locais escolhidos para as amostragens são bastante diferenciados quanto à exposição hidrodinâmica e morfologia do substrato. A seguir é apresentada uma descrição das características físicas assim como as diferenças qualitativas e quantitativas de cada um dos cinco locais amostrados:

Quebra-Mar (QM): Ambiente artificial criado no final da década 50, e reformado no início da década de 80 após uma forte ressaca que destruiu parcialmente o quebra-mar (SAVI, 2003). Na ocasião da reforma foi redimensionado, aumentando em comprimento e espessura com adição de mais material rochoso. Constitui assim um substrato artificial e relativamente novo comparado aos demais locais (com pouco mais

de 25 anos). É formado por um enrocamento de rochas angulosas com tamanho variando de 0,5 a 2,0m de diâmetro, formando um “costão” com aproximadamente 50° de inclinação (Figura 9). Constitui um ambiente morfológicamente muito complexo o que é evidenciado pelo ICT do local (Média=0,70 ±0,01 EP). A base deste enrocamento encontra-se a 9m de profundidade e sua interface com o fundo é constituída por sedimento arenoso inconsolidado.

Por sua localização, este local é protegido de ventos provenientes de S, W e N, e considerado moderadamente exposto a ventos vindos de NE e SE ficando exposto a ventos vindos diretamente de E. Relacionando sua exposição aos ventos predominantes na região (NE) foi classificado como moderadamente exposto (Figura 2). O **QM** se situa na entrada da enseada dos Anjos próximo ao Porto da Praia do Forno e Praia dos Anjos, a qual apresenta despejo ocasional do esgoto sanitário da cidade na alta temporada turística (observação pessoal). Além disso, o local apresenta uma movimentação constante de embarcações a motor. Por estas razões é o local mais susceptível ao transporte de nutrientes alóctones e impactos antrópicos.

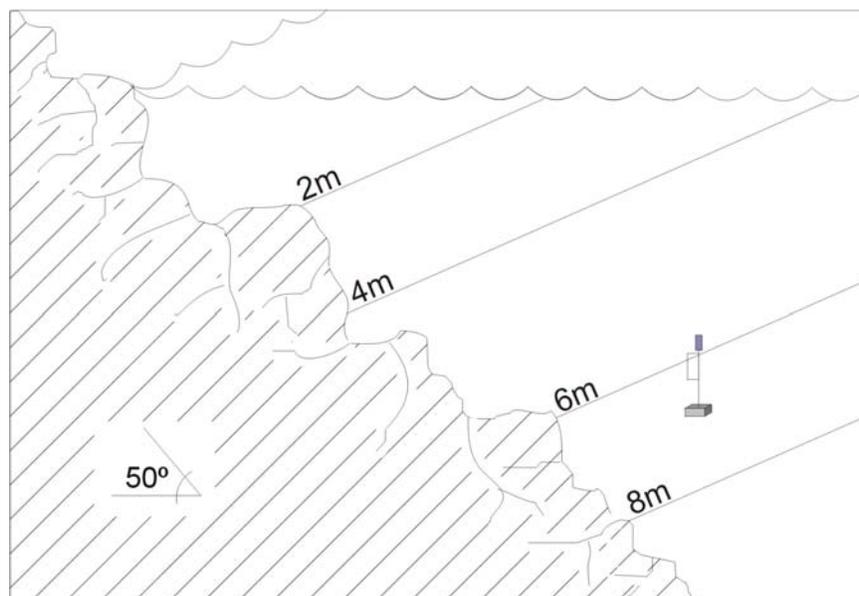


Figura 9: Representação esquemática do perfil do costão no Quebra-mar (QM).

Ponta D'água (PD): Costão localizado em uma pequena enseada aberta localizada numa das projeções internas do cabo (Figura 2), é formada por um costão de ângulo variando de 50° nas porções mais rasas a 30° a partir dos 5m de profundidade. Nesta porção menos íngreme, apresenta pequenas rochas, na maioria, menores que 0,7 m de diâmetro espaçadas por cascalho de conchas e areia (Figura 10). Apresenta uma complexidade topográfica variável com ICT entre 0,94 e 0,73 dependendo da profundidade (Média=0,85 ±0,03 EP) sendo considerado um ambiente de complexidade intermediária. A base do costão está em torno de 9 m de profundidade e sua interface com o fundo é constituída por sedimento inconsolidado arenoso e cascalho de conchas. Por sua localização, este local é protegido de ventos vindos de S, W e N, e considerado moderadamente exposto a ventos vindos de NE e SE ficando exposto a ventos vindos diretamente de E. Relacionando sua exposição aos ventos predominantes na região (NE) foi classificado como moderadamente exposto.

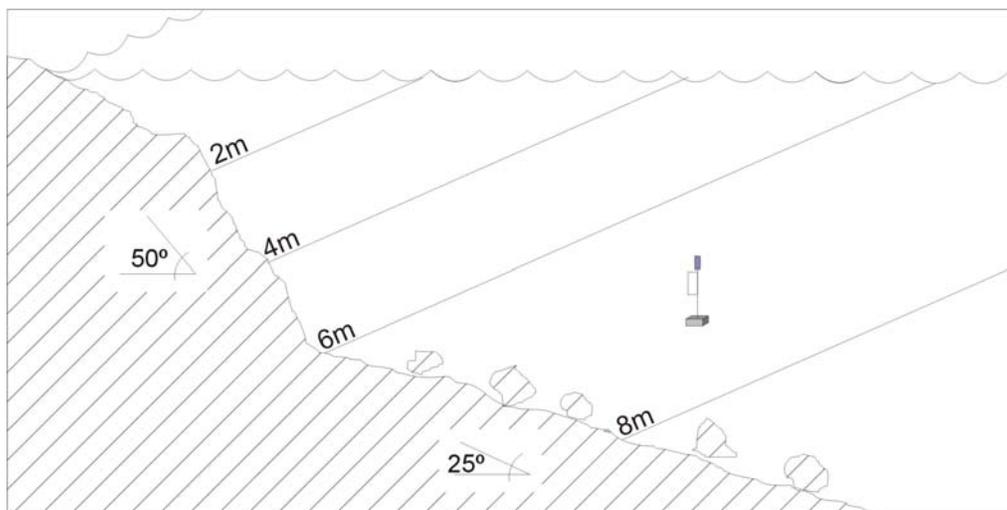


Figura 10: Representação esquemática do perfil do costão na Ponta D'água (PD).

Ilha dos Porcos (IP): Costão localizado na porção SW da Ilha dos Porcos, em face voltada para o continente (Figura 2). Apresenta inclinação de aproximadamente 45° na parte mais rasa, intercalado por pequenas porções de paredes quase verticais raramente maiores que 5 m. Entre 6-8 m de profundidade encontra-se um platô rochoso de ângulo quase horizontal com diversas rochas de tamanho variável. Seguindo ao platô, encontra-se uma parede com 45° de inclinação formada por rochas de tamanho variável tendo a maioria menos de 0,5 m de diâmetro (Figura 11). Esta morfologia confere a este costão uma complexidade variável com ICT entre 1,00 e 0,78 dependendo da profundidade (Média=0,88 ±0,04 EP) sendo considerado um ambiente de complexidade intermediária. Por sua localização, é protegido de ventos oriundos de NE e E, e moderadamente exposto a ventos de S e W. Relacionando sua exposição aos ventos predominantes na região (NE) foi classificado como protegido.

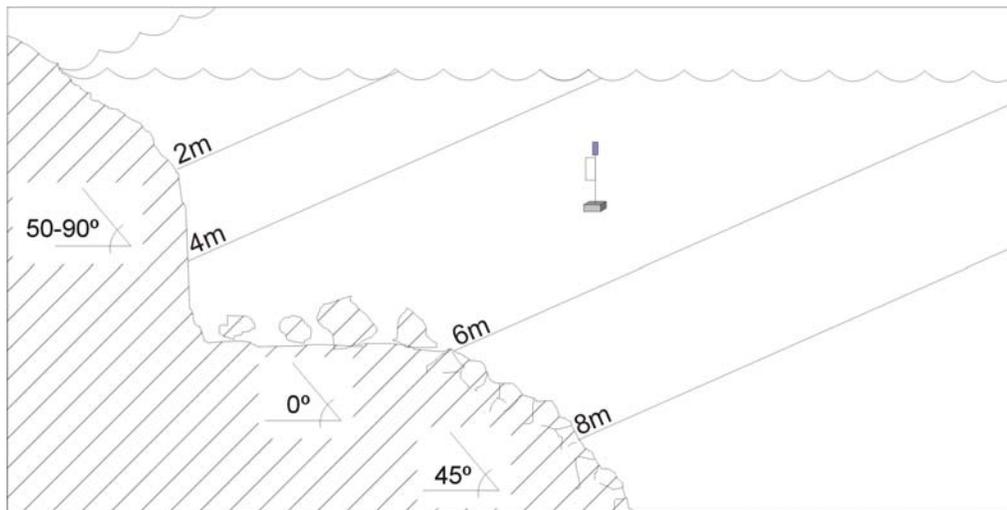


Figura 11: Representação esquemática do perfil do costão na Ilha dos Porcos (IP).

Saco do Cherne Externo (SCE): Localizado próximo à boca do Saco do Cherne (Figura 2), este costão apresenta a morfologia menos complexa dos cinco locais sendo constituído de uma única parede rochosa predominantemente vertical. Assim este local apresenta menor média de ICT (Média=1,00 \pm 0,00 EP). A sua base, localizada a uma profundidade que varia de 6 a 12 m faz interface com o fundo constituído de sedimento inconsolidado arenoso na parte mais profunda e com um platô rochoso na parte mais rasa (Figura 12). É diretamente exposto a ventos provenientes de NE, exposto aos de N e E, e protegido dos ventos de SE a NW. Pela sua grande exposição a ondas e aos ventos predominantes (NE) este local foi classificado como exposto às ondas.

Saco do Cherne Interno (SCI): Localizado na porção mediana do Saco do Cherne (Figura 1), este costão apresenta uma morfologia bastante similar a da **IP**. Apresenta inclinação de aproximadamente 50° na parte mais rasa, entre 5-8 m de profundidade encontra-se um platô rochoso de ângulo quase horizontal com diversas rochas de tamanho variável intercaladas por bolsões de areia e cascalho de concha. Seguente ao platô encontra-se uma parede com 60° de inclinação formada por rochas, na maioria com menos de 0,5 m de diâmetro (Figura 13). Esta morfologia, assim como em **IP**, confere a este costão uma complexidade variável com ICT entre 0,97 e 0,76 dependendo da profundidade (Média=0,85 \pm 0,03 EP) sendo considerado um ambiente de complexidade intermediária. Assim como o **SCE**, é diretamente exposto a ventos oriundos de NE, bem exposto aos vindos de N e E. é protegido dos ventos de SE a NW. Pela sua grande exposição aos ventos predominantes (NE) este local foi classificado como exposto às ondas.

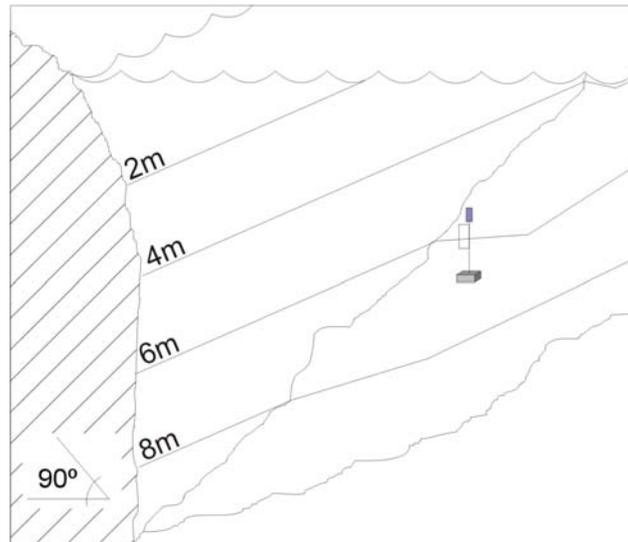


Figura 12: Representação esquemática do perfil do costão no Saco do Cerne Externo (SCE).

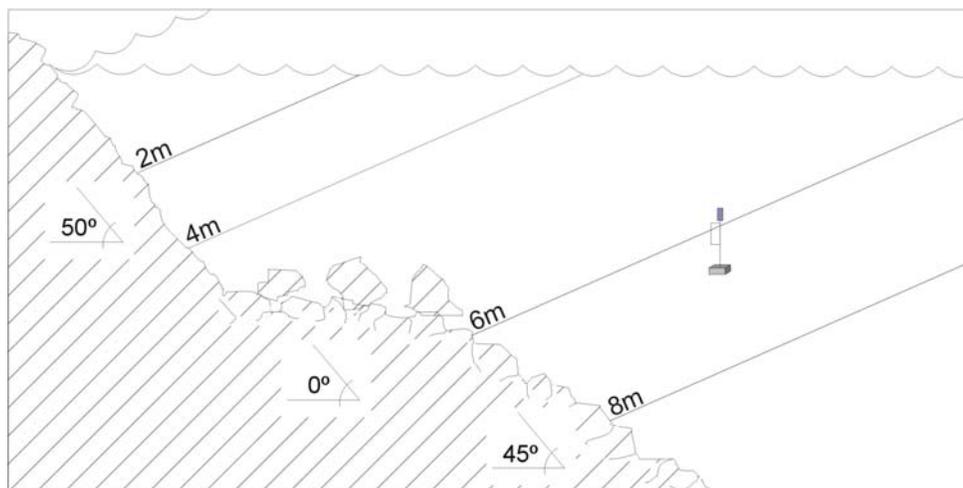


Figura 13: Representação esquemática do perfil do costão no Saco do Cerne Interno (SCI).

Os índices de ICT de cada local e profundidade refletiram bem a morfologia descrita nos esquemas dos costões. A ANOVA bifatorial entre os ICTs diferiu significativamente entre locais ($F=117,29$; $gl=4$; $p<0,0001$) e entre profundidades ($F=64,28$; $gl=3$; $p<0,0001$) com a interação destes dois fatores igualmente significativa ($F=9,42$; $gl=12$; $p<0,0001$; Figura 14) refletindo as diferenças morfológicas descritas para cada local (Figuras 9 a 13). O pós-teste da ANOVA unifatorial entre os valores de ICT dos diferentes locais ($F=18,65$; $gl=4$; $p<0,0001$) mostra que **QM** apresenta a

topografia significativamente mais complexa enquanto **SCE** a topografia mais simples dos cinco locais (Figura 15; Tabela V). **SCI**, **PD** e **IP** não diferiram significativamente entre si indicando uma similaridade na complexidade topográfica entre estes três locais (Figura 15; Tabela V).

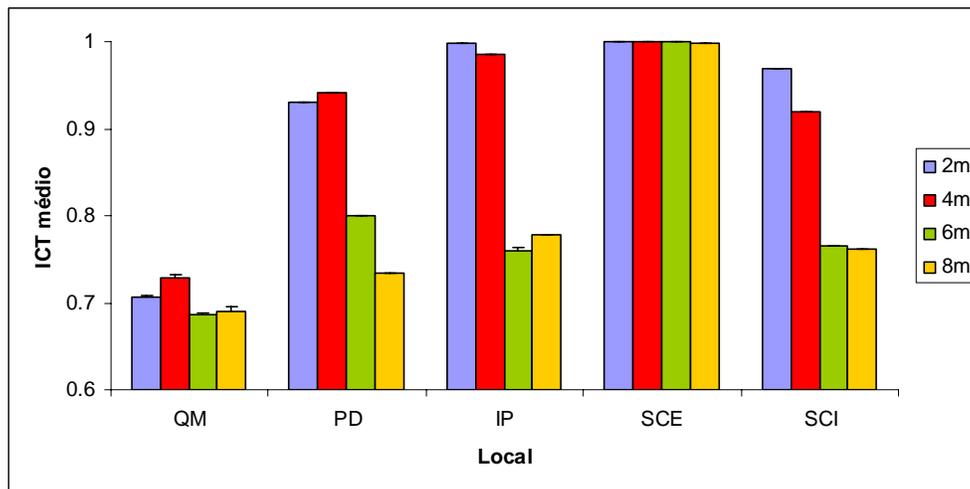


Figura 14: Médias dos índices de complexidade topográfica para cada local em cada profundidade (+EP). (**QM**), Quebra-mar; (**PD**), Ponta D'água, (**IP**), Ilha dos Porcos; (**SCE**), Saco do Cherne Externo; (**SCI**), Saco do Cherne Interno.

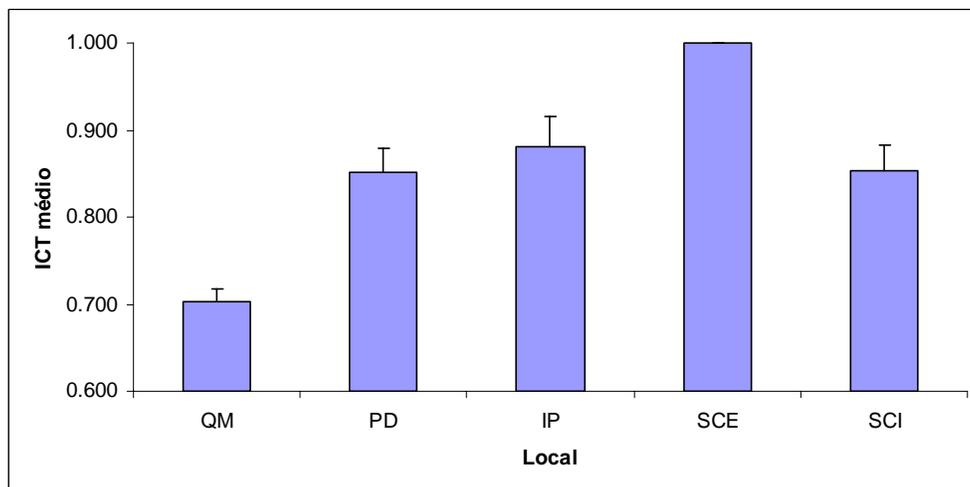


Figura 15: Médias dos índices de complexidade topográfica para cada local (+EP). (**QM**), Quebra-mar; (**PD**), Ponta D'água, (**IP**), Ilha dos Porcos; (**SCE**), Saco do Cherne Externo; (**SCI**), Saco do Cherne Interno.

Tabela V: Resultado do pós-teste de Tukey da ANOVA unifatorial entre os índices de complexidade topográfica de cada local.

Interação	F	P
QM x PD	0,739	0,001
QM x IP	0,882	<0,0001
QM x SCE	1,479	<0,0001
QM x SCI	0,752	0,001
PD x IP	0,143	NS
PD x SCE	0,740	0,001
PD x SCI	0,013	NS
IP x SCE	0,597	0,009
IP x SCI	0,131	NS
SCE x SCI	0,727	0,001

5.1.2 Estimativa e caracterização das populações de Schizoporella errata quanto à distribuição local e batimétrica

Com relação à cobertura de *Schizoporella errata*, os resultados da ANOVA bifatorial mostram diferenças significativas entre locais ($F=19,057$; $gl=4$; $p<0,0001$) e entre profundidades ($F=20,689$; $gl=3$; $p<0,0001$) com interação significativa entre os fatores ($F=9,877$; $gl=12$; $p<0,0001$). O pós-teste (Tukey) da ANOVA unifatorial das coberturas entre os locais mostrou que **QM** apresenta um percentual de cobertura significativamente maior que os demais locais e entre estes, apenas a cobertura encontrada em **SCI** foi significativamente menor que a encontrada em **SCE** e **IP** (Tabela VI, Figura 16). Este resultado demonstra que as coberturas encontradas em **SCE**, **IP** e **PD** foram similares.

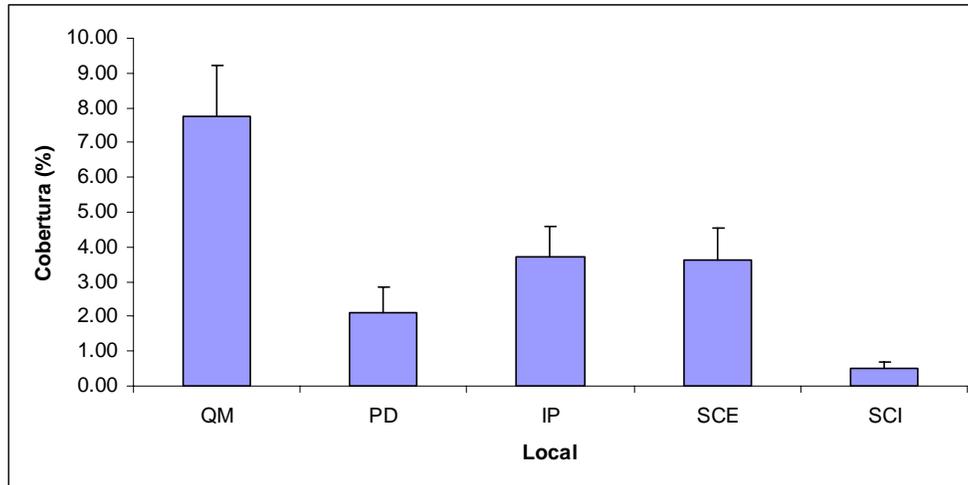


Figura 16: Médias de cobertura de *S. errata* em cada um dos cinco locais amostrados (+EP). (QM), Quebra-mar; (PD), Ponta D'água, (IP), Ilha dos Porcos; (SCE), Saco do Cherne Externo; (SCI), Saco do Cherne Interno.

Tabela VI: Resultado do pós-teste de Tukey da ANOVA unifatorial entre os percentuais de cobertura de cada local independente da profundidade.

F=10,307; gl=4; p<0,0001		
Interação	F	P
QM x PD	1,029	<0,0001
QM x IP	0,628	0,049
QM x SCE	0,722	0,014
QM x SCI	1,406	<0,0001
PD x IP	0,401	NS
PD x SCE	0,307	NS
PD x SCI	0,377	NS
IP x SCE	0,094	NS
IP x SCI	0,778	0,006
SCE x SCI	0,683	0,024

Quanto à densidade de colônias, os resultados da ANOVA bifatorial mostraram diferenças significativas entre os locais ($F=32,606$; $gl=4$; $p<0,0001$) e profundidades ($F=27,364$; $gl=3$; $p<0,0001$) com interação significativa entre os fatores ($F=14,417$; $gl=3$; $p<0,0001$). O resultado do pós-teste (Games-Howel) da Welch ANOVA (unifatorial) entre os locais mostra que a densidade de colônias não seguiu o mesmo padrão encontrado para as coberturas. O QM e IP apresentaram as densidades

significativamente mais elevadas não diferindo significativamente entre si (Tabela VII, Figura 17). Quanto aos demais locais (**SCE**, **SCI** e **PD**), apenas **PD** apresentou densidade significativamente maior que **SCI**.

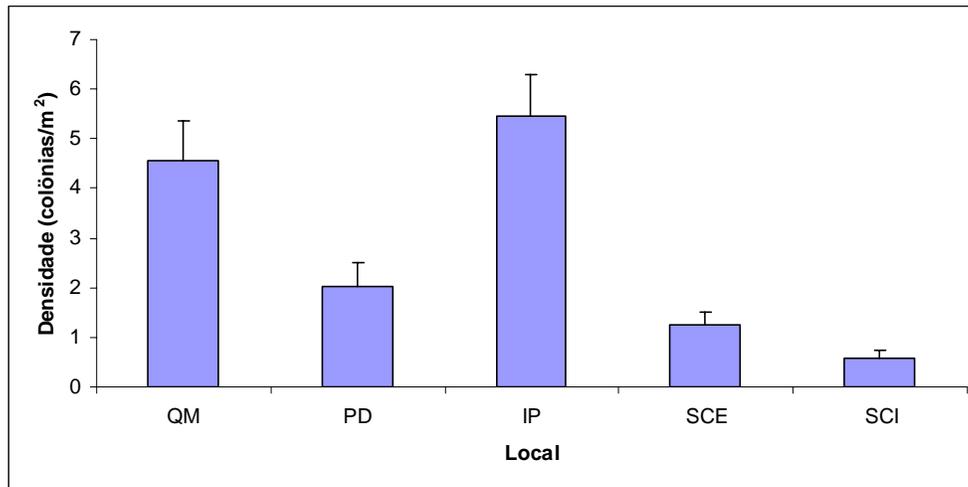


Figura 17: Médias da densidade de *S. errata* em cada um dos cinco locais amostrados (+EP). (**QM**), Quebra-mar; (**PD**), Ponta D'água, (**IP**), Ilha dos Porcos; (**SCE**), Saco do Cherne Externo; (**SCI**), Saco do Cherne Interno.

Tabela VII: Resultado do pós-teste de Games-Howell da Welch ANOVA (unifatorial) entre as densidades de *S. errata* em cada local independente da profundidade.

F=16,998; gl=4; p<0,0001		
Interação	F	P
QM x PD	0,551	0,044
QM x IP	0,184	NS
QM x SCE	0,717	0,001
QM x SCI	0,932	<0,0001
PD x IP	0,735	0,004
PD x SCE	0,165	NS
PD x SCI	0,380	0,028
IP x SCE	0,900	<0,0001
IP x SCI	1,115	<0,0001
SCE x SCI	0,215	NS

O tamanho das colônias variou em função do local (ANOVA unifatorial; $F=29,497$; $gl=4$; $P<0,0001$) O resultado do pós-teste (Tukey-Kramer) da ANOVA unifatorial entre os locais mostra que o **SCE** apresentou colônias significativamente maiores que os demais locais, dentre estes, apenas **IP** apresentou colônias significativamente menores que **QM** (Figura 18, Tabela VIII). Este resultado mostra uma diferença na estruturação das populações entre os locais que pode ser melhor visualizada nos gráfico de distribuição das colônias por classe de tamanho (Figuras 19 e 20)

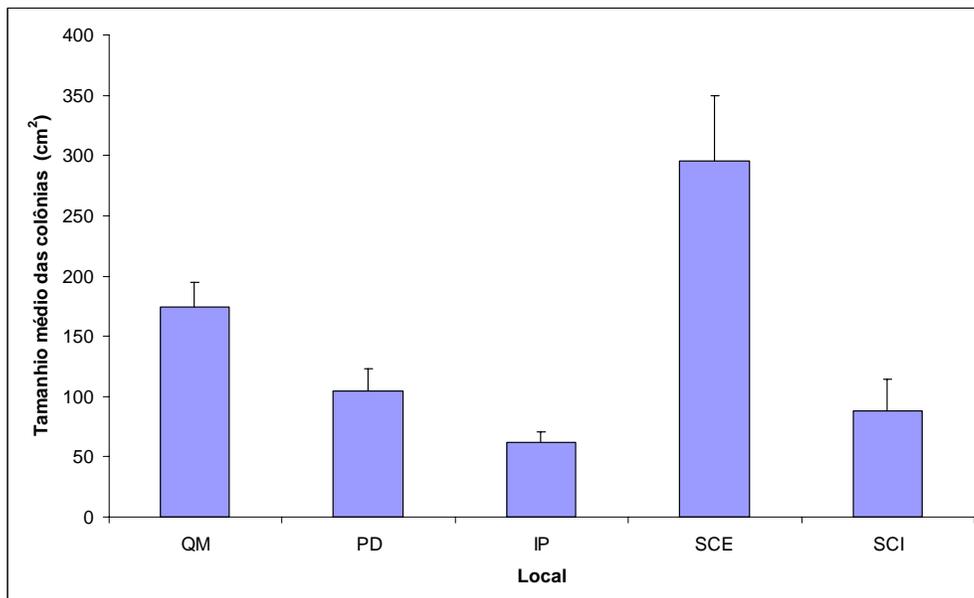


Figura 18: Médias de tamanho das colônias de *S. errata* em cada um dos cinco locais amostrados (+EP). (**QM**), Quebra-mar; (**PD**), Ponta D'água, (**IP**), Ilha dos Porcos; (**SCE**), Saco do Cherne Externo; (**SCI**), Saco do Cherne Interno.

Tabela VIII: Resultado do pós-teste de Tukey-Kramer da ANOVA unifatorial entre os tamanhos das colônias de *S. errata* de cada local independente da profundidade.

F=29,497; gl=4; p<0,0001		
Interação	F	P
QM x PD	0,297	NS
QM x IP	0,604	0,001
QM x SCE	1,041	<0,0001
QM x SCI	0,161	NS
PD x IP	0,307	NS
PD x SCE	1,338	<0,0001
PD x SCI	0,135	NS
IP x SCE	1,645	<0,0001
IP x SCI	0,443	NS
SCE x SCI	1,203	0,011

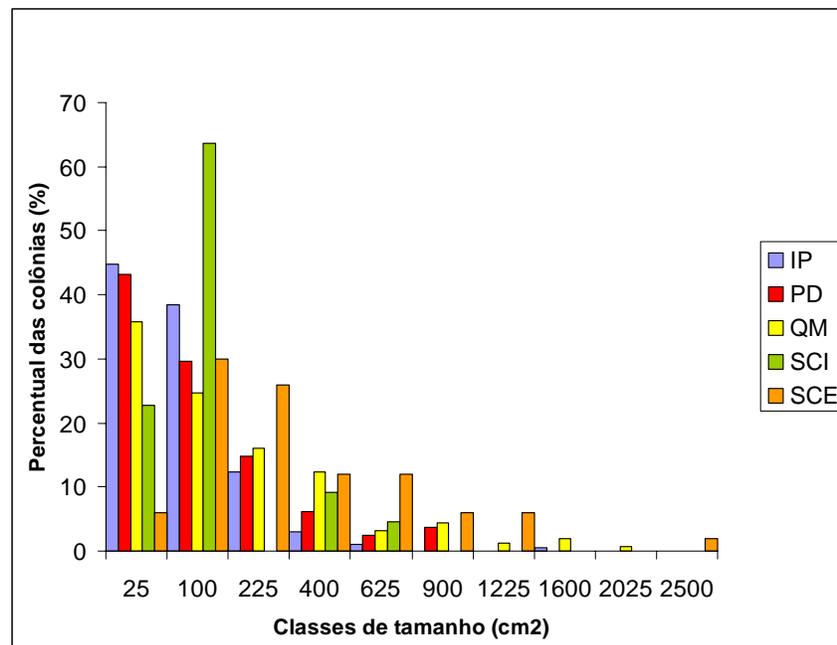


Figura 19: Frequência relativa (percentual) das classes de tamanho (área) das colônias de *S. errata* em cada um dos cinco locais. A numeração na escala representa o tamanho máximo da classe. (QM), Quebra-mar; (PD), Ponta D'água, (IP), Ilha dos Porcos; (SCE), Saco do Cherne Externo; (SCI), Saco do Cherne Interno.

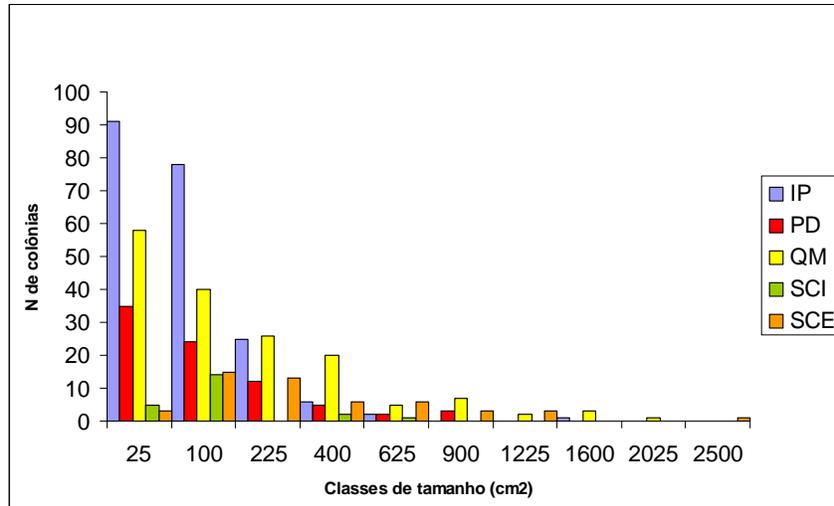


Figura 20: Frequência absoluta das classes de tamanho (área) das colônias de *S. errata* em cada um dos cinco locais. A numeração na escala representa o tamanho máximo da classe. (**QM**), Quebra-mar; (**PD**), Ponta D'água, (**IP**), Ilha dos Porcos; (**SCE**), Saco do Cherne Externo; (**SCI**), Saco do Cherne Interno.

Os resultados dos pós-testes (Tukey) das ANOVAs unifatoriais realizadas com as coberturas e as densidades de colônias de cada local em função da profundidade mostram que em **IP**, o ambiente mais protegido, a cobertura e densidade de colônias foram significativamente maiores aos 4m de profundidade (Figura 21 e 22; Tabela IX, cobertura; Tabela X, densidade). Em **PD** e **QM**, considerados moderadamente expostos, a cobertura e densidade de colônias foi significativamente maior aos 6m de profundidade (Figura 21 e 22; Tabela XI, cobertura em **PD**; Tabela XII densidade em **PD**; Tabela XIII cobertura em **QM**; Tabela XIV densidade me **QM**) enquanto que em **SCE**, o ambiente mais exposto, a cobertura e densidade de colônias foi significativamente maior aos 8m de profundidade (Figura 21 e 22; Tabela XV, cobertura; Tabela XVI, densidade). O **SCI** foi o único local onde não foi encontrada diferença significativa entre as coberturas ($F=2,776$; $gl=2$; $p=NS$) ou densidades ($F=1,824$; $gl=2$; $p=NS$) de colônias entre as profundidades em que foi registrada a ocorrência de *S. errata*. (Figura 21 e 22).

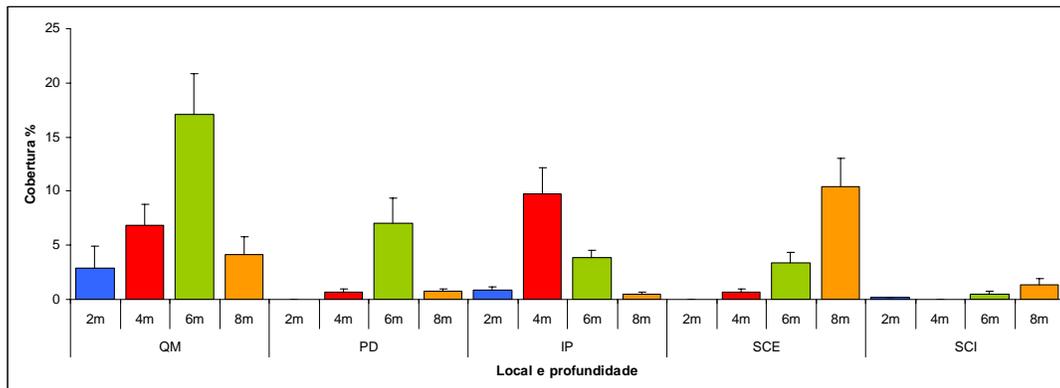


Figura 21: Médias de cobertura percentual de *S. errata* em cada uma das quatro profundidades amostradas nos cinco locais (+EP). (QM), Quebra-mar; (PD), Ponta D'água, (IP), Ilha dos Porcos; (SCE), Saco do Cherne Externo; (SCI), Saco do Cherne Interno.

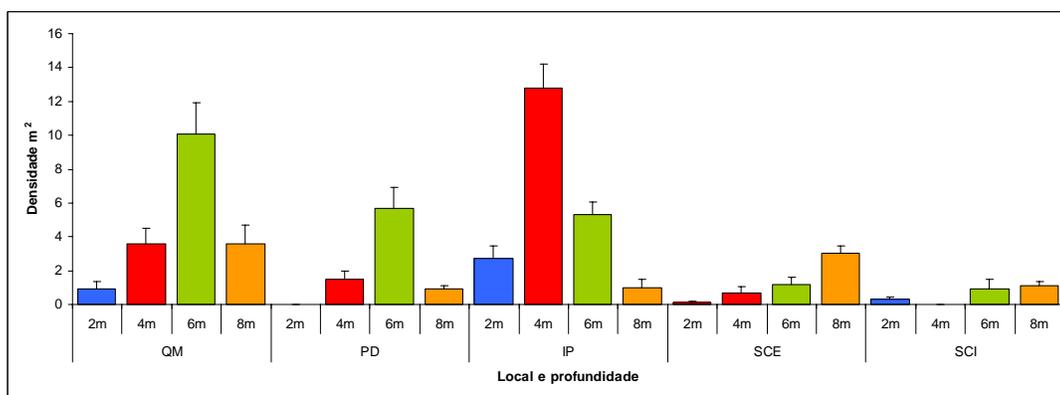


Figura 22: Médias de densidade de colônias de *S. errata* em cada uma das quatro profundidades amostradas nos cinco locais (+EP). (QM), Quebra-mar; (PD), Ponta D'água, (IP), Ilha dos Porcos; (SCE), Saco do Cherne Externo; (SCI), Saco do Cherne Interno.

Tabela IX: Resultado do pós-teste de Tukey da ANOVA unifatorial entre os percentuais de cobertura na Ilha dos Porcos (IP) em cada uma das quatro profundidades amostradas.

F=20,192; gl=3; p<0,0001		
Interação	F	P
2m x 4m	1,782	<0,0001
2m x 6m	0,844	0,023
2m x 8m	0,152	NS
4m x 6m	0,938	0,010
4m x 8m	1,934	<0,0001
6m x 8m	0,996	0,006

Tabela X: Resultado do pós-teste de Tukey da ANOVA unifatorial entre as densidades de *S. errata* na Ilha dos Porcos (IP) em cada uma das quatro profundidades amostradas.

F=32,051; gl=3; p<0,0001		
Interação	F	P
2m x 4m	1,841	<0,0001
2m x 6m	0,637	NS
2m x 8m	0,484	NS
4m x 6m	1,204	<0,0001
4m x 8m	2,325	<0,0001
6m x 8m	1,121	<0,0001

Tabela XI: Resultado do pós-teste de Tukey da ANOVA unifatorial entre os percentuais de cobertura na Ponta D'água (PD) em cada uma das três profundidades amostradas em que foram registradas colônias de *S. errata*.

F=12,809; gl=2; p<0,0001		
Interação	F	P
4m x 6m	1,385	<0,0001
4m x 8m	0,041	NS
6m x 8m	1,344	0,001

Tabela XII: Resultado do pós-teste de Tukey da ANOVA unifatorial entre as densidades de *S. errata* em Ponta D'água (PD) em cada uma das três profundidades amostradas em que ocorreram colônias de *S. errata*.

F=13,364; gl=2; p<0,0001		
Interação	F	P
4m x 6m	0,976	0,001
4m x 8m	0,162	NS
6m x 8m	1,138	<0,0001

Tabela XIII: Resultado do pós-teste de Tukey da ANOVA unifatorial entre os percentuais de cobertura no Quebra-mar (QM) em cada uma das quatro profundidades amostradas.

F=7,524; gl=3; p<0,0001		
Interação	F	P
2m x 4m	0,945	NS
2m x 6m	2,399	<0,0001
2m x 8m	0,431	NS
4m x 6m	1,454	0,049
4m x 8m	0,514	NS
6m x 8m	1,968	0,004

Tabela XIV: Resultado do pós-teste de Tukey da ANOVA unifatorial entre as densidades de *S. errata* no Quebra-mar (QM) em cada uma das quatro profundidades amostradas.

F=12,131; gl=3; p<0,0001		
Interação	F	P
2m x 4m	0,716	NS
2m x 6m	1,933	<0,0001
2m x 8m	0,691	NS
4m x 6m	1,217	0,004
4m x 8m	0,025	NS
6m x 8m	1,242	0,003

Tabela XV: Resultado do pós-teste de Tukey da ANOVA unifatorial entre os percentuais de cobertura no Saco do Cherne Externo (SCE) em cada uma das quatro profundidades amostradas.

F=17,851; gl=3; p<0,0001		
Interação	F	P
2m x 4m	0,249	NS
2m x 6m	0,961	0,029
2m x 8m	2,186	<0,0001
4m x 6m	0,712	NS
4m x 8m	1,937	<0,0001
6m x 8m	1,255	0,003

Tabela XVI: Resultado do pós-teste de Tukey da ANOVA unifatorial entre as densidades de *S. errata* no Saco do Cherne Externo (SCE) em cada uma das quatro profundidades amostradas.

F=13,724; gl=3; p<0,0001		
Interação	F	P
2m x 4m	0,215	NS
2m x 6m	0,394	NS
2m x 8m	0,925	<0,0001
4m x 6m	0,180	NS
4m x 8m	0,710	<0,0001
6m x 8m	0,531	0,006

O tamanho médio das colônias, em cada local, apresentou diferenças significativas em função da profundidade em **IP** e **SCE** (Figura 23, Tabela XVII). Os resultados dos pós-testes (Tukey-Kramer) das ANOVAs unifatoriais destes dois locais mostraram que em **IP** as colônias encontradas a 6m de profundidade foram significativamente maiores que às encontradas a 2m (Tabela XVIII). Já em **SCE**, as

colônias encontradas a 6m foram significativamente maiores que às encontradas a 4m de profundidade (Tabela XIX).

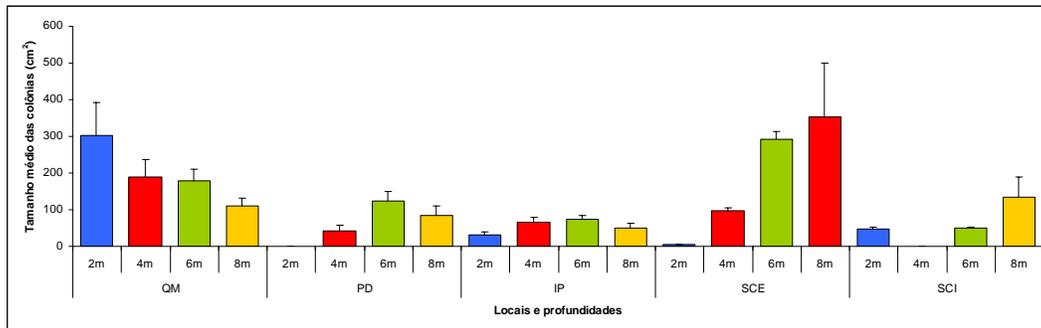


Figura 23: Médias de tamanho das colônias de *S. errata* em cada uma das quatro profundidades nos cinco locais amostrados (+EP). (QM), Quebra-mar; (PD), Ponta D'água, (IP), Ilha dos Porcos; (SCE), Saco do Cherne Externo; (SCI), Saco do Cherne Interno.

Tabela XVII: Resultados das ANOVAs unifatoriais com os tamanhos das colônias em cada local em função da profundidade (incluídas apenas as profundidades em que ocorreram mais de três colônias). (QM), Quebra-mar; (PD), Ponta D'água, (IP), Ilha dos Porcos; (SCE), Saco do Cherne Externo; (SCI), Saco do Cherne Interno.

Local (profundidades)	F	gl	P
QM (2, 4, 6, 8m)	1,282	3	NS
PD (4, 6, 8m)	1,457	2	NS
IP (2, 4, 6, 8m)	4,481	3	0,005
SCE (4, 6, 8m)	3,618	2	0,035
SCI (2, 6, 8m)	0,028	2	NS

Tabela XVIII: Resultado do pós-teste de Tukey-Kramer da ANOVA unifatorial entre os tamanhos das colônias de *S. errata* na Ilha dos Porcos (**IP**) em cada uma das quatro profundidades amostradas.

F=4,481; gl=3; p=0,005		
Interação	F	P
2m x 4m	0,969	NS
2m x 6m	1,782	0,021
2m x 8m	0,822	NS
4m x 6m	0,813	NS
4m x 8m	1,791	NS
6m x 8m	2,604	0,021

Tabela XIX: Resultado do pós-teste de Tukey-Kramer da ANOVA unifatorial entre os tamanhos das colônias de *S. errata* no Saco do Cherne Externo (**SCE**) em cada uma das três profundidades onde foram encontradas três ou mais colônias.

F=17,516; gl=2; p=0,035		
Interação	F	P
4m x 6m	2,791	0,028
4m x 8m	1,990	NS
6m x 8m	0,800	NS

Com relação à distribuição das colônias em pequena escala, estas se apresentaram distribuídas em agregados nas escalas de 1,00 e 0,25m² em todos os locais (**QM**, **PD**, **IP**, **SCI**), exceto em **SCE** que apresentou distribuição aleatória na escala de 0,25m² (Tabela XX; Figura 24).

Tabela XX: Índices de agregação (*P*) obtidos para cada local independente da profundidade nas escalas de 0,25 e 1,00 m². $P < 1$, distribuição uniforme; $1 \leq P \leq 1,5$, distribuição aleatória; $P > 1,5$, distribuição agregada. (**QM**), Quebra-mar; (**PD**), Ponta D'água, (**IP**), Ilha dos Porcos; (**SCE**), Saco do Cherne Externo; (**SCI**), Saco do Cherne Interno.

Local	P (0,25m²)	P (1,00m²)
QM	4,75	5,45
PD	1,64	4,39
IP	2,26	6,00
SCE	1,36	1,85
SCI	1,95	2,62

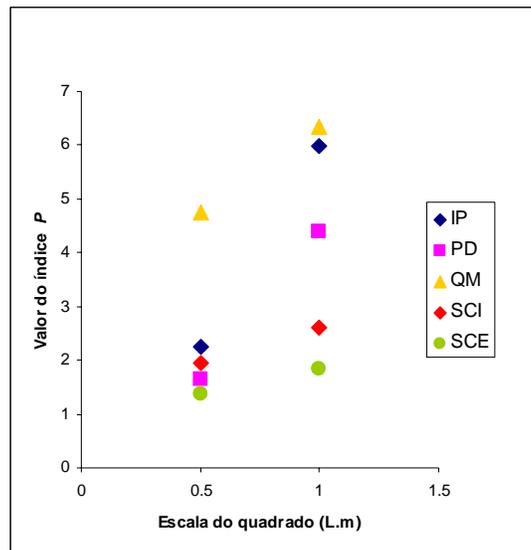


Figura 24: Distribuição dos índices de agregação de Payandeh (P) por escala de área amostrada em cada um dos cinco locais: (**QM**), Quebra-mar; (**PD**), Ponta D'água; (**IP**), Ilha dos Porcos; (**SCE**), Saco do Cherne Externo; (**SCI**), Saco do Cherne Interno.

5.1.3 Caracterização das populações de *Schizoporella errata* quanto ao substrato de ocorrência

O levantamento do ângulo do substrato de ocorrência das colônias de *S. errata* demonstrou uma maior ocorrência de colônias em substratos verticais. Os testes de Rao mostraram significância para os três locais amostrados; Quebra-Mar (**QM**: $U=211,33$; $p<0,01$); Ponta D'água (**PD**: $U=250,8$; $p<0,01$); Ilha dos Porcos (**IP**: $U=250,4$; $P<0,01$). Para o **QM**, as colônias se distribuíram preferencialmente em substratos com ângulo médio de $-12,08^\circ$ ($\pm 5,77^\circ$ EP) em relação a vertical (Figura 25). Já para **PD**, o ângulo médio de substrato de ocorrência das colônias adultas foi de $+13,79^\circ$ ($\pm 3,83^\circ$ EP) enquanto que para **IP** o ângulo médio foi de $+2,67^\circ$ ($\pm 6,22^\circ$ EP; Figura 24). O teste de Watson's realizado entre os ângulos dos substratos das colônias e os substratos aleatórios disponíveis, realizados separadamente para cada local, apresentaram significância para os três locais (**QM**: $U^2=0,218$; $p<0,05$; **PD**: $U^2=0,532$; $p<0,001$; **IP**: $U^2=0,412$; $p<0,001$) demonstrando não haver relação direta entre a disponibilidade de substrato entre os locais e a distribuição das colônias (Figuras 25 e 26). A disponibilidade de substratos em diferentes ângulos não diferiu significativamente entre

os três locais, entretanto, o ângulo de ocorrência das colônias apresentou uma diferença significativa entre os três locais (**IP-PD**: $U^2=0,373$; $p<0,002$; **IP-QM**: $U^2=0,224$; $p<0,05$; **PD-QM**: $U^2=0,289$; $p<0,01$)

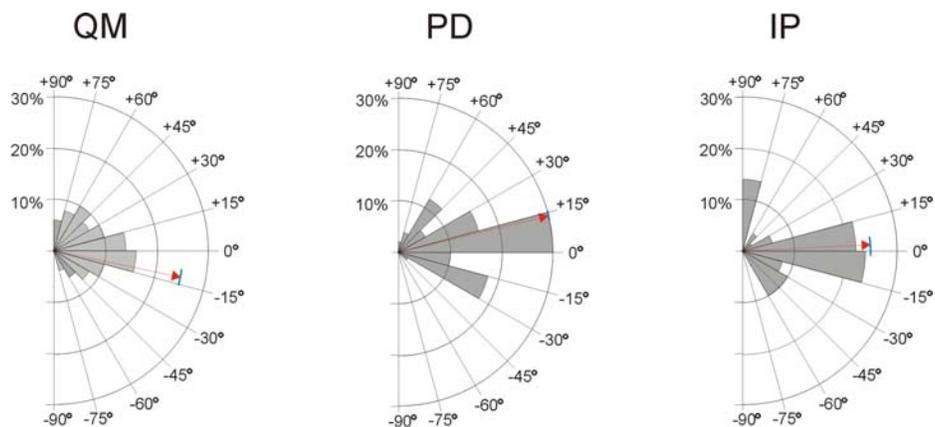


Figura 25: Distribuição percentual das colônias medidas em cada local (**QM**, Quebra-Mar; **PD**, Ponta D'água; **IP**, Ilha dos Porcos) com relação ao ângulo do substrato de ocorrência (N=50 por local). Seta em vermelho (vetor) indica média angular e arco azul indica o erro padrão angular. 0°= Substrato vertical.

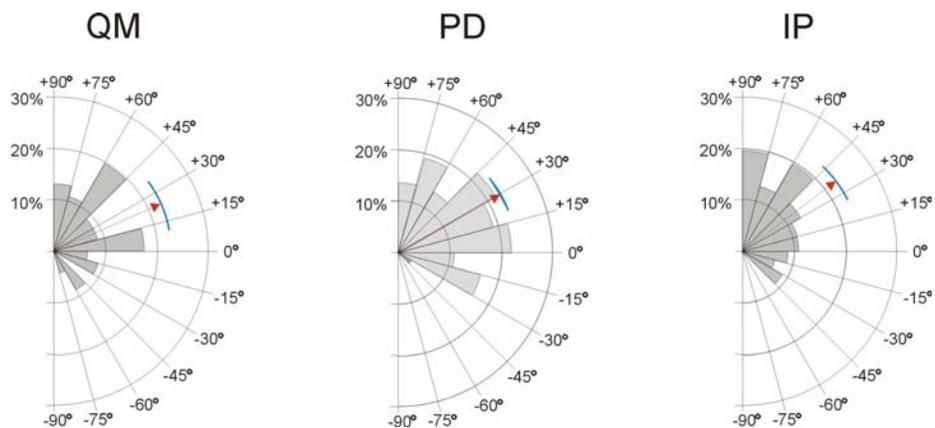


Figura 26: Distribuição percentual dos substratos medidos em cada local (**QM**, Quebra-Mar; **PD**, Ponta D'água; **IP**, Ilha dos Porcos) de acordo com sua disponibilidade (N=50 por local). Seta em vermelho (vetor) indica média angular e arco azul indica o erro padrão angular. 0°= Substrato vertical.

5.1.4 Estrutura da comunidade de organismos bentônicos

Não foram encontradas diferenças significativas nos percentuais de cobertura dos diferentes grupos/táxons estimados em cada local e profundidade entre as amostragens de inverno e verão, exceto para *Sargassum* sp. Durante o verão, *Sargassum* sp. foi encontrado nos cinco locais enquanto que no inverno ocorreu uma diminuição significativa de sua cobertura em **PD** ($U^*=1000,00$; $p<0,05$) e simplesmente não foi detectada sua ocorrência nos outros quatro locais (Figura 27 e 28).

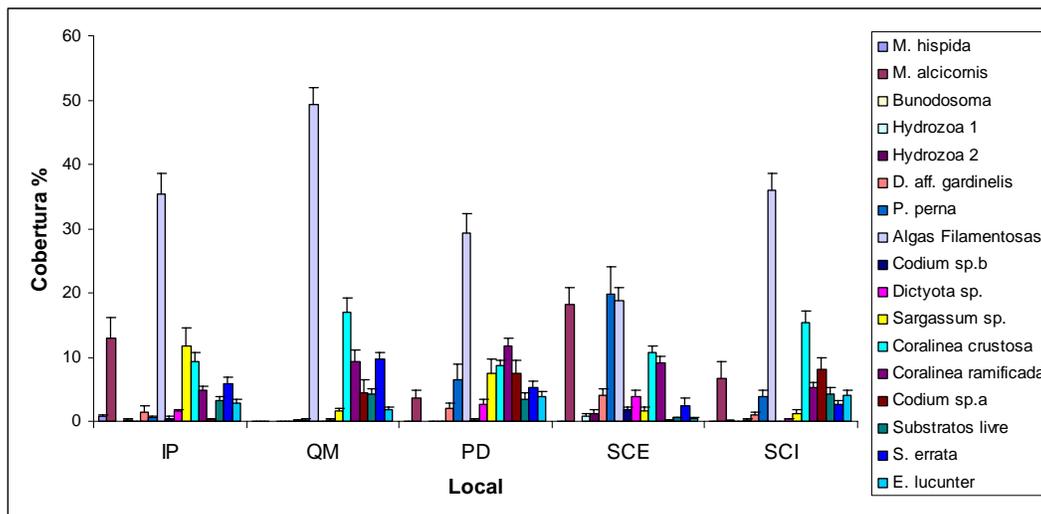


Figura 27: Médias de cobertura dos organismos bentônicos em cada um dos cinco locais amostrados durante o verão (janeiro 2006; +EP).

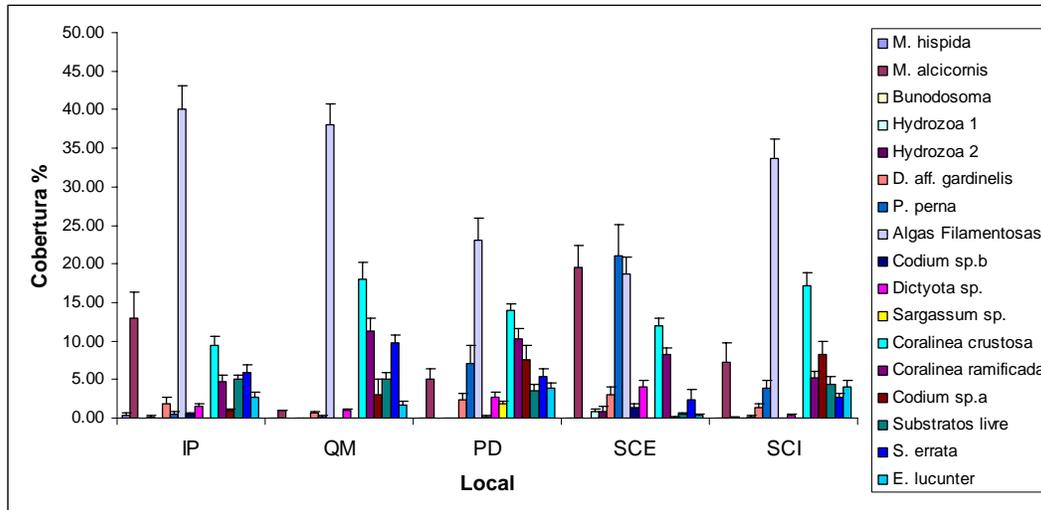


Figura 28: Médias de cobertura dos organismos bentônicos em cada um dos cinco locais amostrados durante o inverno (setembro 2006; +EP).

A Análise Discriminante (AD) entre as médias de cobertura dos organismos sésseis em cada local e profundidade, indicou que os locais diferem na representatividade relativa dos grupos de organismos amostrados (MANOVA= Wilk's λ ; $F_{[56, 9]}=3,175$; $p=0,026$). É possível observar que **SCE** e **QM** são separados entre si e de **PD**, **SCI** e **IP** pelo eixo 1 (percentual eixo 1 = 91,1%), enquanto que **IP** é separado dos demais locais pelo eixo 2 (percentual eixo 2 = 7,1%; Figura 29). Os índices de diversidade de Shannon refletiram o padrão apresentado pela AD sendo o QM o local menos diverso (Shannon = 1,44) enquanto que o SCE foi o mais diverso (Shannon = 2,23). Nos demais locais foram encontrados índices de diversidade intermediários (PD, Shannon = 2,12; IP, Shannon = 1,98; SCI, Shannon = 1,94).

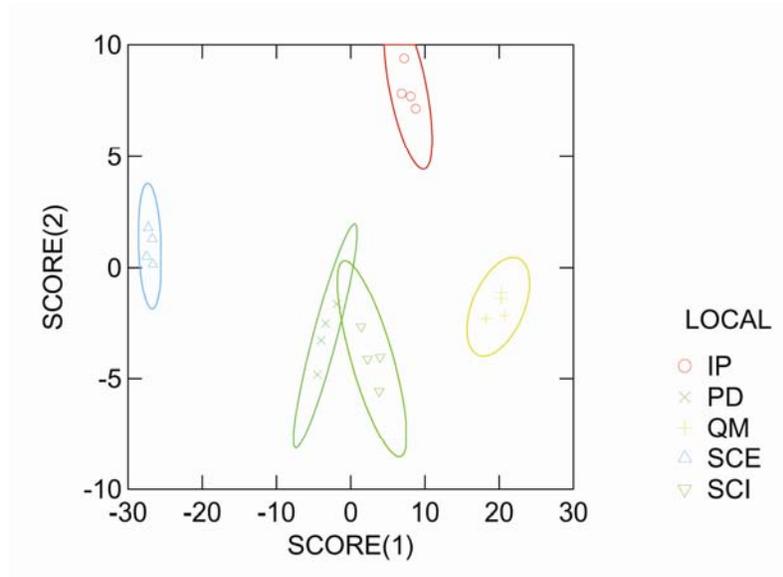


Figura 29 - Análise discriminante (AD). Eixos (scores) 1-2

A Análise de Correspondência (AC) das médias de cobertura dos organismos sésseis, em cada local e profundidade, apresentou autovalores baixos para todos os eixos, assim como os percentuais de similaridade (Tabela XXI; Figura 30). Os baixos autovalores podem ser devido às pequenas diferenças entre a representatividade dos diferentes grupos/táxons encontrados nos quadrados amostrados, entretanto é possível visualizar a separação de alguns dos táxons. O molusco bivalve *P. perna* se apresenta bem separado dos demais táxons assim como *S. errata* e *Sargassum* sp. e Pennariidae pelo eixo 1. É possível observar a formação de dois grupos de táxons bem separados pelo eixo 2. O primeiro grupo formado por *Codium* sp., *S. errata*, *Bunodosoma* sp., tufo de alga e algas coralíneas crustosas; o segundo grupo formado por *Sargassum* sp., *Darwinella* af. *gardinelis*, *Dictyota* sp, *Mussismilia hispida*, *Aglaopheniidae*, *Codium* sp.B, *Millepora alcicornis*. Os baixos autovalores apresentados pelos demais táxons de cada um destes dois “grupos” impossibilitam inferir sobre outras relações entre seus organismos, mas sugerem uma diferenciação da comunidade.

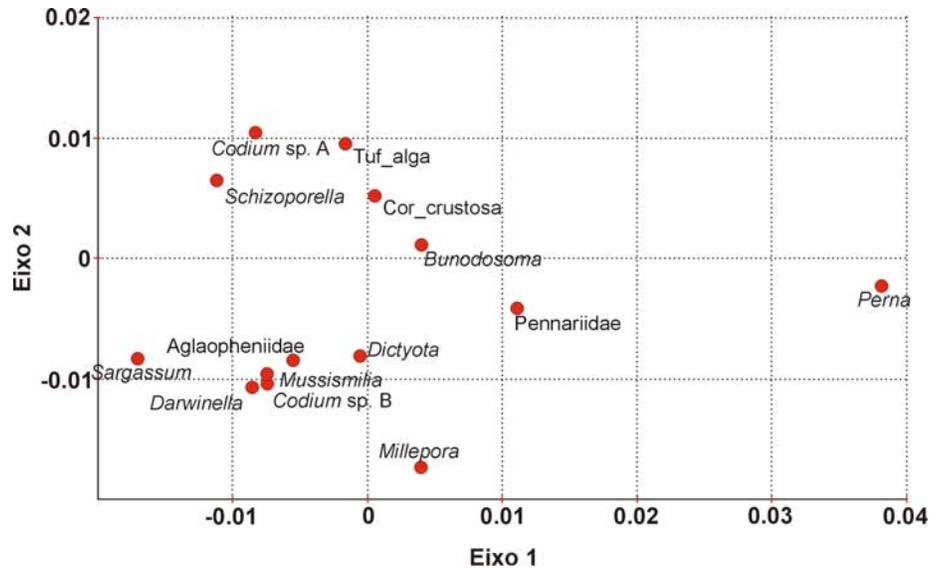


Figura 30: Representação das distâncias dos grupos/táxons (sésseis) nos eixos 1 e 2 da Análise de Correspondências com as médias dos percentuais de cobertura em cada local e profundidade.

Tabela XXI: Autovalores e percentual de similaridade obtidos na Análise de Correspondências com as médias de cobertura dos organismos sésseis amostrados em cada local nas diferentes profundidades.

Eixo	Autovalor	Similaridade (%)
1	0,213	33,40
2	0,147	23,09
3	0,079	12,33

A Análise de Correspondência Canônica (ACC) mostrou uma complexa relação entre os táxons/grupos e os parâmetros físicos (profundidade, hidrodinamismo e morfologia do substrato), o percentual acumulado dos autovalores chegou a quase 44% no eixo 2 (Tabela XXII). Pelos baixos autovalores dos grupos/táxos, pouco se pôde inferir a respeito de suas relações com os parâmetros ambientais estimados. *P. perna* e o hidrozoário Pennariidae parecem estar negativamente relacionados com a profundidade e com a disponibilidade de substrato e positivamente relacionados com o hidrodinamismo e com substratos mais simples e mais verticais. *Mussismilia hispida* e

Sargassum sp. parecem positivamente relacionados com a profundidade e, ao menos *M. hispida*, também parece ser positivamente relacionada com o substrato livre. A presença de *M. hispida* e *Sargassum* sp. parece ter uma relação negativa com substratos pouco complexos (maior ICT) e verticais além do maior hidrodinamismo (Figura 31).

Tabela XXII: Autovalores obtidos na Análise de Correspondência Canônica com os parâmetros ambientais e os percentuais médios de cobertura dos diferentes grupos/táxons, além de seus percentuais explicativos.

Eixo	Autovalor	Percentual	Percentual acumulado
1	0,179	27,474	27,474
2	0,107	16,419	43,894
3	0,048	7,361	51,255

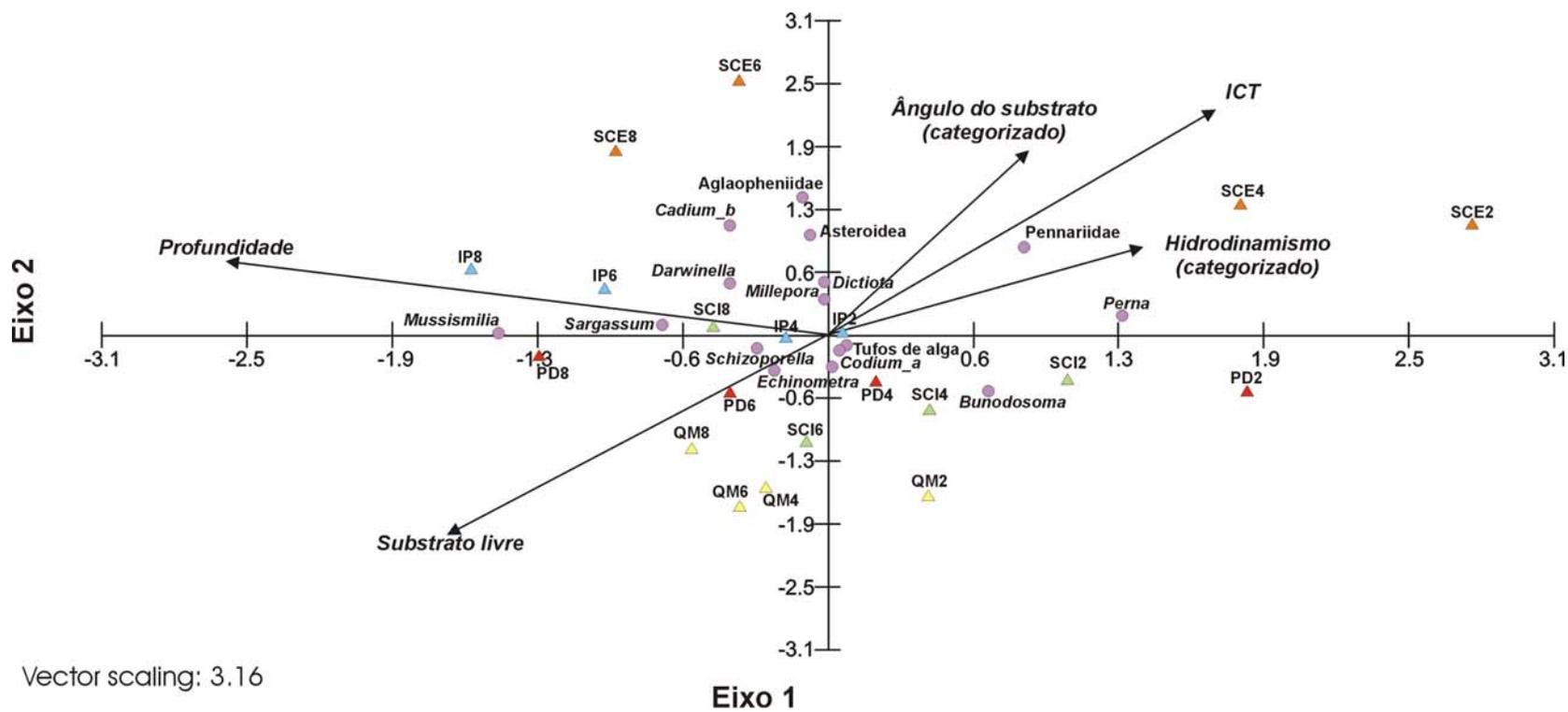


Figura 31: Apresentação gráfica dos resultados obtidos na CCA. (QM), Quebra-Mar; (PD), Ponta D'água; (IP), Ilha dos Porcos; (SCE), Saco do Cherne Externo; (SCI), Saco do Cherne Interno (os números ao lado da abreviação dos locais representa a profundidade).

5.2 Relação entre a ocorrência de *Schizoporella errata* e *Echinometra lucunter*

Com relação a densidade de *E. lucunter* foram encontradas diferenças significativas entre as diferentes faixas dos quadrados amostrados ($F=12,917$; $gl=3$; $p=0,0001$). O pós-teste (Tukey) demonstrou que a densidade de *E. lucunter* na base dos quadrados (faixa de 0,5m na interface do costão com o fundo ou platô) é significativamente maior que nas demais faixas (Figura 32, Tabela XXIII). As demais faixas (1,0; 1,5; 2,0m) não diferiram significativamente entre si. Para a densidade de colônias de *S. errata* não foram observadas diferenças significativas entre as diferentes faixas do quadrado (Figura 33).

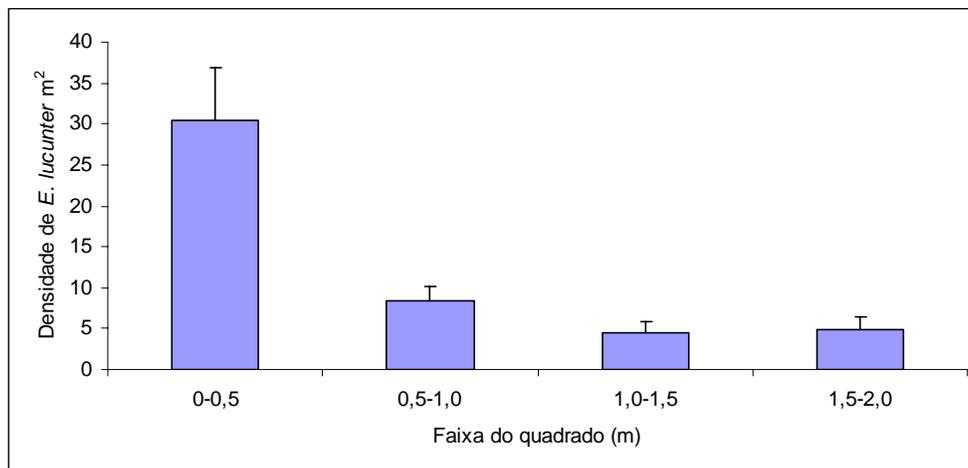


Figura 32: Densidade média de *E. lucunter* nos quadrados amostrados para o experimento da relação entre *E. lucunter* e *S. errata* por faixa do quadrado (+EP).

Tabela XXIII: Resultado do pós-teste de Tukey da ANOVA unifatorial entre as densidades de *E. lucunter* nas diferentes faixas dos quadrados.

Interação	F	P
Linha 0,5 x 1,0	22,059	0,0001
Linha 0,5 x 1,5	25,824	0,0001
Linha 0,5 x 2,0	25,529	0,0001
Linha 1,0 x 1,5	3,765	NS
Linha 1,0 x 2,0	3,471	NS
Linha 1,5 x 2,0	0,294	NS

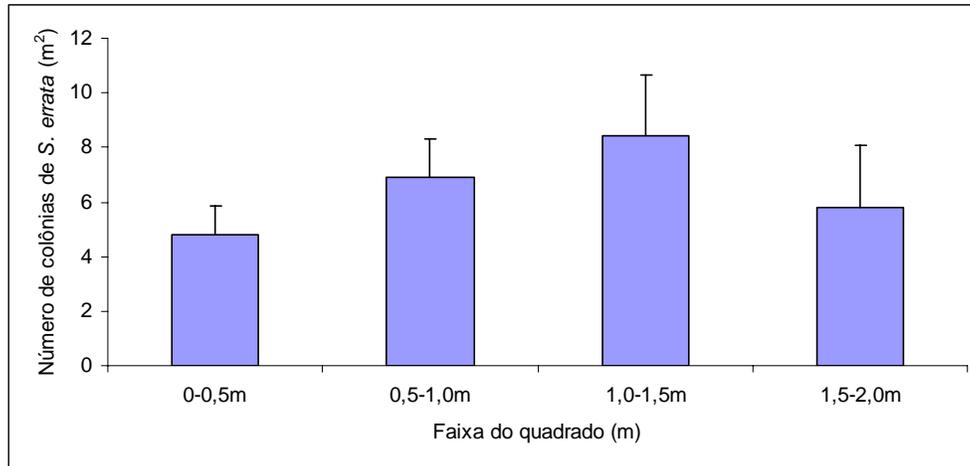


Figura 33: Densidade média de colônias de *S. errata* nos quadrados amostrados para o experimento da relação entre *E. lucunter* e *S. errata* por faixa do quadrado (+EP).

Os resultados das correlações entre as densidades de *E. lucunter* na faixa de 0-0,5m e as densidades de colônias de *S. errata* em cada uma das quatro faixas do quadrado, com o total de quadrados amostrados, apresentou um grau significativo de correlação positiva ocorrendo nas faixas de 1,0-1,5 e de 1,5-2,0m (Figura 34, A-D). Resultado similar foi encontrado em IP, PD e SCE quando analisados separadamente, entretanto, com significância e níveis de correlação menores. Não foi encontrada correlação significativa nas faixas de 0-0,5 e de 0,5-1,0m e com correlação positiva e significativa para as faixas de 1,0-1,5m ($r=0,8761$; $p<0,05$) e 1,5-2,0m ($r=0,8180$; $p<0,05$).

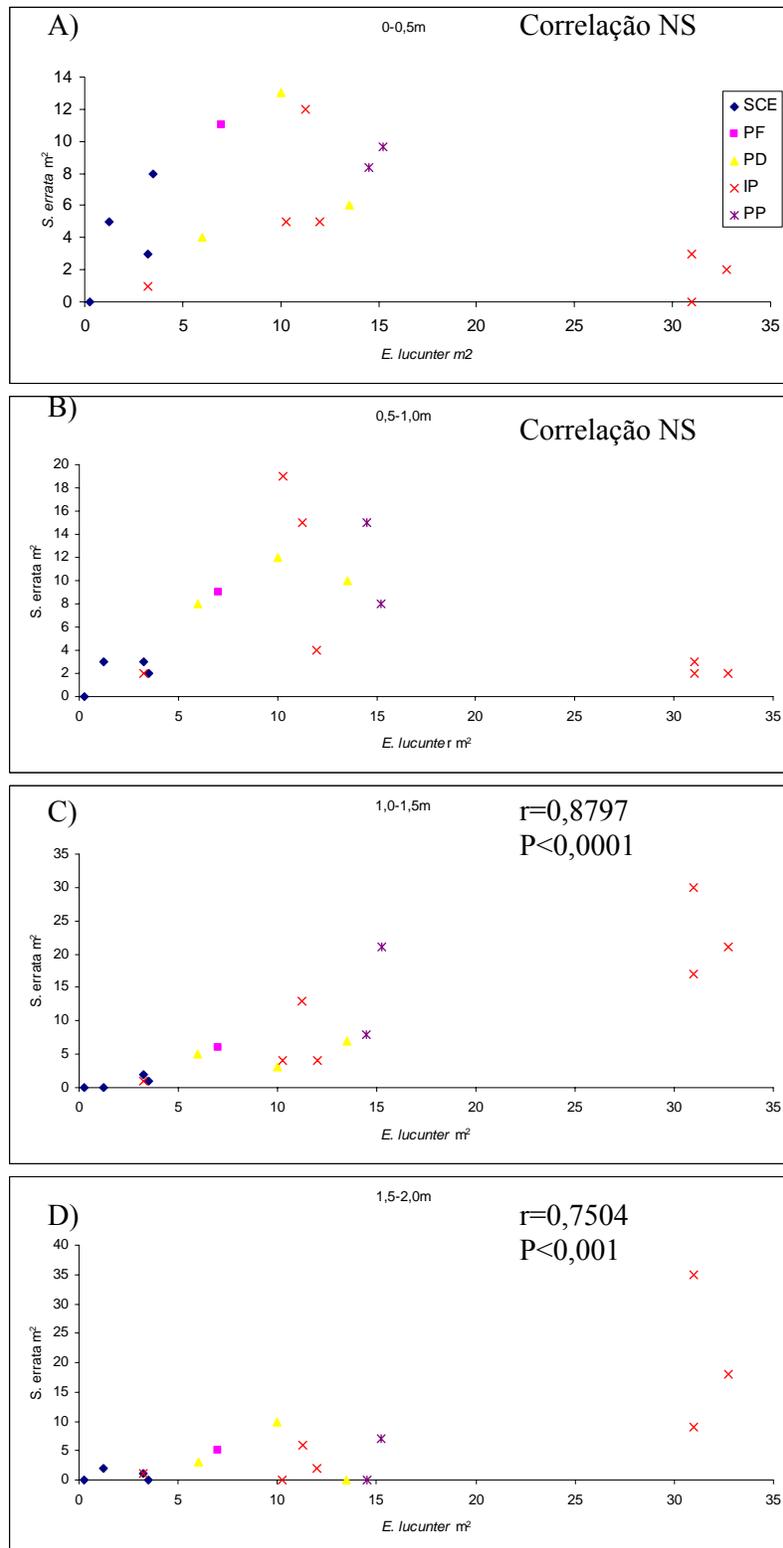


Figura 34: Representação gráfica das correlações entre a densidade de *E. lucunter* na faixa de 0-0,5m e *S. errata* em cada uma das quatro faixas do quadrado; A) Faixa de 0 a 0,5m; B) Faixa de 0,5 a 1,0m; C) Faixa de 1,0 a 1,5m; D) Faixa de 1,5 a 2,0m.

5.3 Padrão espaço-temporal do recrutamento de *Schizoporella errata* na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil

O padrão espacial do recrutamento de *S. errata*, com relação à inclinação do substrato, demonstrou maiores taxas de recrutamento nos substratos verticais. O maior assentamento das larvas nos substratos verticais observado nos experimentos de aquário indica que este padrão de distribuição dos recrutas é causado, ao menos em parte, pelo comportamento larvar no assentamento. A distribuição espacial dos recrutas (entre locais) demonstrou diferenças significativas nas taxas de recrutamento entre locais com variações temporais. A espécie apresentou recrutamento contínuo com dois picos bem definidos no ano. Entre invernos consecutivos também apresentou uma variação significativa indicando uma variação inter-anual nas taxas de recrutamento. A seguir são apresentados os resultados encontrados de forma detalhada.

5.3.1 *Relação entre inclinação do substrato e recrutamento*

Com relação às taxas de recrutamento em **PD** e **IP** nos dois tratamentos (vertical e horizontal), a ANOVA bifatorial com o tratamento e o período como variáveis independentes, realizada independentemente para cada local, mostrou diferenças significativas para ambos locais. Tanto em **IP** quanto em **PD**, as taxas de recrutamento foram significativamente maiores nos substratos verticais (**IP**, $F=326,13$; $gl=1$; $p<0,0001$; **PD**, $F=46,681$; $gl=1$; $p<0,0001$). Também foram encontradas diferenças significativas entre os períodos amostrados em ambos os locais (**IP**, $F=7,45$; $gl=2$; $p<0,001$; **PD**, $F=8,356$, $gl=1$; $p<0,008$), com interação entre os fatores tratamento e período (**IP**, $F=11,14$; $gl=2$; $p<0,0001$; **PD**, $F=23,678$; $gl=1$; $p<0,0001$; Figura 35).

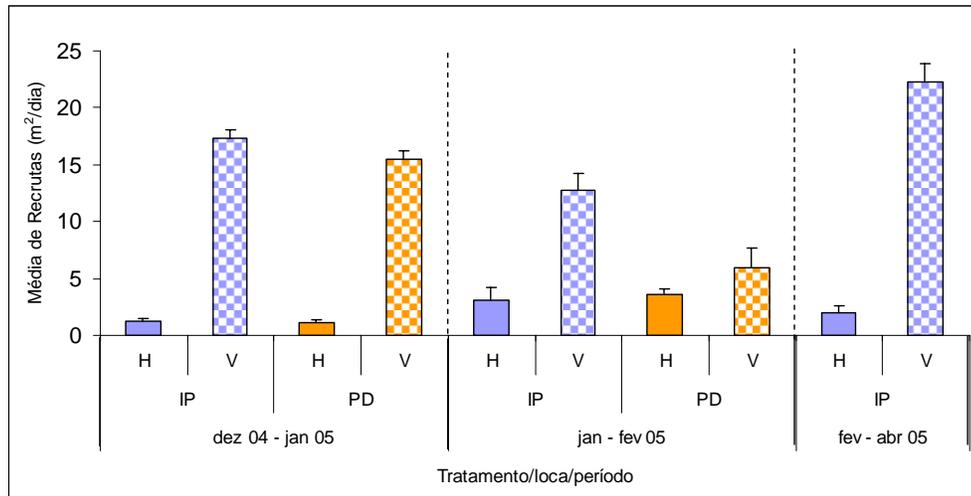


Figura 35: Taxas de recrutamento médio (+EP) encontradas nos três períodos amostrados em Ilha dos Porcos (**IP**) e em Ponta D'água (**PD**), nos dois tratamentos; placas verticais (**V**) e placas horizontais (**H**).

Com relação ao tamanho dos recrutas, a ANOVA bifatorial com o tratamento e o período como variáveis independentes, realizada independentemente para cada local, mostrou diferenças significativas para ambos locais. Em **IP** e **PD**, o tamanho dos recrutas foi significativamente maior nos substratos verticais (**IP**; $F=3,958$; $gl=1$; $p<0,05$; **PD**; $F=7,248$; $gl=1$; $p<0,01$). Também foram encontradas diferenças significativas entre os períodos amostrados apenas em **IP** ($F=5,929$; $gl=2$; $p<0,005$), com interação entre os fatores tratamento e período ($F=3,259$; $gl=2$; $p<0,05$; Figura 36).

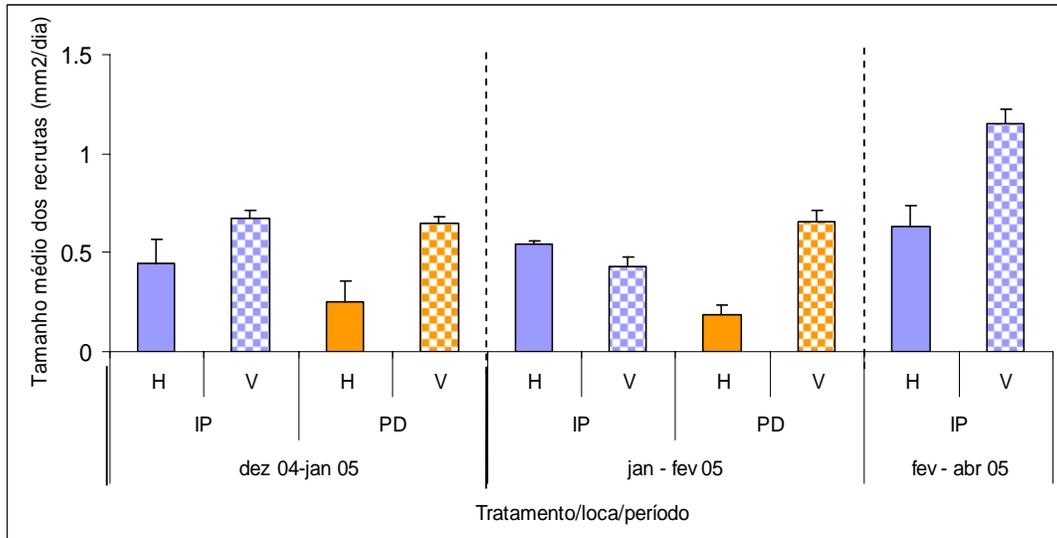


Figura 36: Tamanho médio (+EP) dos recrutas encontrados nas placas de recrutamento nos três períodos amostrados em Ilha dos Porcos (**IP**) e em Ponta D'água (**PD**), nos dois tratamentos; placas verticais (**V**) e placas horizontais (**H**).

A razão entre as taxas de recrutamento entre os dois tratamentos não apresentou constância da razão, sendo de 13,48 para **IP** e 14,22 para **PD** no primeiro período de amostragem com duração de 48 dias; 4,17 para **IP** e 1,69 para **PD** no segundo período de amostragem com duração de 35 dias; e 11,09 para **IP** no terceiro período de amostragem com duração de 49 dias (Figura 37). As razões entre as densidades de recrutas dos dois tratamentos em cada período de amostragem sugerem que as diferenças de densidade entre os tratamentos aumenta em função do tempo de amostragem das placas.

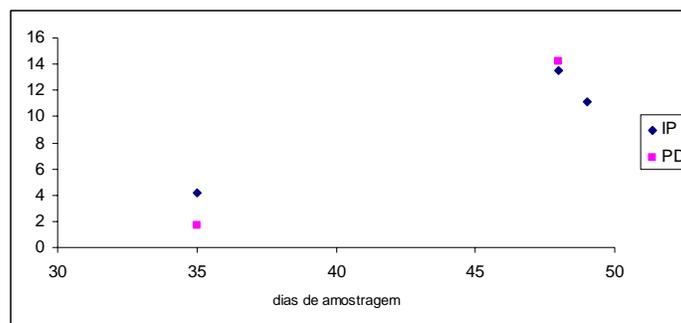


Figura 37: Razão entre as taxas de recrutamento em cada período e local entre os dois tratamentos (vertical e horizontal).

As análises discriminantes (AD) entre comunidade de organismos recrutada nas placas de **IP** mostrou diferença significativa entre os tratamentos apenas para o período de fevereiro/abril 2005 (MANOVA= Wilk's λ ; $F_{[5, 10]}=126.4662$; $p<0,0001$; Figura 38), não sendo significativa para janeiro/fevereiro 2005 (MANOVA= Wilk's λ ; $F_{[5, 20]}=1,0644$; $p>0,05$; Figura 39). As correlações (Pearson) entre a função discriminante e as variáveis analisadas, no período de fevereiro/abril 2005, mostram que os cirripédios e as algas filamentosas foram os principais responsáveis pela diferença entre as comunidades recrutadas nas placas ($r= -0,8611$; $p<0,0001$ para os cirripédios; $r= 0,8512$; $p<0,0001$ para as algas filamentosas), seguidos das algas calcárias ($r= 0,6795$; $p<0,005$). Os demais organismos não contribuíram de forma significativa para a diferença encontrada entre as comunidades recrutadas nas placas verticais e horizontais.

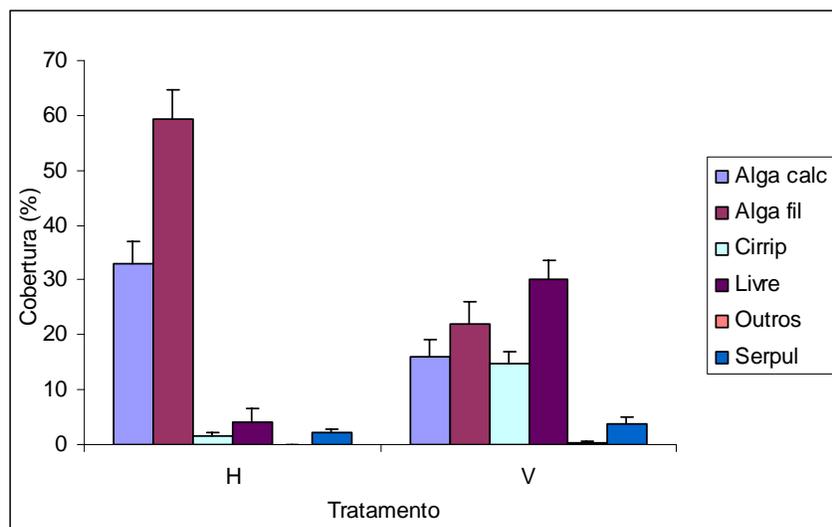


Figura 38: Percentuais médio de cobertura de grupos de organismos encontrados nas placas de recrutamento na Ilha dos Porcos (IP), no período de fev – abr 05, nos dois tratamentos (+EP); vertical (**V**) e horizontal (**H**). Alga calc. Algas calcárias incrustantes; Alga fil. Algas filamentosas; Cirrip. Cirripédios; Livre, substrato livre; Outros, outros organismos; Serpul. Serpulídeos.

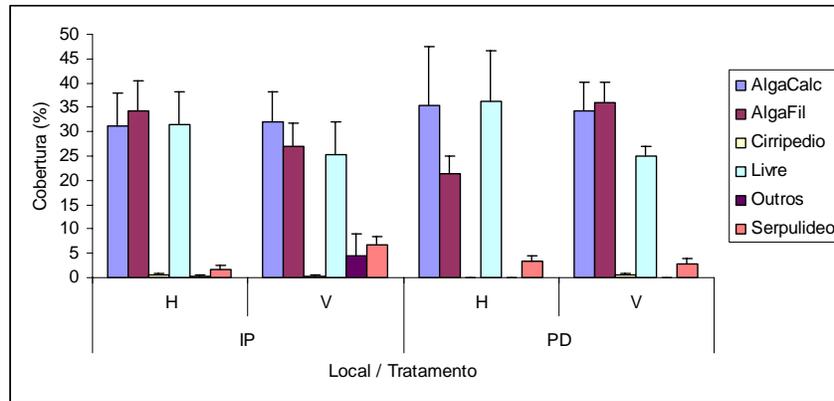


Figura 39: Percentuais médio de cobertura de grupos de organismos encontrados nas placas de recrutamento na Ilha dos Porcos (**IP**) e na Ponta D'água (**PD**), no período de jan – fev 05, nos dois tratamentos (+EP); vertical (**V**) e horizontal (**H**). Alga calc. Algas calcárias incrustantes; Alga fil. Algas filamentosas; Cirrip. Cirripédios; Livre, substrato livre; Outros, outros organismos; Serpul. Serpulídeos.

5.3.2 *Influência da inclinação do substrato e do biofilme no assentamento de larvas de Schizoporella errata*

Os resultados dos experimentos de assentamento em aquário demonstraram uma clara predileção das larvas por substratos verticais (Figura 40 A, B e C). O resultado da ANOVA trifatorial realizada com as taxas de assentamento como fator dependente e os tratamentos vertical e horizontal, com e sem biofilme, e a repetição do aquário como fatores independentes, apresentou significância para todos os fatores. O assentamento foi significativamente maior nas placas verticais ($F=20,019$; $gl=1$; $p<0,0001$) e sem biofilme ($F=11,575$; $gl=1$; $p=0,002$). Também foi encontrada uma diferença significativa entre as taxas de assentamento nos diferentes aquários ($F=13,592$; $gl=2$; $p<0,0001$; Figura 40) e apenas a interação entre os fatores independentes tratamento com e sem biofilme e repetição de aquário foi significativa ($F=4,249$; $gl=2$; $p=0,022$).

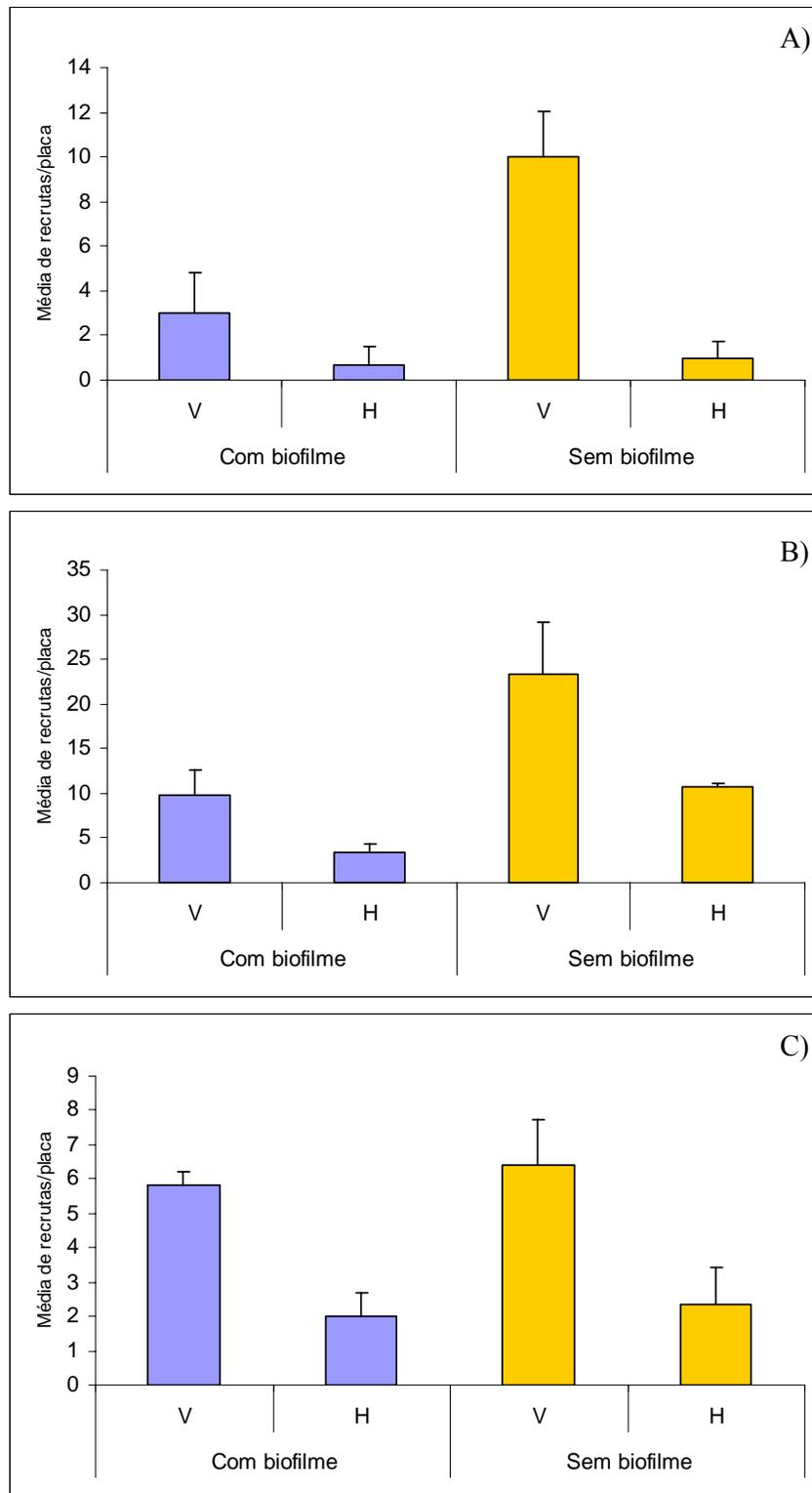


Figura 40: Média de larvas assentadas nas placas de recrutamento em aquário nos diferentes tratamentos (+EP); placas verticais (V) e horizontais (H) com e sem biofilme. A) aquário 1; B) aquário 2; C) aquário 3.

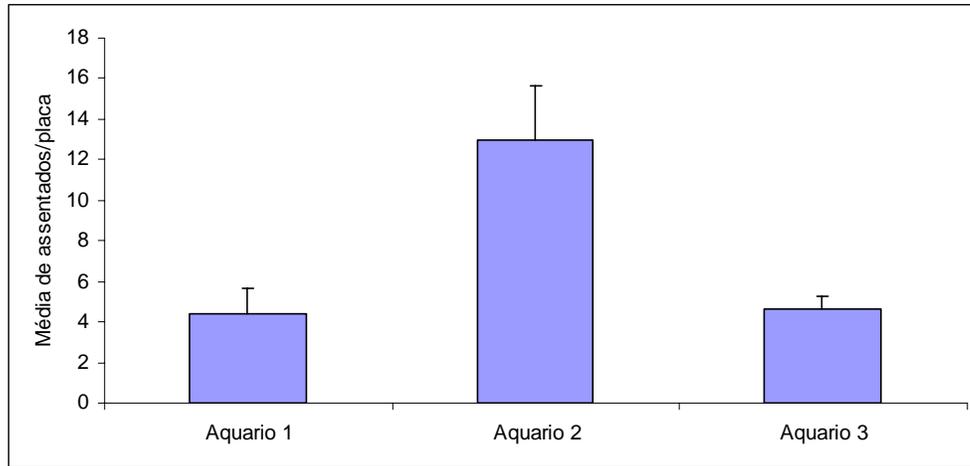


Figura 41: Média de larvas assentadas no total de placas em cada uma dos três aquários (+EP).

5.3.3 Recrutamento espaço-temporal de *Schizoporella. errata* na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil

O recrutamento de *S. errata* ocorreu em todos os períodos amostrados indicando um recrutamento contínuo da espécie. As taxas de recrutamento na Ilha dos Porcos mostram dois períodos distintos de pico no recrutamento de *S. errata*. A ANOVA unifatorial para as taxas de recrutamento neste local nos 11 meses amostrados, mostrou diferença muito significativa entre os meses amostrados ($F=27,697$; $gl=10$; $p<0,0001$; Figura 42). O principal resultado do pós-teste (Tukey-Kramer) mostra que os meses de Novembro 2005, Abril e Setembro de 2006 apresentaram as taxas de recrutamento significativamente mais baixas (Tabela XXIV) não diferindo significativamente entre si.

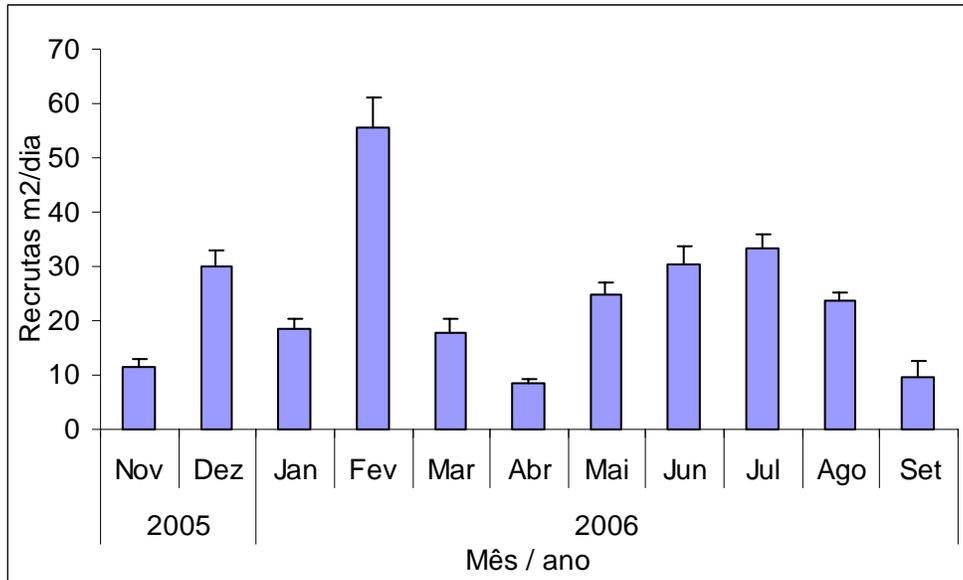


Figura 42: Taxas de recrutamento encontradas na Ilha dos Porcos ao longo de onze meses consecutivos de amostragem (+EP).

Devido à ausência de dados suficientes em três dos períodos amostrados no SCE (Setembro 2005, Março 2006 e Agosto 2006; N de placas <3) não foi possível realizar a ANOVA bifatorial com os períodos e os locais como fatores independentes com o total de locais e períodos amostrados. Assim foram realizadas duas ANOVAs bifatoriais, uma com todos os locais (**QM**, **PD**, **IP**, **SCE** e **SCI**) excluindo os meses sem dados apropriados em **SCE** (Setembro 2005, Março 2006 e Agosto 2006) e outra com todos os períodos amostrados excluindo os dados do **SCE**. Ambas as análises apresentaram resultados significativos entre locais ($F=354,973$; $gl=4$; $p<0,0001$ e $F=86,089$; $gl=7$; $p<0,0001$ respectivamente) e entre meses ($F=66,637$; $gl=4$; $p<0,0001$ e $F=604,037$; $gl=3$; $p<0,0001$ respectivamente) com interação significativa entre estes dois fatores em ambas às análises ($F=9,367$; $gl=16$; $p<0,0001$ e $F=16,312$; $gl=21$; $p<0,0001$ respectivamente).

Tabela XXIV: Resultado do pós-teste (Tukey-Kramer) da ANOVA unifatorial entre as taxas de recrutamento nos onze meses consecutivos de amostragem na Ilha dos Porcos (IP).

P	Abr06	Ago06	Dez05	Fev06	Jan06	Julh06	Jun06	Mai06	Març06	Nov05	Set06
Abr06	1,000										
Ago06	0,000	1,000									
Dez05	0,000	0,916	1,000								
Fex06	0,000	0,000	0,004	1,000							
Jan06	0,000	0,853	0,059	0,000	1,000						
Julh06	0,000	0,507	1,000	0,057	0,008	1,000					
Jun06	0,000	0,901	1,000	0,013	0,070	1,000	1,000				
Mai06	0,000	1,000	0,973	0,000	0,719	0,666	0,963	1,000			
Març06	0,001	0,584	0,021	0,000	1,000	0,003	0,026	0,430	1,000		
Nov05	0,906	0,000	0,000	0,000	0,026	0,000	0,000	0,000	0,171	1,000	
Set06	1,000	0,000	0,000	0,000	0,004	0,000	0,000	0,000	0,029	0,988	1,000

F	Abr06	Ago06	Dez05	Fev06	Jan06	Julh06	Jun06	Mai06	Març06	Nov05	Set06
Abr06	0,000										
Ago06	0,419	0,000									
Dez05	0,513	0,094	0,000								
Fex06	0,771	0,352	0,258	0,000							
Jan06	0,315	-0,104	-0,198	-0,456	0,000						
Julh06	0,561	0,142	0,048	-0,210	0,246	0,000					
Jun06	0,521	0,102	0,008	-0,249	0,206	-0,040	0,000				
Mai06	0,434	0,015	-0,079	-0,337	0,119	-0,127	-0,087	0,000			
Març06	0,280	-0,139	-0,233	-0,491	-0,035	-0,281	-0,241	-0,154	0,000		
Nov05	0,094	-0,325	-0,419	-0,677	-0,222	-0,467	-0,428	-0,340	-0,186	0,000	
Set06	0,008	-0,411	-0,505	-0,762	-0,307	-0,553	-0,513	-0,426	-0,272	-0,085	0,000

Os resultados dos pós-testes das ANOVAs unifatoriais com os locais como fator independente, realizadas separadamente para cada mês, mostram um padrão geral entre os locais. As taxas de recrutamento nos locais do embaçamento interno (**QM**, **PD**, **IP**) foram significativamente maiores que as dos locais do embaçamento externo (**SCI** e **SCE**) (Tabelas XXV a XXXI), exceto em Março 2006 (verão), quando as taxas de recrutamento em **IP** e **SCI** não diferiram significativamente entre si (Tabela XXXII; Figura 40). As taxas de recrutamento no **QM** foram significativamente maiores que as dos demais locais todos os meses de verão e em um dos meses de inverno (Julho 2006) (Tabelas XXVII a XXXIV; Figura 43). Em quase todos os meses, as taxas de recrutamento em **PD** e **IP** não diferiram significativamente exceto no mês de Agosto 2006 (Inverno) (Tabelas XXVII a XXXIV; Figura 43). O mesmo padrão foi observado para **SCE** e **SCI** diferindo significativamente nos meses de agosto 2005, setembro 2005 (inverno) e março de 2006 (verão) (o mês de agosto de 2006 não foi testado por ausência de dados em **SCE**; Tabelas XXVII a XXXIV; Figura 43).

Os pós-testes das ANOVAs unifatoriais com os períodos como fator independente, realizadas separadamente para cada local, sugerem que em geral os locais apresentam uma sincronia no recrutamento. Pode-se observar que nos meses de verão de 2006 (janeiro, fevereiro e março) todos os locais do embaçamento interno (**QM**, **PD**, **IP**) apresentaram um aumento significativo nas taxas de recrutamento de Janeiro para Fevereiro e uma diminuição significativa de fevereiro para março, correspondendo ao primeiro pico de recrutamento do ano (Tabelas XXXIII a XXXV; Figuras 42 e 43). Apesar dos locais do embaçamento externo (**SCI** e **SCE**) apresentarem uma tendência similar aos locais do embaçamento interno (Figura 42), só foram encontradas diferenças significativas entre os meses de janeiro e fevereiro de 2006 no **SCI** (Tabelas XXXVI e XXXVII). Nos meses de inverno de 2006 (julho e agosto) pode se observar padrão

similar, tanto nos locais do embaçamento interno (**QM**, **PD**, **IP**) quanto no **SCI** (embaçamento externo) com uma diminuição significativa das taxas de recrutamento de Junho para Agosto correspondendo ao meio e final do segundo pico anual de recrutamento (Tabelas XXXIII a XXXVI; Figura 43. **SCE** não foi testado por ausência de dados em agosto 2006). Entretanto, a comparação entre os meses de inverno (julho e agosto) dos anos de 2005 e 2006 mostra diferenças significativas nas taxas de recrutamento entre anos para **IP** e **SCI**. Nestes dois locais, as taxas de recrutamento nos meses de julho e agosto de 2005 não diferiram significativamente, como ocorreu no ano seguinte (2006), sugerindo a ocorrência de variação inter-anual (Tabelas XXXV e XXXVI; Figura 43).

Tabela XXV: Resultados do pós-teste de Tukey-Kramer da ANOVA unifatorial entre as taxas de recrutamento dos cinco locais; Ilha dos Porcos (**IP**); Ponta D'água (**PD**); Quebra-mar (**QM**); Saco do Cherne Externo (**SCE**); Saco do Cherne Interno (**SCI**) no período de março de 2005; (F=86,673; gl=4; p<0,0001).

P	IP	PD	QM	SCE	SCI
IP	1,000				
PD	0,143	1,000			
QM	0,000	0,000	1,000		
SCE	0,001	0,000	0,000	1,000	
SCI	0,071	0,001	0,000	0,990	1,000

F	IP	PD	QM	SCE	SCI
IP	0,000				
PD	0,098	0,000			
QM	0,557	0,460	0,000		
SCE	0,166	0,264	0,723	0,000	
SCI	0,142	0,239	0,699	0,024	0,000

Tabela XXVI: Resultados do pós-teste de Tukey-Kramer da ANOVA unifatorial entre as taxas de recrutamento dos cinco locais; Ilha dos Porcos (**IP**); Ponta D'água (**PD**); Quebra-mar (**QM**); Saco do Cherne Externo (**SCE**); Saco do Cherne Interno (**SCI**) no período de agosto de 2005; (F=126,029; gl=4; p<0,0001).

P	IP	PD	QM	SCE	SCI
IP	1,000				
PD	0,058	1,000			
QM	0,913	0,005	1,000		
SCE	0,000	0,000	0,000	1,000	
SCI	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000

F	IP	PD	QM	SCE	SCI
IP	0,000				
PD	0,162	0,000			
QM	0,046	0,208	0,000		
SCE	0,737	0,575	0,783	0,000	
SCI	1,053	0,892	1,099	0,316	0,000

Tabela XXVII: Resultados do pós-teste de Tukey-Kramer da ANOVA unifatorial entre as taxas de recrutamento dos cinco locais; Ilha dos Porcos (**IP**); Ponta D'água (**PD**); Quebra-mar (**QM**); Saco do Cherne Externo (**SCE**); Saco do Cherne Interno (**SCI**) no período de setembro de 2005; (F=132,023; gl=4; p<0,0001).

P	IP	PD	QM	SCI
IP	1,000			
PD	0,746	1,000		
QM	0,303	0,039	1,000	
SCI	0,000	0,000	0,000	1,000

F	IP	PD	QM	SCI
IP	0,000			
PD	0,069	0,000		
QM	0,118	0,187	0,000	
SCI	1,116	1,185	0,998	0,000

Tabela XXVIII: Resultados do pós-teste de Tukey-Kramer da ANOVA unifatorial entre as taxas de recrutamento dos cinco locais; Ilha dos Porcos (**IP**); Ponta D'água (**PD**); Quebra-mar (**QM**); Saco do Cherne Externo (**SCE**); Saco do Cherne Interno (**SCI**) no período de janeiro de 2006; (F=68,194; gl=4; p<0,0001).

P	IP	PD	QM	SCE	SCI
IP	1,000				
PD	0,452	1,000			
QM	0,000	0,000	1,000		
SCE	0,000	0,000	0,000	1,000	
SCI	0,000	0,000	0,000	1,000	1,000

F	IP	PD	QM	SCE	SCI
IP	0,000				
PD	0,116	0,000			
QM	0,596	0,480	0,000		
SCE	0,397	0,513	0,993	0,000	
SCI	0,387	0,503	0,983	0,010	0,000

Tabela XXIX: Resultados do pós-teste de Tukey-Kramer da ANOVA unifatorial entre as taxas de recrutamento dos cinco locais; Ilha dos Porcos (**IP**); Ponta D'água (**PD**); Quebra-mar (**QM**); Saco do Cherne Externo (**SCE**); Saco do Cherne Interno (**SCI**) no período de fevereiro de 2006; (F=99,421; gl=4; p<0,0001).

P	IP	PD	QM	SCE	SCI
IP	1,000				
PD	0,995	1,000			
QM	0,000	0,000	1,000		
SCE	0,000	0,000	0,000	1,000	
SCI	0,000	0,000	0,000	0,116	1,000

F	IP	PD	QM	SCE	SCI
IP	0,000				
PD	0,026	0,000			
QM	0,561	0,587	0,000		
SCE	0,671	0,645	1,232	0,000	
SCI	0,487	0,461	1,048	0,184	0,000

Tabela XXX: Resultados do pós-teste de Games-Howell da Welch ANOVA entre as taxas de recrutamento dos cinco locais; Ilha dos Porcos (**IP**); Ponta D'água (**PD**); Quebra-mar (**QM**); Saco do Cherne Externo (**SCE**); Saco do Cherne Interno (**SCI**) no período de julho de 2006; (F=64.358; gl=4; p<0,0001).

P	IP	PD	QM	SCE	SCI
IP	1,000				
PD	0,8290	1,000			
QM	0,0001	0,0001	1,000		
SCE	0,0560	0,0670	0,019	1,000	
SCI	0,0001	0,0001	0,0001	0,892	1,000

F	IP	PD	QM	SCE	SCI
IP	0,00000				
PD	0,04597	0,00000			
QM	0,33640	0,38237	0,00000		
SCE	0,76031	0,71434	1,09671	0,00000	
SCI	0,61885	0,57288	0,95525	0,14146	0,00000

Tabela XXXI: Resultados do pós-teste de Tukey-Kramer da ANOVA unifatorial entre as taxas de recrutamento dos cinco locais; Ilha dos Porcos (**IP**); Ponta D'água (**PD**); Quebra-mar (**QM**); Saco do Cherne Externo (**SCE**); Saco do Cherne Interno (**SCI**) no período de agosto de 2006; (F=159,742; gl=4; p<0,0001).

P	IP	PD	QM	SCI
IP	1,000			
PD	0,000	1,000		
QM	0,263	0,000	1,000	
SCI	0,000	0,000	0,000	1,000

F	IP	PD	QM	SCI
IP	0,000			
PD	0,293	0,000		
QM	0,103	0,395	0,000	
SCI	1,004	0,712	1,107	0,000

Tabela XXXII: Resultados do pós-teste de Tukey-Kramer da ANOVA unifatorial entre as taxas de recrutamento dos cinco locais; Ilha dos Porcos (**IP**); Ponta D'água (**PD**); Quebra-mar (**QM**); Saco do Cherne Externo (**SCE**); Saco do Cherne Interno (**SCI**) no período de março de 2006; ($F=40,614$; $gl=4$; $p<0,0001$).

P	IP	PD	QM	SCI
IP	1,000			
PD	0,208	1,000		
QM	0,000	0,000	1,000	
SCI	0,063	0,000	0,000	1,000

F	IP	PD	QM	SCI
IP	0,000			
PD	0,224	0,000		
QM	0,689	0,465	0,000	
SCI	0,306	0,530	0,995	0,000

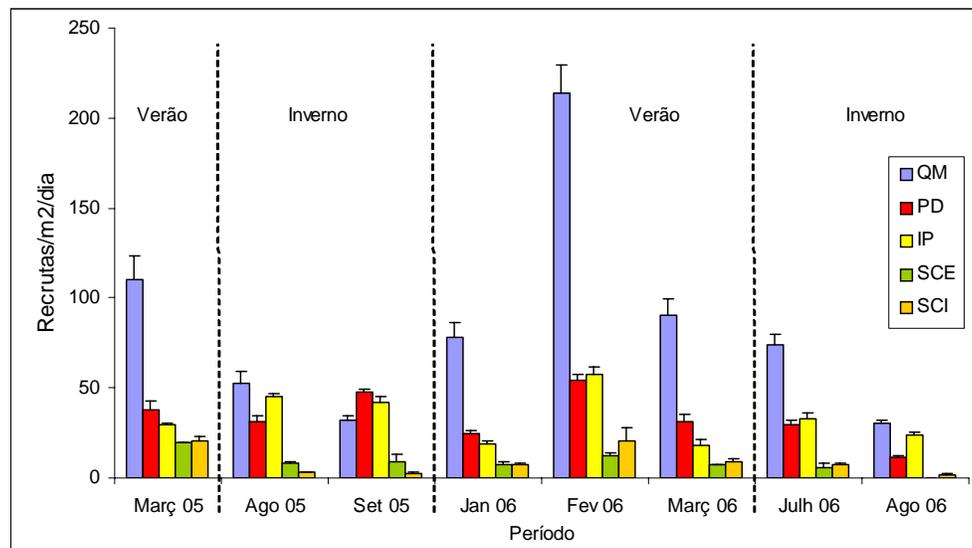


Figura 43: Taxas de recrutamento obtidas nos meses de verão e inverno amostrados nos cinco locais (+EP); (**QM**) Quebra-mar; (**PD**) Ponta D'água; (**IP**) Ilha dos Porcos; (**SCE**) Saco do Cherne Externo (**SCE**); (**SCI**) Saco do Cherne Interno.

Tabela XXXIII: Resultados do pós-teste de Tukey-Kramer da ANOVA unifatorial entre as taxas de recrutamento no Quebra-mar (QM) nos oito meses amostrados (inverno e verão) em 2005 e 2006; (F=52,541; gl=7; p<0,0001).

P	Julh06	Ago06	Ago05	Set05	Jan06	Fev06	Març06	Març05
Julh06	1,000							
Ago06	0,000	1,000						
Ago05	0,078	0,002	1,000					
Set05	0,000	1,000	0,005	1,000				
Jan06	1,000	0,000	0,048	0,000	1,000			
Fev06	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000		
Març06	0,778	0,000	0,001	0,000	0,910	0,000	1,000	
Març05	0,099	0,000	0,000	0,000	0,183	0,000	0,842	1,000

F	Julh06	Ago06	Ago05	Set05	Jan06	Fev06	Març06	Març05
Julh06	0,000							
Ago06	-0,376	0,000						
Ago05	-0,154	0,222	0,000					
Set05	-0,365	0,011	-0,211	0,000				
Jan06	0,014	0,390	0,168	0,379	0,000			
Fev06	0,459	0,834	0,613	0,823	0,445	0,000		
Març06	0,083	0,459	0,237	0,448	0,069	-0,376	0,000	
Març05	0,173	0,549	0,327	0,537	0,159	-0,286	0,090	0,000

Tabela XXXIV: Resultados do pós-teste de Tukey-Kramer da ANOVA unifatorial entre as taxas de recrutamento em Ponta D'água (PD) nos oito meses amostrados (inverno e verão) em 2005 e 2006; (F=34,287; gl=7; p<0,0001).

P	Ago05	Set05	Julh06	Ago06	Març05	Jan06	Fev06	Març06
Ago05	1,000							
Set05	0,009	1,000						
Julh06	1,000	0,001	1,000					
Ago06	0,000	0,000	0,000	1,000				
Març05	0,863	0,453	0,598	0,000	1,000			
Jan06	0,378	0,000	0,585	0,000	0,022	1,000		
Fev06	0,000	0,969	0,000	0,000	0,077	0,000	1,000	
Març06	1,000	0,007	1,000	0,000	0,729	0,736	0,000	1,000

F	Ago05	Set05	Julh06	Ago06	Març05	Jan06	Fev06	Març06
Ago05	0,000							
Set05	0,185	0,000						
Julh06	0,021	0,205	0,000					
Ago06	0,409	0,594	0,389	0,000				
Març05	0,075	0,109	0,096	0,484	0,000			
Jan06	0,104	0,289	0,084	0,305	0,180	0,000		
Fev06	0,233	0,049	0,254	0,642	0,158	0,338	0,000	
Març06	0,020	0,205	0,001	0,389	0,095	0,084	0,253	0,000

Tabela XXXV: Resultados do pós-teste de Tukey-Kramer da ANOVA unifatorial entre as taxas de recrutamento em Ilha dos Porcos (**IP**) nos oito meses amostrados (inverno e verão) em 2005 e 2006; (F=29,099; gl=7; p<0,0001).

P	Ago05	Set05	Julh06	Ago06	Jan06	Fev06	Març06	Març05
Ago05	1,000							
Set05	0,971	1,000						
Julh06	0,073	0,463	1,000					
Ago06	0,000	0,000	0,041	1,000				
Jan06	0,000	0,000	0,000	0,254	1,000			
Fev06	0,399	0,038	0,000	0,000	0,000	1,000		
Març06	0,000	0,000	0,000	0,333	1,000	0,000	1,000	
Març05	0,004	0,051	0,957	0,411	0,001	0,000	0,005	1,000

F	Ago05	Set05	Julh06	Ago06	Jan06	Fev06	Març06	Març05
Ago05	0,000							
Set05	0,046	0,000						
Julh06	0,136	0,090	0,000					
Ago06	0,278	0,232	0,142	0,000				
Jan06	0,382	0,336	0,246	0,104	0,000			
Fev06	0,098	0,144	0,234	0,376	0,480	0,000		
Març06	0,405	0,359	0,269	0,127	0,023	0,503	0,000	
Març05	0,184	0,138	0,048	0,094	0,198	0,282	0,221	0,000

Tabela XXXVI: Resultados do pós-teste de Tukey-Kramer da ANOVA unifatorial entre as taxas de recrutamento em Saco do Cherno Interno (**SCI**) nos oito meses amostrados (inverno e verão) em 2005 e 2006; (F=22,368; gl=7; p<0,0001).

P	Ago05	Set05	Julh06	Ago06	Març05	Jan06	Fev06	Març06
Ago05	1,000							
Set05	0,950	1,000						
Julh06	0,064	0,001	1,000					
Ago06	0,286	0,859	0,000	1,000				
Març05	0,000	0,000	0,022	0,000	1,000			
Jan06	0,091	0,001	1,000	0,000	0,016	1,000		
Fev06	0,000	0,000	0,006	0,000	1,000	0,004	1,000	
Març06	0,066	0,002	1,000	0,000	0,104	0,999	0,078	1,000

F	Ago05	Set05	Julh06	Ago06	Març05	Jan06	Fev06	Març06
Ago05	0,000							
Set05	0,109	0,000						
Julh06	0,298	0,407	0,000					
Ago06	0,229	0,121	0,528	0,000				
Març05	0,727	0,836	0,429	0,957	0,000			
Jan06	0,284	0,393	0,014	0,513	0,443	0,000		
Fev06	0,664	0,773	0,366	0,893	0,063	0,380	0,000	
Març06	0,342	0,450	0,043	0,571	0,386	0,058	0,322	0,000

Tabela XXXVII: Resultados do pós-teste de Tukey-Kramer da ANOVA unifatorial entre as taxas de recrutamento em Saco do Cherne Externo (SCE) nos oito meses amostrados (inverno e verão) em 2005 e 2006; (F=5,473; gl=7; p<0,001).

P	Ago05	Julh06	Març05	Jan06	Fev06
Ago05	1,000				
Julh06	0,852	1,000			
Març05	0,012	0,001	1,000		
Jan06	1,000	0,945	0,001	1,000	
Fev06	0,696	0,119	0,264	0,322	1,000

F	Ago05	Julh06	Març05	Jan06	Fev06
Ago05	0,000				
Julh06	0,160	0,000			
Març05	0,387	0,546	0,000		
Jan06	0,042	0,118	0,429	0,000	
Fev06	0,164	0,323	0,223	0,206	0,000

6. DISCUSSÃO

6.1 Padrão de distribuição local do briozoário *Schizoporella errata* na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil.

Em Arraial do Cabo, a distribuição e estrutura populacional do briozoário *Schizoporella errata* parece ser bastante dependente da combinação de fatores físicos e biológicos. Fatores físicos como o hidrodinamismo, a profundidade e a morfologia do substrato e fatores biológicos, como a composição da comunidade influenciada pela competição por espaço e a predação parecem determinantes do padrão espacial (entre locais) e batimétrico da distribuição deste organismo. O mecanismo de ação destes fatores parece ser dependente não apenas de sua intensidade, mas também, da sua composição (GUICHARD & BOURGET 1998, NANDAKUMAR 1995). De forma geral, as populações de *S. errata* mostraram diferenças significativas na sua estruturação populacional entre os locais estudados variando quanto à densidade, tamanho das colônias e sua distribuição batimétrica. Variações desta categoria parecem ocorrer também no restante das comunidades de organismos bentônicos nos locais estudados. Também foi observada uma predileção das colônias por substratos verticais o que pode influenciar o seu padrão de distribuição local.

6.1.1 Caracterização das populações de *Schizoporella errata* quanto à distribuição local

O briozoário *Schizoporella errata*, como muitos outros organismos bentônicos sésseis, apresenta uma estratégia de vida oportunista caracterizando-se como espécie pioneira (KOCAK & ZAMBONI, 1999). Este organismo é capaz de dominar substratos disponíveis com rapidez e possui razoável habilidade para manter-los (SUTHERLAND & KARLSON, 1977; 1973). Entretanto, *S. errata* apresenta pouca habilidade de colonização em substratos já dominados por outros organismos devido a sua baixa habilidade competitiva no estágio larvar (SUTHERLAND 1978). Levando em consideração estas características da estratégia de vida deste briozoário, e os resultados encontrados sobre sua distribuição e características populacionais, é possível inferir a respeito dos mecanismos que determinam seu padrão de distribuição e estrutura de suas populações nos locais estudados.

No QM, foram encontradas as maiores coberturas e frequências de colônias dos cinco locais amostrados. Este local parece favorecer a maior representatividade de *S. errata*, pois apresenta a comunidade menos diversa, dominada basicamente por tufo de alga, além do grande percentual de substrato disponível que contribui para o rápido assentamento de espécies oportunistas de crescimento rápido (LILLEY & SCHIEL, 2006; SMITH & WITMAN, 1999). Assim, a disponibilidade de substrato (SUTHERLAND & KARLSON, 1977) além da ausência de competidores potenciais (CONNELL *et al.*, 2004) pode estar favorecendo *S. errata* neste local. Já foi observado que corais, bivalves, ascideas e briozoários podem apresentar um maior recrutamento onde a abundância e diversidade de espécies é menor e onde há maior disponibilidade de substrato (MUKO *et al.*, 2001a; 2001b; STACHOWICZ *et al.*, 2002;

SUTHERLAND & KARLSON, 1977) o que também foi observado para cirripédios no mesolitoral (MINCHINTON & SCHEIBLING, 1993)

O domínio do substrato por tufo de algas, pode estar conferindo a *S. errata*, uma vantagem competitiva. Os tufo de algas apresentam estratégia de vida similar a de *S. errata* com grande habilidade para dominar rapidamente substratos disponíveis mas sem grande habilidade para excluir espécies de substratos já dominados (CARPENTER, 1986). Sua estratégia para manter os substratos conquistados se resume basicamente ao rápido crescimento, possuindo poucos mecanismos químicos para competição (DUFFY & HAY, 1990). São desconhecidas as pressões negativas sofridas por *S. errata* mas, o mesmo não se aplica aos tufo de alga. A pressão da herbivoria sobre os tufo de alga associada a grande complexidade do substrato no **QM** pode estar favorecendo a maior cobertura e densidade deste briozoário assim como observado para outros organismos clonais, como corais (EDMUNDS & CARPENTER, 2001; SAMMARCO, 1982; 1985). Como observado durante as amostragens realizadas, o **QM** apresentou uma das maiores densidades de *E. lucunter* sendo também a única localidade onde foi registrada a ocorrência do equinodermo *Diadema antillarum* (ver item 6.1.4). Um reflexo da pressão da herbivoria sobre as algas é o relativamente elevado percentual de substrato disponível no infralitoral do **QM**. Normalmente, no infralitoral é raro ocorrer grandes percentuais de substrato disponível (Jackson, 1977) e suas causas estão possivelmente associadas à instabilidade e perturbações no ambiente além de pressões biológicas como a predação (CONNELL *et al.*, 2004; EDMUNDS & CARPENTER, 2001).

Além dos equinodermos *E. lucunter* e *D. antillarum*, a pressão por herbivoria da ictiofauna pode ser bastante representativa e um determinante da comunidade de algas nesta região (FERREIRA *et al.*, 1998). Entretanto CARPENTER (1986), estudando o efeito da herbivoria na comunidade de algas em recifes de coral nas Ilhas Virgens,

verificou que *Diadema antillarum* apresentou uma intensidade de herbivoria superior à de peixes e microherbívoros. Com relação a área de realização do presente estudo, a ausência de dados sobre a razão entre a pressão de herbivoria exercida pela ictiofauna e pelos ouriços na região de estudo impede a avaliação dos efeitos de cada um destes grupos na comunidade algácea.

É possível que a ictiofauna e os equinodermos herbívoros (*E. lucunter* e *D. antillarum*) favoreçam *S. errata* controlando a população de tufo de alga e disponibilizando substrato para este briozoário como observado por outros autores em comunidades coralíneas (EDMUNDS & CARPENTER, 2001; SAMMARCO, 1982; 1985; ver item 6.2). Não há uma explicação clara para a dominância dos tufo de algas no **QM** mas é possível que nesta condição de grande pressão por herbivoria apenas espécies de assentamento e crescimento rápido como os tufo de algas e *S. errata* consigam se estabelecer. Entretanto, como será discutido mais adiante, outros fatores como o aporte larvar e o padrão de circulação local (item 6.3) além das características topográficas do substrato (discutido adiante) também possam estar favorecendo as populações de *S. errata* no **QM**. Em contraponto ao observado no **QM**, em **SCI** foi encontrada a menor representatividade de *S. errata* apesar do grande percentual de substrato disponível, equiparável ao encontrado em **QM**, e da expressiva densidade de *E. lucunter*, corroborando a idéia que outros fatores podem estar atuando para o padrão de distribuição observado.

A menor representatividade de *S. errata* no **SCI** pode ser resultante da combinação das características hidrodinâmicas e do substrato. No **SCI**, encontramos o extremo da ação hidrodinâmica entre os locais estudados (assim como em **SCE**) associado a um substrato formado em grande parte por rochas de pequeno tamanho e bolsões de sedimentos. Este tipo de substrato pode tornar-se altamente instável neste regime de

forte hidrodinamismo, sendo comum a movimentação e a rolagem das pedras assim como o “transporte” dos bolsões de sedimento em momentos de condição hidrodinâmica extrema (como por exemplo durante uma ressaca, ENC observação pessoal; BARNES *et al.*, 1996). Desta forma, este local apresenta um substrato muito instável caracterizado pelo maior percentual de substrato livre. Durante a realização dos experimentos manipulativos e coleta de dados foi comum observar as estruturas dos experimentos (blocos de concreto para fixação de bóias) fora da posição originalmente colocados tanto no **SCI** quanto no **SCE**. Provavelmente estas estruturas foram deslocadas de sua posição original pela ação de ondas. Entretanto, a morfologia do substrato no **SCE**, formado por um grande paredão rochoso, assegura a estabilidade do substrato, não ocorrendo mudanças ou rearranjos que podem causar soterramentos de porções do substrato pela movimentação de bolsões de sedimento ou rolagem de pedras como observado no **SCI**. Portanto, esta instabilidade do substrato associada ao hidrodinamismo no **SCI** pode ser um dos grandes responsáveis pela baixa representatividade de *S. errata*. A instabilidade do substrato, composto por pequenas pedras capazes de serem movimentadas pelo hidrodinamismo, já foi estudado e apontado como um fator que pode diminuir a população de macroalgas (SMITH *et al.*, 2004) e também causar alterações em comunidade de esponjas (BELL & BARNES, 2003b) em regiões temperadas. Entretanto, outros fatores podem estar contribuindo para a manutenção da população de *S. errata* em níveis baixos no **SCI** como um baixo aporte larvar (ver item 6.3).

Diferente do observado em **SCI**, o **SCE** apresentou uma cobertura de *S. errata* mais representativa equiparadas às encontradas em **IP** e **PD**, entretanto, a estrutura das populações foi diferenciada. Em geral, no **SCE** encontramos uma menor frequência de colônias porém, com tamanho médio significativamente maior que os encontrados em

IP e **PD**, o que sugere que neste local há condições mais favoráveis para o crescimento e/ou longevidade dos organismos coloniais, como a estabilidade do substrato (JACKSON, 1977). A grande cobertura de *M. alcicornis* encontrada, além do maior índice de diversidade (o maior dos cinco locais) em **SCE** corroboram esta idéia. O forte hidrodinamismo encontrado em **SCE**, também pode estar favorecendo o crescimento e longevidade das colônias de *S. errata* pelo maior aporte de alimento para os organismos filtradores como briozoários (BEST & THORPE, 1986), corais (*Agaricia tenuifolia*, SEBENS *et al.*, 2003; *Corallium rubrum*, TSOUNIS *et al.*, 2006), bivalves (*Mytilus edulis*; LEICHTER & WITMAN, 1997) e esponjas (*Halichondria panicea*; LEICHTER & WITMAN, 1997) muito representativos nesse local. Outro aspecto importante que pode estar contribuindo para a estabilidade do ambiente em **SCE** é grande diversidade de organismos encontrada. Os ambientes com maior diversidade de organismos tendem a ser biologicamente mais estáveis, dificultando a invasão por espécies “alienígenas” e facilitando o equilíbrio competitivo entre as espécies (BRITTON-SIMMONS, 2006; revisado por STACHOWICZ *et al.*, 2007; ZHANG & ZHANG, 2006). Em muitos casos, o climax da diversidade em uma comunidade marinha pode ser encontrado em níveis intermediários de distúrbio (LENZ *et al.*, 2004). Isto poderia justificar o grande tamanho das colônias e a ausência de colônias de pequeno tamanho (“juvenis”) pelo baixo percentual de substrato disponível e pela pouca habilidade competitiva das larvas de *S. errata*. Entretanto outros fatores podem estar contribuindo com a baixa representatividade dos juvenis como um baixo aporte larvar como será discutido mais adiante (item 6.3)

Como já foi mencionado, *S. errata* apresenta uma estruturação populacional diferenciada entre os locais estudados. Observando o histograma com a distribuição das frequências relativas das classes de tamanho das colônias, observamos que nas

populações dos locais da face interna do cabo (**QM**, **PD** e **IP**) a distribuição relativa das classes de tamanho parece resultado de um padrão de mortalidade Tipo III, descrito por DEEVEY (1947), com uma diminuição da mortalidade em função da idade (aumento de tamanho). Isto ocorre porque nos invertebrados sésseis coloniais as taxas de mortalidade tendem a diminuir com o aumento da colônia (HUGHES *et al.*, 2000). Assim, a classe de tamanho mais representativa em cada um destes locais (**QM**, **PD**, **IP**) é o das colônias juvenis. Este padrão sugere que nestes três locais ocorrem eventos de recrutamento contínuos ou em intervalos regulares e relativamente curtos de tempo como será discutido mais adiante (item 6.3). Já nos dois locais da face externa do cabo, observa-se uma baixa representatividade de colônia de pequeno tamanho (**SCE**) ou da própria espécie (**SCI**) resultado das baixas taxas de recrutamento observadas nestes locais (ver item 5.3.3). O hidrodinamismo pode ter um papel chave na estruturarão das populações na face externa do cabo. Sabe-se que em organismos coloniais o tamanho da colônia é de fundamental importância para sua sobrevivência em condições ambientais extremas e de distúrbio, o que já foi bem estudado para os corais (BABCOCK, 1991; FONG, & GLYNN, 1998; HUGHES & JACKSON, 1980; 1985; MEESTERS *et al.*, 2001), a relação entre o tamanho das colônias e sua mortalidade já foi demonstrada para corais foliares (HUGHES & JACKSON, 1985), que apresentam uma morfologia colonial paralela à de *S. errata*. De forma geral, quanto maior o tamanho da colônia maior sua resistência à remoção do substrato ou fragmentação, recuperando-se mais rapidamente de danos sofridos após eventos extremos (HUGHES & JACKSON, 1985). Acredito que esta regra se aplique a *S. errata*, uma vez que não é difícil fragmentar ou mesmo deslocar do substrato colônias inteiras quando pequenas. Entretanto colônias maiores são mais difíceis de serem removidas inteiramente ocorrendo geralmente sua fragmentação e remoção parcial (ENC, observação pessoal). Desta forma, em ambientes

mais calmos a sobrevivência dos juvenis seria favorecida. Como já foi discutido, as informações na literatura sobre o padrão de distribuição da espécie a classificam como característica de locais calmos como enseadas e baías (BOOKHEIM & BERRY, 1999; EDREDGE & SMITH, 2001), corroborando ainda mais esta idéia.

O índice de agregação de Payandeh (P) é uma forma simples de se avaliar o padrão de distribuição dos organismos no substrato (agregado, aleatório ou uniforme), em uma determinada escala de área. Entretanto, esta metodologia apresenta como fator limitante a forte tendência de variar em função da densidade (dependência; MEIRE *et al.*, 1989). Assim, os resultados obtidos quanto ao padrão agregado de distribuição das colônias deve ser considerado com ressalvas, mas algumas interpretações seguras podem ser feitas. Os resultados mostraram que as colônias se distribuem em agregados em todos os locais amostrados na escala de 1m^2 , sendo esta a escala com os maiores valores de P e conseqüentemente mais ajustada à escala dos agregados no ambiente. Este padrão de agregação poder ser resultado de um assentamento coespecífico ou seletividade do substrato como observado em outras espécies de briozoários (KEOUGH, 1984; MARIANI, 2003) e em outras espécies de invertebrados coloniais sésseis como corais (GOREAU *et al.*, 1981) esponjas (URIZ *et al.*, 1998) e ascídias (HURLBUT, 1991a) e também em organismos solitários como poliquetos sésseis (PAWLIK & CHIA, 1991; TOONEN & PAWLIK, 2001). Este padrão é normalmente observado em espécies que, assim como *S. errata*, apresentam uma vida planctônica curta (HURLBUT, 1991b; KEOUGH, 1989). O assentamento coespecífico apresenta como vantagens a maior probabilidade do substrato escolhido para o assentamento ser favorável para a sobrevivência da espécie (BUSS, 1981; 1990; HUGHES & JACKSON, 1985; JACKSON, 1977) gerando também uma diminuição da competição interespecífica (BUSS, 1981). Entretanto, outros fatores podem provocar este padrão agregado de

distribuição como o assentamento seletivo e a mortalidade pós assentamento (ver item 6.3) podendo resultar no padrão de distribuição observado.

No **QM** encontramos os maiores índices de agregação, inclusive na escala de 0,25m² enquanto que no **SCE** encontramos os menores valores. Já foi comentada acima a possibilidade de dependência entre o tamanho das populações e o índice de agregação utilizado, mas apesar do **QM**, **PD** e **IP** não apresentaram densidades de colônias significativamente diferentes os índices de agregação em **QM** são bem superiores aos encontrados nos outros dois locais (**PD**, **IP**), coincidindo com as variações na complexidade topográfica. Assim podemos supor que a maior complexidade do substrato no **QM** está contribuindo para uma maior agregação das colônias como observado por ZILBERBERG & EDMUNDS (2001) para o coral recifal *Agaricia* sp., enquanto que no **SCE** o oposto parece ocorrer. Entretanto, no **SCE** outros fatores também podem estar influenciando o valor do índice de agregação como o tamanho das colônias, e o tamanho da unidade amostral de área utilizada (ELLIOTT, 1977). Como será discutido mais adiante, outros fatores como a presença de herbívoros também pode estar contribuindo para os padrões de agregação observados (ver item 6.2)

6.1.2 Caracterização das populações de Schizoporella errata quanto à distribuição batimétrica

Já foi discutido como o hidrodinamismo pode afetar as densidades populacionais de *S. errata* entre os locais (item 6.1.1). Além de afetar a densidade, o hidrodinamismo parece explicar também a variação na distribuição batimétrica, deste briozoário, na região de estudo uma vez que, as maiores densidades e percentuais de cobertura de *S. errata* ocorreram em maiores profundidades nos locais de hidrodinamismo mais intenso. Na **IP**, o local de menor hidrodinamismo, a maior densidade e percentual de

cobertura ocorreu aos 4m de profundidade. Já no **QM** e em **PD**, locais com hidrodinamismo intermediário, a maior densidade e percentual de cobertura ocorreram aos 6m, enquanto que no **SCE**, local de intenso hidrodinamismo, a profundidade de maior densidade e cobertura foi aos 8m. Assim, apesar do hidrodinamismo entre esses locais e profundidades não terem sido diretamente quantificados, a ocorrência da zonação diferenciada de *S.errata* entre os locais parece ser explicada pelo deslocamento da zona batimétrica de ocorrência por ação hidrodinâmica (VAN DEN HOEK *et al.*, 1978). Desta forma pode-se concluir que o hidrodinamismo parece exercer um papel determinante na distribuição das colônias de *S. errata* entre os locais e também na sua batimetria manifestando-se na interação entre os fatores local e profundidade encontrados nas ANOVAs bifatorias realizadas. Porém, para inferir causa e efeito seriam necessárias mensurações diretas assim como experimentos manipulativos. O **SCI** que juntamente com o **SCE** apresentam forte hidrodinamismo, não acompanha este padrão. Entretanto, como já foi discutido anteriormente a provável instabilidade do substrato, juntamente com a baixa representatividade de *S. errata*, devido ao baixo recrutamento, podem estar inviabilizando a distinção deste padrão (ver item 6.1.1).

O limite superior de distribuição de *S. errata* segue o gradiente hidrodinâmico, seja pelo maior impacto das ondas nas partes mais rasas do costão, ou pelo maior potencial de exposição ao ar pela variação da linha d'água em função da frequência e amplitude das ondas. O papel do hidrodinamismo na definição da distribuição batimétrica de invertebrados marinhos e algas já abordado por diversos autores (COOPS & VAN DER VELDE, 1996; SIDDON & WITMAN, 2003; TEWFIK *et al.*, 2007; TUYA *et al.*, 2007) sendo descrito por RYLAND (1970) como um forte determinante do limite superior de distribuição para os briozoários. Porém, com relação ao limite inferior de distribuição não há uma explicação muito clara. Independente do local (**QM**, **PD**, **IP**), a

faixa de profundidade seguinte a de maior representatividade de *S. errata* observa-se o aumento de dominância de um ou mais táxons. Estes organismos podem estar competindo com *S. errata* por recursos como espaço. No **QM** e em **PD**, na faixa de 8m, as macroalgas (na maioria *Sargassum* sp.) tornam-se sensivelmente mais representativas no verão, enquanto que em **IP** há uma grande representatividade de *M. alcicornis* em toda as profundidades exceto aos 4m onde *S. errata* ocorre com maior representatividade. Espécies do gênero *Sargassum* já foram descritas como poderosas competidora por espaço e luz (ex. *Sargassum muticum*; HARRIES *et al.*, 2007; SANCHEZ *et al.*, 2005) e já foi demonstrado que a habilidade competitiva do gênero pode determinar a estrutura da comunidade bentônica (algácea e de invertebrados) em algumas localidades na Coréia do Sul (YOO, 2003) e em comunidades recifais da Jamaica (RIVER & EDMUNDS, 2001). Por outro lado *M. alcicornis* também é um grande competidor por espaço sendo capaz de sobrecrecimento em organismos coloniais com reconhecida defesa química como gorgônias (WAHLE, 1980), sendo assim poderiam ser competidores a altura de *S. errata* em **QM**, **PD**, **IP** determinando seu limite inferior de distribuição. Entretanto, o hidrodinamismo também pode determinar o limite inferior de distribuição pela menor circulação de água que está diretamente relacionada ao aporte alimentar (LEICHTER & WITMAN, 1997; SEBENS *et al.*, 2003; TSOUNIS *et al.*, 2006), mas dificilmente pode ser definido como o principal responsável pelo limite inferior de distribuição observado. Isto porque esta espécie de briozoário é característica de ambientes calmos (BOOKHEIM & BERRY, 1999; EDREDGE & SMITH, 2001) não aparentando ter restrições a sua ocorrência em tais ambientes.

É possível concluir que, dentre os fatores estudados, a combinação dos fatores físicos combinados (hidrodinamismo e morfologia do substrato), juntamente com a

composição das comunidades parecem ser os principais responsáveis pelas variações na representatividade de *S. errata* entre os locais estudados. Com relação à distribuição batimétrica, o hidrodinamismo parece ser o fator determinante do limite superior enquanto que fatores bióticos (predação e competição) podem ser os principais responsáveis pelo limite inferior como já foi visto para a região entremarés (CONNELL, 1972).

6.1.3 Caracterização das populações de Schizoporella. errata quanto ao ângulo do substrato de ocorrência

Os resultados da mensuração das inclinações das colônias e do substrato demonstraram que as colônias de *Schizoporella errata*, se distribuem em substratos preferencialmente verticais. Os resultados obtidos nos testes de Watson das análises estatísticas circulares entre os ângulos do substrato disponível, e o os ângulos de ocorrência de *S. errata* mostram que não há uma relação direta entre a oferta de substrato e a ocorrência das colônias, em determinado ângulo, nos três locais estudados (**QM, PD, IP**). Apesar da nítida diferença topográfica entre os locais, não foram encontradas diferenças significativas na oferta de substratos em determinado ângulo. Entretanto, é possível observar que as variâncias angulares foram altas entre os locais causadas pela heterogeneidade espacial ou mesmo por um número amostral reduzido. Assim, é possível que o resultado do teste de Watson não tenha sido significativo devido a esta alta variação incorrendo em um erro tipo II devendo este resultado ser considerado com cautela. As diferenças significativas entre o ângulo preferencial de ocorrência das colônias entre os locais sugerem que outros fatores além da disponibilidade de substrato em determinado ângulo podem atuar na escolha do substrato. Uma diferença, entre os locais, com relação à sedimentação, densidade e

produtividade dos organismos fotossintetizante (comunidade algácea) pode afetar a utilização diferenciada dos substratos nos diferentes ângulos (DE KLUIJVER, 1991; GLASBY & CONNELL, 2001). Como será discutido mais adiante (item 6.3) esta distribuição preferencial nos substratos verticais parece relacionada com um comportamento seletivo da larva no momento do assentamento somada a uma maior mortalidade de assentados nos substratos horizontais.

6.1.4 Estrutura da comunidade de organismos bentônicos

A estrutura da comunidade de organismos bentônicos sésseis diferiu bastante entre os locais estudados tanto no que concerne a distribuição espacial quanto a batimétrica. Os resultados das análises multivariadas sugeriram que os diferentes grupos/táxons mostraram uma complexa relação entre si e com os parâmetros físicos analisados. Não foram observadas variações sazonais na representatividade da maioria dos organismos (Exceção: *Sargassum* sp.) o que sugere que não devem ocorrer grandes alterações temporais na estrutura das comunidades ao longo do ano na resolução taxonômica amostrada. Em um estudo sobre a variação sazonal da comunidade algácea da região de Arraial do Cabo, YONESHIGUE & VALENTIN (1988) observaram que a composição específica parece relativamente estável com variações na representatividade das espécies ao longo do ano. Assim, é possível que as variações na representatividade das espécies ocorram também nos invertebrados marinhos, entretanto não foram detectadas com a metodologia e resolução taxonômica utilizada, possivelmente devido à variabilidade entre os quadrados amostrados.

Na região de Arraial do Cabo, a ressurgência costeira, característica da região, atua de forma expressiva sobre a produtividade primária e a temperatura da água

(VALENTIN, 1974), causando alterações na comunidade de costão rochoso, principalmente na comunidade algácea dos locais de influência direta deste fenômeno (GUIMARAENS & COUTINHO, 1996; 2000; YONESHIGUE & VALENTIN, 1988). Entretanto, as variações sazonais na comunidade algácea já foram observadas na região como um todo, tanto em locais do embaiamento interno quanto externo, e existem registros na literatura de uma variação geográfica correlacionada com a influência da ressurgência para macroalgas na região (*Ulva* spp.; GUIMARAENS & COUTINHO, 2000). GUIMARAENS & COUTINHO (1996) observaram a ocorrência de variação sazonal na comunidade algácea da região contemplando diversas espécies (inclusive *Sargassum*) e atribuíram as variações observadas aos diferentes gradientes de temperatura e nutrientes associados ao fenômeno da ressurgência. Entretanto, estes mesmos autores ressaltam que o hidrodinamismo pode ter um importante papel nas variações observadas. A variação sazonal observada na cobertura da macroalga *Sargassum* sp., no presente trabalho, aponta para estas mudanças sazonais ocorrendo na comunidade algácea, corroborando os resultados encontrados por outros autores (GUIMARAENS & COUTINHO, 1996; YONESHIGUE & VALENTIN, 1988). No verão, as populações de *Sargassum* sp., tendem a apresentar percentuais de cobertura maiores devido às temperaturas mais baixas e a maior concentração de nutrientes presentes na água oriunda da ressurgência, o que propicia seu rápido desenvolvimento. Entretanto, sua influência nos demais componentes da comunidade de organismos bentônicos não foi estudada para a região podendo ser um competidor em potencial por substrato (ver item 6.1.2). A variação sazonal da temperatura superficial da água na face interna do cabo parece ser muito pequena quando comparada a da face externa da Ilha do Cabo Frio (Ricardo Coutinho*, comunicação pessoal). Isto sugere que a influência da ressurgência no embaiamento interno do cabo é pequena para as águas superficiais.

Porem, é possível que em outras profundidades a influencia da resurgência no embaiamento interno do cabo seja mais presente. Durante as amostragens realizadas foi freqüente a ocorrência de massas de água fria entre os 4 e 8 m de profundidade (observação pessoal), e diversos estudos mostram que o fenômeno de marés internas (PINEDA, 1991) e ondas internas (LEICHTER *et al.*, 1998) sejam comuns para as regiões influenciadas indiretamente por fenômenos de afloramento de águas profundas. Isto poderia explicar a variação sazonal observada em *Sargassum* sp. uma vez que esta espécie ocorreu de forma mais representativa aos 8m de profundidade.

A AD (Análise Discriminante) mostra que com relação à estrutura da comunidade, o **QM** e o **SCE** são os locais mais distintos apresentando características opostas. No **QM** a predominância dos tufos de alga, parece ser a responsável pelo baixo índice de diversidade enquanto que no **SCE**, o hidrocoral *M. alcicornis* e o bivalve *P. perna* apresentam as maiores coberturas dos cinco locais estudados. O resultado da AD mostra que o **QM** e o **SCE** representam extremos opostos no que diz respeito à composição da comunidade, assim como foi observado na classificação hidrodinâmica e na morfologia de substrato. Assim, estes fatores parecem ser, ao menos em parte, os responsáveis pela diferenciação na estrutura das comunidades destes dois locais.

Como observado na ACC (Análise de Correspondência Canônica), o **QM** apresenta, juntamente com o **SCI**, os maiores percentuais de substrato livre enquanto que no **SCE**, nas profundidades mais rasas este é praticamente ausente. Nos demais locais encontramos níveis intermediários de disponibilidade de substrato. A maior disponibilidade de substrato em **QM** e **SCI** que, como já foi discutido, parece estar relacionada com a herbivoria e a instabilidade do substrato, respectivamente (item 6.1.1). O **SCI** foi o local que apresentou a maior representatividade deste equinodermo

(*E. lucunter* > 2%), enquanto que no **SCE** sua representatividade não alcançou 0,5%. Nos demais locais variou de 0,9 a 1,9%. Apesar de no **QM** ter sido encontrada uma representatividade de *E. lucunter* relativamente baixa para corroborar esta hipótese, a diferença morfológica do substrato neste local pode estar distorcendo os dados sobre a representatividade deste organismo de vida livre. A grande quantidade de refúgios pode estar levando a uma subestimativa da real população deste ouriço no presente estudo. É conhecido na literatura o hábito de vida e forrageio deste gênero de ouriço (MAUGHAM *et al.*, 2001). Normalmente, o gênero *Echinometra*, tem o hábito de se refugiar durante o dia em buracos e fendas para se proteger de predadores, saindo durante a noite para se alimentar (*Echinometra mathei*; HART & CHIA, 1990). Durante as coletas de dados foi freqüente encontrar aglomerados deste equinoderma em buracos e fendas profundos não quantificados na amostragem por quadrados. Assim, este hábito de vida pode ter causado a sub-estimativa da população deste equinoderma no **QM**. Além disso, o **QM** foi o único dos locais estudados em que foi observada a ocorrência de indivíduos de *Diadema antillarum*, de forma freqüente em todas as amostragens realizadas. Os dois gêneros já foram registrados ocorrendo em simpatria em recifes na Jamaica (SAMMARCO, 1980). *Diadema antillarum* é uma espécie de ouriço de hábito de forrageio noturno, e normalmente passa o dia entocado em buracos e fendas (TUYA *et al.*, 2004). No Caribe seu ativo papel de forrageio mostrou-se determinante no controle da população algácea e disponibilização de substrato para diversos invertebrados sésseis (ARONSON & PRECHT, 2000; EDMUNDS & CARPENTER, 2001; SAMMARCO, 1982). Além disso, este ouriço também tem um importante papel na estruturação da comunidade algácea e é capaz de remover grande quantidade de algas do substrato (CARPENTER, 1986; 1990). *D. antillarum* parece apresentar uma área de forrageio próxima à do gênero *Echinometra*, variando de 0,5 a 1,0m²

(CARPENTER. 1984; 1986) com um comportamento territorialista (TUYA *et al.*, 2004). Entretanto, um deslocamento de até 5,1m durante a movimentação noturna já foi observado (TUYA *et al.*, 2004).

A disponibilidade de substrato parece depender fortemente da complexidade da topografia nos locais estudados. Além do gradiente de representatividade de *E. lucunter* entre locais aumentando com a complexidade do substrato, encontramos variações entre profundidades em cada local que corroboram esta idéia. No **SCE**, o local com o substrato menos complexo, só foram encontrados *E. lucunter* na base do costão, onde existiam refúgios. O percentual de substrato disponível neste local aumenta em função da profundidade. Já no **QM**, local que apresenta outro extremo de complexidade topográfica, com refúgios ao longo de toda extensão e profundidades, encontramos percentuais de substrato disponível distribuídos nas diferentes profundidades.

Um dos possíveis responsáveis pela maior diversidade encontrada no **SCE**, ao menos em relação a comunidade algácea, pode ser a ausência de *E. lucunter* no paredão vertical que compõe este costão. Como observado por CARPENTER (1986, 1990) em recifes de coral caribenhos, a ausência do ouriço *Diadema antillarum* (o principal herbívoro bentônico desses recifes) resultou em um aumento da diversidade algácea. Isto porque sobre a pressão da herbivoria intensa, as macroalgas não conseguem se desenvolver e o substrato tende a ser tomado por algas de crescimento rápido do grupo funcional dos tufos de alga.

Com os resultados obtidos, é possível concluir que em relação à composição e estrutura da comunidade os cinco locais apresentaram características distintas. O **QM**, juntamente com o **SCI**, parecem ser os ambientes menos diversos, susceptíveis a mudanças e distúrbios, enquanto o **SCE** parece ser o que apresenta a comunidade mais

estável com grande representatividade dos organismos clonais e nível moderado de estresse físico. Os demais locais (**IP**, **PD**) parecem apresentar níveis intermediários de diversidade quando comparados aos demais locais.

6.2 Relação entre a ocorrência de Schizoporella errata e Echinometra lucunter

Os resultados das correlações entre as densidades de *E. lucunter* e de colônias de *S. errata* demonstram algum tipo de relação positiva ocorrendo entre as duas espécies ou uma mesma resposta a algum outro parâmetro não avaliado. O gênero *Echinometra* é frequentemente encontrado nos ambientes tropicais e subtropicais de águas rasas (HIRATSUKA & UEHARA, 2007; MCCARTNEY *et al.*, 2000; MILLS *et al.*, 2000; PRINCE, 1995). A espécie *Echinometra lucunter* é a mais amplamente distribuída do gênero, sendo encontrada no Atlântico e no Caribe (MCCLANAHAN & MURTIGA, 2001). Esta espécie também parece ser o equinodermo herbívoro mais representativo das águas rasas da costa brasileira (MENDES *et al.*, 2006; SÁNCHEZ-JÉREZ *et al.*, 2001), inclusive na região de Arraial do Cabo (CASTRO *et al.*, 1995; observação pessoal)

É provável que o forrageio deste ouriço libere substrato para o assentamento de *S. errata*, que como já foi comentado (itens 6.1.1 e 6.1.4), apresenta um hábito tipicamente oportunista assentando rapidamente em substratos disponíveis (KOCAK & ZAMBONI, 1999; SUTHERLAND & KARLSON 1973; 1977). Isto poderia explicar as correlações positivas observadas entre estes dois organismos. Corroborando esta idéia, SUTHERLAND (1987) observou a uma maior ocorrência de *S. errata* em baías onde ouriços eram mais representativos e diversos autores já relataram o papel de ouriços

herbívoros na disponibilização de substrato para diversos invertebrados em ambientes de substrato consolidado (ARONSON & PRECHT, 2000; COYER *et al.*, 1993; EDMUNDS & CARPENTER, 2001; MUMBY, 2006).

O padrão de distribuição de *E. lucunter* observado nas diferentes faixas dos quadrados amostrados nas porções de costão vertical, apresentou agregados nas fendas e reentrâncias nas bases dos costões (APPANA *et al.*, 2004). De forma geral, gênero *Echinometra* permanece protegido em reentrâncias ou fendas no substrato durante o dia se alimentando durante a noite (HART & CHIA, 1990; MCCLANAHAN & MURTIGA, 2001). No caso dos locais amostrados, a parte dos costões com mais oferta de reentrâncias e fendas para proteção dos indivíduos de *E. lucunter* era a interface do costão com o fundo ou com um platô no próprio costão, onde o substrato formava um ângulo de 90°. Eram freqüentes os buracos e fendas escavados pelos ouriços nestas partes mais inferiores dos costões amostrados. No horário alimentar (noturno), o gênero *Echinometra* assumem seu comportamento de forrageio se alimentado preferencialmente de algas por raspagem (MCCLINTOCK *et al.*, 1982; MENDES *et al.*, 2006; MILLS *et al.*, 2000) mas algumas espécies de invertebrados também podem servir de alimento (HIRATSUKA & UEHARA, 2007). OLIVEIRA (1991) em um estudo com esta espécie de ouriço na costa brasileira observou que 90% da dieta deste organismo se baseia em algas (Rhodophyta, Chlorophyta, Phaeophyta, Cyanophyceae, Chrysophyceae). O restante do conteúdo estomacal observado foi constituído por restos de invertebrados como briozoários, hidrozoários, esponjas e ascídias que segundo a autora seriam resultado de ingestão acidental durante o forrageio das algas.

Com relação à área de forrageio, não há dados específicos sobre a espécie, entretanto MCCLANAHAN & MURTIGA (2001) descreve o gênero como territorialista com área de forrageio de poucos metros. Para espécies de outros gêneros

de ouriços a área de forrageio parece não ultrapassar essa estimativa, já foi observada uma distância de deslocamento noturno médio de 3,7m em *Diadema antillarum* (TUYA *et al.* 2004) e de 0,40 a 1,72m em *Strongylocentrotus droebachiensis* (DUMONT *et al.* 2006). Entretanto, a extensão da área de forrageio depende da morfologia do substrato, da quantidade e qualidade de alimento disponível por unidade de área. Em substratos mais complexos a movimentação pode ser menor uma vez que uma morfologia muito complexa pode dificultar a movimentação pelo substrato. Já em substratos com maior biomassa algácea por unidade de área os ouriços poderiam suprir suas necessidades alimentares em uma área de forrageio menor. O mesmo princípio se aplicaria a qualidade do alimento disponível, uma vez que, se espécies de alga mais nutritivas e palatáveis para esse equinodermo estão mais disponíveis a área de forrageio necessária para suprirem suas necessidades alimentar seria menor (DUMONT *et al.*, 2006).

O fato de não ter sido observada correlação significativa entre *E. lucunter* e *S. errata* nas faixas de 0,5 e 1,0 sugere que a relação entre estes dois organismos é dependente da distância de *E. lucunter* e que em grandes densidades este ouriço pode exercer um efeito negativo em *S. errata*. Coincidentemente, a faixa de maior correlação (1,5m) equivale à suposta área de forrageio observada para outras espécies de ouriço (CARPENTER, 1986; DUMONT *et al.*, 2006; MCCLANAHAN & MURTIGA, 2001; TUYA *et al.*, 2007). Com base nas correlações observadas é possível supor que em densidades muito altas ou nas proximidades dos agregados de *E. lucunter* o estabelecimento de colônia de *S. errata* seja dificultado pela intensa atividade de raspagem deste ouriço durante o forrageio podendo ocorrer a ingestão acidental (MENDES *et al.*, 2006; OLIVEIRA; 1991). Durante as amostragens praticamente não foram observados organismos fixados próximos aos agregados de *E. lucunter*. Aparentemente, o limite da área de forrageio oferece as condições ótimas para o

estabelecimento das colônias de *S. errata* com a remoção das algas, mas sem uma forrageio tão intenso ou freqüente que remova as colônias jovens antes de atingirem um tamanho colonial que garanta a sobrevivência após uma perturbação pelo forrageio dos ouriços. Um resultado similar foi encontrado por SAMMARCO (1980) para a relação entre as populações de corais recifais e do ouriço *D. antillarum* em recifes de coral do Caribe. Mais estudos são necessários para se entender o funcionamento da relação entre *E. lucunter* e *S. errata* na região de Arraial do Cabo. Estudos manipulativos que testem as possíveis influências deste ouriço no recrutamento e crescimento de *S. errata* ajudarão a entender a relação entre estes dois organismos.

6.3 *Padrão espaço-temporal do recrutamento de Schizoporella errata na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil*

Em geral as larvas de *S. errata* preferem assentar em substratos verticais, corroborando o padrão de distribuição observado nos adultos (item 6.1.3). As diferenças observadas entre as taxas de recrutamento dos locais estudados parecem relacionadas principalmente ao tamanho das populações locais e ao padrão de circulação da água considerando os ventos predominantes nos diferentes períodos. *S. errata* apresentou um recrutamento contínuo ao longo do ano, porem, dois picos distintos puderam ser observados.

São discutidos na literatura os fatores que determinam a distribuição dos organismos entre as diferentes inclinações do substrato (BAYNES, 1999; COOK & CHIMONIDES, 1983; GLASBY, 1999; GLASBY & CONNELL, 2001; HURLBUT, 1991b; MCKINNEY & JACKSON, 1989; OSMAN *et al.*, 1992; RAIMONDI & KEOUGH, 1990). No que diz respeito aos organismos sésseis o padrão de distribuição é

determinado nas primeiras fases do ciclo de vida quando ocorre a escolha do substrato para o assentamento por parte da larva (KEOUGH & DOWNES, 1982; MARIANI, 2003) e os subseqüentes eventos de pós-assentamento que se refletem nas taxas de mortalidade dos pós-assentados (GLASBY & CONNELL, 2001; MARIANI, 2003). Assim, pode-se concluir que o padrão de distribuição dos invertebrados marinhos sésseis no substrato é determinado pelo resultado dos eventos do recrutamento (KEOUGH & DOWNES, 1982). Com relação a inclinação do substrato, fatores físicos como luz (BAYNES 1999; GLASBY, 1999), sedimentação (COOK & CHIMONIDES, 1983; MCKINNEY & JACKSON, 1989; RYLAND, 1970) e bióticos como o comportamento e seletividade larvar na escolha do substrato (HURLBUT, 1991b; RAIMONDI & KEOUGH, 1990) e interações competitivas (GLASBY & CONNELL, 2001; KEOUGH & DOWNES, 1982; OSMAN *et al.*, 1992) são responsáveis pelos padrões de recrutamento em determinados ângulos do substrato.

Os resultados obtidos nas placas de recrutamento verticais e horizontais dos aquários mostram que o assentamento de *S. errata* ocorre preferencialmente em substratos verticais e sem biofilme. Além disso, os experimentos de aquário indicam que o padrão de recrutamento é em parte resultado da seletividade por parte da larva na escolha do substrato. Em muitos invertebrados marinhos, inclusive briozoários, é conhecida a orientação para escolha do substrato por parte da larva pela intensidade luminosa como demonstrado por LEWIS (1974b; 1974c) para corais (*F. fragum*) e por RYLAND (1960) para briozoários (*Callopora hyalina*, *Bugula simplex*, *B. neritina*, *B. turrita*, *Bowerbantria imbricata*). Em geral, o comportamento larvar observado por estes autores foi uma fototaxia positiva logo após a liberação e uma fototaxia negativa no momento do assentamento. Muitas larvas de briozoários possuem estruturas aparentemente especializadas para foto-recepção (HUGHES & WOOLLACOTT, 1978;

1980) que poderiam orientar a larva nesse comportamento. Um par de estruturas deste tipo também já foi observado nas larvas de *Schizoporella errata* na margem aboral da corona, próximo ao disco apical (REED, 1991), o que poderia explicar a preferência pelos substratos verticais potencialmente menos iluminados que os horizontais. Apesar da iluminação do aquário utilizado nos experimentos do presente estudo ter sido montada de maneira a iluminar por igual as placas verticais e horizontais, uma pequena variação na intensidade luminosa pode ter sido responsável pela diferença de assentamento observada entre os tratamentos (vertical e horizontal). Entretanto, já foi observado que larvas de briozoário (*Bugula stolonifera* e *B. neritina*) estudadas em condições de escuridão demonstram uma geotaxia negativa que no caso de *B. stolonifera* é causada por uma resposta da larva à gravidade (PIRES & WOOLLACOTT, 1983). Assim, é possível que outros fatores tenham atuado para definir a predileção das larvas pelas placas verticais, como a ação da gravidade.

O fato das larvas terem preferido os substratos verticais aos horizontais pode indicar também que as larvas são capazes de identificar substrato potencialmente mais favoráveis (HURLBUT, 1991; YOUNG & CHIA, 1984). Isto porque os substratos horizontais podem apresentar uma maior densidade de competidores, como algas, o que é particularmente importante levando em consideração que os tufos de alga parecem ser os principais competidores de *S. errata* pelo substrato devido a sua estratégia de vida similar (DUFFY & HAY, 1990; KOCAK & ZAMBONI, 1999). Obviamente, os tufos de alga podem levar vantagem competitiva em substratos horizontais pela maior incidência luminosa resultando em taxas de crescimento maiores por parte desses fotossintetizantes.

Há muitas evidências da predileção das larvas de invertebrados marinhos por substratos específicos inclusive de briozoários (REED, 1991). As larvas de *Alcyonidium*

gelatinosum , por exemplo, preferem substratos com filmes microbianos (HURLBUT, 1991b) enquanto as larvas de *Bugula neritina* são capazes de distinguir assentados coespecíficos na escolha do substrato para assentamento (KEOUGH, 1984). Por outro lado, a inibição do assentamento de larvas de briozoários pela presença de outros organismos ou seus compostos químicos já foi observada (NISHIYAMA & BAKUS, 2002). Além disso, o assentamento das larvas de invertebrados marinhos é espécie-específico (CRISP & RYLAND, 1960) e parece relacionado com a estratégia de vida e sua habilidade competitiva tanto no assentamento quando na vida adulta.

Esta capacidade da larva de identificar a presença de potenciais competidores parece, como a presença de biofilme, tão determinante do local do assentamento quanto o ângulo do substrato. Como discutido por SUTHERLAND (1978) as larvas de *S. errata* apresentam baixa habilidade competitiva, sendo assim é de se esperar que uma escolha, ativa por parte da larva, por um substrato que ofereça menores pressões competitivas, seja de vital importância para o estabelecimento do organismo. Desta forma, os resultados encontrados sobre esta capacidade seletiva das larvas na escolha do substrato sugere não apenas a capacidade de detectar competidores presentes no substrato, mas também a de selecionar substratos que potencialmente apresentarão menor pressão competitiva pelo desenvolvimento da comunidade algácea. Uma única exceção ocorreu em um dos experimentos realizados (Aquário 3) em que o assentamento com e sem biofilme não diferiu significativamente. Entretanto esta ausência de influência do biofilme pode ter sido causada pela composição da comunidade de organismos formadores do biofilme (diferença no período de formação do biofilme) e pelo seu grau de desenvolvimento. As taxas de assentamento e as diferenças encontradas entre os tratamentos tem que ser considerados com cautela considerando que os dados foram obtidos *in vitro*. Isto porque nos aquários as larvas

encontraram substrato em abundância e um fluxo menor quando comparado com o que pode ocorrer no ambiente (MOORE, 1975).

Os resultados encontrados nos experimentos de aquário deixam claro que eventos de pré-assentamento como a seletividade pelo ângulo de substrato e a presença ou não de organismos neste substrato (biofilme) são determinantes no padrão de assentamento e conseqüentemente no padrão de recrutamento e distribuição dos adultos de *S. errata*. Entretanto, os eventos de pós assentamento provavelmente têm papel igualmente importante na definição do padrão de distribuição observado assim como foi observado para *Disporella hispida* em que as taxas de mortalidade em substratos desfavoráveis juntamente com o comportamento de seletividade do substrato por parte da larva determinavam o padrão de distribuição dos adultos (MARIANI, 2003).

Corroborando os resultados obtidos nos experimentos de aquário em que houve a predileção das larvas pelos substratos verticais, as taxas de recrutamento encontradas em **IP** e **PD** foram significativamente maiores nos substratos verticais que nos horizontais durante os meses amostrados. Nos três períodos amostrados, o tamanho médio dos recrutas foi significativamente maior nas placas verticais o que sugere que os eventos de pós-assentamento tem um importante papel no padrão de recrutamento encontrado (HUNT & SCHEIBLING, 1997). Este resultado sugere que nos substratos verticais a taxa de sobrevivência dos recrutas (MARIANI, 2003) e/ou seu crescimento (EDMUNDS, 1999; para o coral *Millepora alcicornis*) podem ser maiores nos substratos verticais. De qualquer maneira, o crescimento mais rápido costuma favorecer a sobrevivência dos assentados de espécies clonais como discutido por BUSS (1979; 1981; 1990).

Outra questão relacionada é a razão entre o número de recrutas em cada tratamento (vertical e horizontal) que parece aumentar em função do tempo em ambos

os locais. Isto poderia ser explicado por um padrão de recrutamento não linear entre os dois tratamentos possivelmente causado pela diferença na densidade de indivíduos de *S. errata* entre os dois substratos e uma possível coespecificidade das larvas (KEOUGH, 1984) e/ou pela diferença no desenvolvimento da comunidade entre as placas dos dois tratamentos (HURLBUT, 1991b). Corroborando a segunda hipótese, a análise discriminante entre as comunidades recrutadas nas placas verticais e horizontais em **IP** e em **PD** não foi significativa para o segundo período de amostragem com duração de 35 dias. Entretanto, para o terceiro período com 49 dias de amostragem em **IP**, a análise discriminante da composição da comunidade mostrou diferenças significativas na composição da comunidade recrutada entre os dois tratamentos. Assim, é natural supor que quanto mais longo o período de amostragem, maior será a diferença entre as comunidades recrutadas entre os dois tratamentos (vertical e horizontal) (BROWN & SWEARINGEN, 1998) incluindo uma maior diferença entre as taxas de recrutamento de *S. errata* nos dois tratamentos. Este resultado coincide com o padrão de assentamento observado em aquário, quando as larvas preferiram substratos sem biofilme.

Os resultados aqui apresentados e discutidos mostram que os eventos de pré-assentamento como a seletividade de substrato por parte da larva, associados a eventos de pós-assentamento como mortalidade causada por interação competitiva ou diferença na taxa de crescimento tem um papel determinante no padrão de distribuição dos adultos de *S. errata* com relação ao ângulo de substrato de ocorrência.

6.3.1 Variação espaço temporal

Informações sobre os períodos reprodutivos nos briozoários são esporádicas na literatura na forma de observações casuais em trabalhos que tem como objetivo principal assuntos relacionados (BARNES & CLARKE, 1998; JACKSON & WETHEIMER, 1985; RYLAND, 1970; REED, 1991). De forma geral, o período reprodutivo das espécies parece estar relacionado com sua distribuição geográfica e batimétrica (REED, 1991). Espécies de regiões temperadas tendem a ter períodos reprodutivos bem definidos (RYLAND, 1970) enquanto espécies tropicais tendem a apresentar um recrutamento constante sem picos (JACKSON & WETHEIMER, 1985). Em regiões temperadas, a frequência dos períodos reprodutivos também está ligada à longevidade das espécies, podendo ser de bienal a contínuo nas espécies de maior longevidade enquanto espécies de vida curta tendem a se reproduzir sexuadamente de forma relativamente contínua apresentando picos reprodutivos correspondentes a nova geração da população (EGGLESTON, 1972).

Os resultados mostraram que a reprodução de *S. errata*, é contínua ao longo do ano apresentando dois picos de recrutamento bem definidos, o primeiro com auge em fevereiro de 2006 e o segundo em junho e julho de 2006, correspondendo respectivamente ao final do verão e ao final do inverno. Os cinco locais estudados apresentaram taxas de recrutamento que sugerem uma sincronia no ciclo de recrutamento entre os locais ao menos no embaiamento interno (**QM, PD, IP**). É possível que os ciclos de recrutamento estejam relacionados com o fenômeno da ressurgência característico da região de Arraial do Cabo, que causa variações nas temperaturas e aporte de alimento (VALENTIN, 1974). Aparentemente a temperatura e a duração da iluminação diária são os principais fatores regendo o ciclo reprodutivo das espécies de

águas rasas (EGGLESTON, 1972; RYLAND, 1970) mas os períodos reprodutivos também pode estar associados a produtividade fitoplanctônica e consequentemente a oferta de alimento (RYLAND, 1970). Desta maneira, os dois picos de recrutamento observados podem ter relação com o fenômeno da ressurgência característico da região. Entretanto, não pode ser feita uma relação direta de causa e efeito entre os períodos de ocorrência da ressurgência e os de picos de recrutamento, sendo necessários estudos específicos sobre esta questão. É possível inferir que no verão, quando ocorre o maior pico de recrutamento, coincide com o período de maior intensidade da ressurgência é caracterizado pelas temperaturas mais baixas da água e maior aporte de nutrientes (CASTELAO & BARTH, 2006). É no verão também que ocorre a maior produtividade fitoplanctônica associada ao fenômeno da ressurgência e a maior intensidades luminosa do período (CARBONEL & VALENTIN, 1999; VALENTIN, 1974).

Entre os locais, as taxas de recrutamento foram significativamente maiores no embaiamento interno, principalmente no **QM**. No **QM**, as altas taxas de recrutamento encontradas principalmente durante os verões parecem associadas a dois fatores (1) tamanho da população local e (2) padrão de circulação local. O tamanho da população de invertebrados coloniais bentônicos é normalmente relacionado a sua produtividade larvar (JACKSON & HUGHES, 1985; STRATMANN & STRATMANN, 1982) e quando se trata de espécies com larvas de vida planctônica curta também pode ser relacionado com as taxas de assentamento (CARLON, 2002). É no **QM** que encontramos as maiores coberturas de *S. errata* e como demonstrado por SCHOPF & DUTTON (1976) o potencial de dispersão da espécie é restrito, atingindo cerca de 10m no Cabo Cód, no Atlântico Norte. Apesar da dispersão ser influenciada pelas correntes e padrão de circulação local não é provável que ocorra grande transporte de larvas entre os locais ocorrendo o assentamento da maior parte das larvas no próprio local de origem

ou em suas proximidades. Porém, é necessário um estudo genético específico para a área estudada no presente trabalho para certificar tal afirmação. Considerando isto, é provável que no **QM** ocorra o maior aporte larvar nas placas de recrutamento pelo grande percentual de cobertura das colônias de *S. errata*.

Associado ao supostamente grande aporte larvar, encontramos o padrão de circulação local que provavelmente favorece a retenção de larvas no **QM**, considerando o padrão de circulação local como sendo regido pelos ventos. Isto se aplica se considerarmos as camadas mais superficiais da coluna d'água onde a maior parte das larvas dos briozoários parece permanecer durante a fase de dispersão da vida planctônica (REED, 1991). Uma vez que o **QM** se situa na entrada da enseada da Praia dos Anjos, voltado de frente para o vento predominante de NE, as larvas ficariam retidas no **QM** e na enseada da Praia dos Anjos favorecendo o recrutamento local (BOTSFORD, 2001; MA & GRASSLE, 2004; WING *et al.*, 1998).

Corroborando a idéia que a cobertura de *S. errata* está relacionada com a taxa de recrutamento local no embaiamento interno do Cabo Frio, as taxas de recrutamento em **PD** e na **IP** não diferiram significativamente na maioria dos meses analisados. Como observado nos resultados sobre o levantamento populacional de *S. errata* os percentuais de cobertura da espécie não diferem entre os locais. Entretanto, o **SCE** apresenta percentuais de cobertura de *S. errata* similares aos encontrados na **IP** mas as taxas de recrutamento entre estes dois locais diferem significativamente em todos os meses amostrados. Isto pode ser explicado pelas diferenças encontradas entre a estrutura populacional de *S. errata* entre estes dois locais. Na **IP** encontramos uma grande densidade de colônias relativamente pequenas (tamanho médio $<100\text{cm}^2$) enquanto que no **SCE** as colônias são significativamente maiores (tamanho médio $>250\text{cm}^2$).

Diversos autores demonstraram que, em organismos coloniais, a razão entre o tamanho da colônia e sua fecundidade não é linear ocorrendo normalmente uma diminuição da fecundidade em colônias grandes que poderiam estar entrando em senescência (SAKAI, 1998). Este resultado reforça a idéia de que não é possível relacionar de forma direta a representatividade de uma espécie colonial e seu recrutamento desconsiderando importantes características de sua estrutura populacional.

Além da estrutura populacional há outros fatores que podem estar contribuindo para as baixas taxas de recrutamento observadas no **SCE** como o hidrodinamismo e o padrão de circulação local. O forte hidrodinamismo do **SCE** pode contribuir para uma maior dispersão das larvas além de possivelmente dificultar seu assentamento. Além disto, o **SCE** se localiza na entrada do embaiamento externo estudado o qual apresenta sua “boca” voltada para o vento predominante de NE. Assim, as larvas de *S. errata* podem ser carregadas para o fundo do embaiamento durante a curta fase larvar nas camadas mais superficiais da coluna d’água. Uma observação que corrobora esta idéia é que nos meses de inverno (agosto e setembro de 2005) as taxas de recrutamento no **SCE** foram significativamente maiores que no **SCI** (localizado mais próximo do fundo do embaiamento) apesar da baixíssima cobertura de *S. errata* nesse local. Isto deve ter ocorrido porque durante o inverno são freqüentes as entradas de frentes frias quando o vento passa a ser S-SE. Nesta condição não teria ocorrido o transporte de larvas para o fundo do embaiamento e as condições hidrodinâmicas mais calmas poderiam ter favorecido a residência das larvas no **SCE**. Já nos meses de verão quando o vento NE predomina, pode ter ocorrido esse transporte de larvas para o fundo do embaiamento fazendo com que as taxas de recrutamento não diferissem entre os dois locais apesar da pouca representatividade de *S. errata* no **SCI**. As baixas taxas de recrutamento observadas no **SCI** também corroboram a idéia de que o recrutamento local está

diretamente relacionado com o tamanho e características da população local uma vez que no **SCI** a cobertura de *S. errata* foi extremamente baixa. Entretanto, como já foi discutido, o **SCI** apresenta as características ambientais mais extremas com relação ao hidrodinamismo. É possível que o forte e turbulento fluxo do local dificultem o assentamento e a sobrevivência dos pós assentados (revisado por KOEHL, 2007).

7. Conclusão

7.1 Padrão de distribuição local do briozoário *Schizoporella errata* na região de Arraial do Cabo, RJ, Brasil

Em Arraial do Cabo, a distribuição e estrutura populacional do briozoário *Schizoporella errata* parece ser bastante dependente da combinação de fatores físicos e biológicos. O hidrodinamismo parece ser o principal responsável pelo padrão de distribuição batimétrica da espécie, ocorrendo em maior densidade em águas mais rasas nos locais de menor hidrodinamismo e em águas mais profundas quando a intensidade hidrodinâmica é maior. Assim, o limite superior de distribuição é resultado da ação hidrodinâmica enquanto o limite inferior parece resultado do somatório do hidrodinamismo e da composição da comunidade pela competição por espaço. Com relação ao padrão de distribuição local, as colônias se distribuem em agregados mas a morfologia do substrato (complexidade) parece influenciar o tamanho desses agregados. Em substratos mais complexos os agregados tendem a ser menores pela maior heterogeneidade do ambiente (formação de microhabitats). A inclinação do substrato mostrou uma relação com a ocorrência das colônias de *S. errata* em substratos preferencialmente verticais.

7.2 Relação entre a ocorrência de *Schizoporella errata* e *Echinometra lucunter*

A aparente associação entre *E. lucunter* e *S. errata* sugerem que este ouriço pode influenciar a distribuição do briozoário. Provavelmente esta associação ocorre pela disponibilização de substrato, para o recrutamento de *S. errata*, pelo forrageio de *E. lucunter* na comunidade algácea. Entretanto, estudos manipulativos são necessário para afirmar com segurança esta relação.

7.3 Padrão espaço-temporal do recrutamento de *Schizoporella errata* na região de Arraial do Cabo, RJ, Braisl

Os resultados mostraram que a maior ocorrência de colônias em substratos verticais é causada por uma seletividade da larva, aliada a menores taxas de mortalidade nos substratos verticais. Assim, as taxas de recrutamento podem ser influenciadas pela inclinação do substrato disponível para o recrutamento.

Na região de Arraial do Cabo, a espécie *S. errata* apresenta reprodução contínua ao longo do ano com dois picos de recrutamento bem definidos. O primeiro, no final do verão, com maior intensidade que o segundo o qual ocorre no final do inverno. Foi observada uma sincronia no recrutamento entre os locais do embaçamento interno do cabo o que sugere uma sincronia reprodutiva da espécie entre estes locais.

As diferenças encontradas nas taxas de recrutamento entre os cinco locais parecem relacionadas a fatores físicos e biológicos sendo os principais;

- 1) A representatividade da população: quanto maior a densidade e cobertura de colônias maiores tendem a ser as taxas de recrutamento pelo aumento do aporte larvar local.
- 2) Padrão de circulação local: pode favorecer uma maior retenção das larvas e assim aumentar o aporte larvar local.

3) Hidrodinamismo: o forte hidrodinamismo parece ter um efeito negativo no recrutamento de *S. errata* possivelmente por dificultar o recrutamento ou por dispersar mais as larvas na coluna d'água. Assim, de forma geral, o recrutamento no embaiamento interno do Cabo Frio é maior que o recrutamento nos embaiamentos externos.

8. BIBLIOGRAFIA

- ABELSON, A., DENNY, M., 1997, "Settlement of marine organisms in flow", *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.28, pp.317-339.
- APPANA, S.D., VUKI, V.C., CUMMING, R.L., 2004, "Variation in abundance and spatial distribution of ecomorphs of the sea urchins, *Echinometra* sp. nov. A and *E.* sp. nov C on a Fijian reef", *Hydrobiologia* v.518, pp.105-110.
- ARONSON, R.B., PRECHT, W.F., 2000, "Herbivory and algal dynamics on the coral reef at Discovery Bay, Jamaica", *Limnology and Oceanography* v.45, pp.251-255.
- ATILLA, N., FLEEGER, J.W., FINELLI, C.M., 2005, "Effects of habitat complexity and hydrodynamics on the abundance and diversity of small invertebrates colonizing artificial substrates". *Journal of Marine Research*, v.63, n.6, pp:1151-1172.
- AYRE, D.J., DUFFY, S., 1994, "Evidence for restricted gene flow in the viviparous coral *Seriatopora hystrix*". *Evolution* v.48, pp.1183-1201.
- BABCOCK, R.C., 1991, "Comparative demography of three species of scleractinian corals using age-dependent and size-dependent classifications", *Ecological Monographs* v.61, n.3, pp.225-244
- BABCOCK, R.C., BULL, G.D., HARRISON, P.L., HEYWARD, A.J., OLIVER, J.K., WALLACE, C.C., WILLIS, B.L., 1986, "Synchronous spawnings of 105 scleractinian coral species on the Great Barrier Reef", *Marine Biology* v.90, pp.379-394.
- BABCOCK, R.C., WILLS, B.L., SIMPSON, C.J., 1994, "Mass spawning of corals on a high latitude coral reef", *Coral Reefs* v.13, pp.161-169.
- BAIRD, A.R., BABCOCK, R.C., MUNDY, C.P., 2003, "Habitat selection by larvae influences the depth distribution of six common coral species." *Marine Ecology Progress Series* v.252, pp.289-293.

- BAKER, S.M., MANN, R., 1992, "Effects of hypoxia and anoxia on larval settlement, juvenile growth, and juvenile survival of the oyster *Crassostrea virginica*", *Biological Bulletin* v.182, pp.65-269.
- BARNES, D.K, ROTHERY, P., CLARKE, A., 1996 "Colonization and development in encrusting communities from the Antarctic intertidal and sublittoral", *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.196, pp.248-265
- BARNES, D.K.A., CLARKE, A., 1998, "Seasonality of polypide recycling and sexual reproduction in some erect Antarctic bryozoans", *Marine Biology* v.131, n.4, pp.647-658.
- BARNES, D.KA, CROOK, A., O'Mahoney, M., Steele, S., Maguire, D., 2001, "Sea temperature variability and *Paracentrotus lividus* (Echinoidea) population fluctuations", *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* v.81, pp.359-360.
- BAYNES, T.W., 1999, "Factors structuring a subtidal encrusting community in the southern Gulf of California", *Bulletin of Marine Science* n.64, pp.419-450.
- BECERRO, M.A., TURON, X., URIZ, M.J., 1997, "Multiple functions for secondary metabolites in encrusting marine invertebrates", *Journal of Chemical Ecology* v.23, pp.1527-1547.
- BELL, J.J., BARNES, D.K.A., 2003a., "The importance of competitor identity, morphology and ranking methodology to outcomes in interference competition between sponges", *Marine Biology* v.143, pp.415-426.
- BELL, J.J., BARNES, D.K.A., 2003b, "Effect of disturbance on assemblages: An example using Porifera", *Biological Bulletin* (Woods Hole) v.205, n.2, pp.144-159.
- BERGERON, P., BOURGET, E., 1986, "Shore topography and spatial partitioning crevice refuges by sessile epibenthos in an ice disturbed environment", *Marine Ecology Progress Series* v.28, pp.129-145.

- BERTNESS, M.D., GAINES, S.D., WAHLE, R.A., 1996, "Wind driven settlement patterns in the acorn barnacle *Semibalanus balanoides*", *Marine Ecology Progress Series* v.137, pp.103-110.
- BEST, M.A., THORPE, J.P., 1986, "Effects of food particle concentration on feeding current velocity in six species of marine bryozoa" *Marine Biology* v.93, n.3, pp.371-376.
- BINGHAM, B.L., 1992, "Life histories In an epifaunal community: coupling of adult and larval processes", *Ecology* v.73, pp.2244-2259.
- BOOKHEIM, B., BERRY, H., 1999, "Non-indigenous species in Puget Sound: Preliminary results of the first systematic survey by the Puget Sound Expedition", *Puget Sound Notes* v.42, pp.6-8.
- BOOTH, D.J., BROSMAN, D.M., 1995, "The role of recruitment dynamics in rocky shore and coral reef communities", *In: Begon, M., Fitter, A.H., (eds) Advances in ecological research*, Academic Press, San Diego, pp.309-385.
- BOTSFORD, L.W., 2001, "Physical influences on recruitment to California Current invertebrate populations on multiple scales", *ICES, Journal of Marine Science* v.58, n.5, pp.1081-1091.
- BRAAK, C.J.F., 1987, "Ordination", *In: Jongman, R.H.G, Ter Braak, C.F.J., Van Tongeren, O.F.R., (eds.), Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, UK, pp.91-173.
- BRANCH, G.M., 1975, "Ecology of *Patella* species from the Cape Peninsula, South Africa IV Desiccation", *Marine Biology* v.32, pp.179-188.
- BRITTON-SIMMONS, K., 2006, "Functional group diversity, resource preemption and the genesis of invasion resistance in a community of marine algae", *Oikos*, v.113, n.3, pp395-401.
- BROWN, K.M., SWEARINGEN, D.C., 1998, "Effects of seasonality length of immersion, locality and predation on an intertidal fouling assemblage in the

- Northern Gulf of Mexico”, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.225, pp.107-121.
- BROWN, M.B., FORSYTHE, A.B., 1974, “Robust Tests for Equality of Variances”, *Journal of the American Statistical Association* v.69, pp.364-367.
- BULLARD, S., WHITLATCH, R., 2004, *A guide to the larval and juvenile stages of common long island sound ascidians and bryozoans*. In. Report CTSG-04-07, Connecticut Sea Grant College Program, Connecticut.
- BUSS, L.W., 1979, “Bryozoan overgrowth interactions – the interdependence of competition for space and food”. *Nature* v.281, pp.475-477.
- BUSS, L.W., 1980a, “Bryozoan overgrowth interactions – the interdependence of competition for space and food”. *Nature* v.281, n.5731, pp.475-477.
- BUSS, L.W., 1980b, “Competitive intransitivity and size frequency distribution of interacting populations”. *Proceedings of the National Academy of Science, USA* v.77, pp.5355-5359.
- BUSS, L.W., 1981, “Group living, competition, and the evolution of cooperation in a sessile invertebrate”. *Science* v.213, pp.1012-1014.
- BUSS, L.W., 1990, “Competition Within and Between Encrustin Clonal Invertebrates”. *Trends in Ecology Evolution* v.5, n.11, pp.352-356.
- BUSS, L.W., MCFADDEN, C.S., KEENE, D.R., 1984, “Biology of hydractiniid hydroids. 2. Histocompatibility effector system competitive mechanism mediated by nematocyst discharge”. *Biological Bulletin* v.167, pp.139-158.
- CAFFEY, H.M., 1982, “No effect of naturally-occurring rock types on settlement or survival in the inter-tidal barnacle, *Tesseropora rosea* (Krauss)”. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.63, pp.119-132.
- CAFFEY, H.M., 1985, “Spatial and temporal variation in settlement and recruitment of intertidal barnacles”. *Ecological Monographs* v.55, pp.313-332.

- CALDERON, E.N., 2003, *Identificação dos corallitos de pólipos fundadores de corais recifais do Brasil (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia)*. M.Sc., UFRJ, Museu Nacional, Rio de Janeiro. 84p.
- CALDERON, E.N., CASTRO, C.B., PIRES, D.O., 2000, "Swimming, settlement and metamorphosis of planulae of the coral *Favia gravida* (Cnidaria, Scleractinia)". *Boletim do Museu Nacional Rio de Janeiro Zoologia* v.429, pp.1-12.
- CALDERON, E.N., ZILBERBERG, Z., PAIVA, P.C., 2003, "Recruitment of the exotic bryozoan *Schizoporella errata* (Waters, 1878) in Arraial do Cabo (RJ), Brazil: preliminary results". *V Encontro de Bioincrustação, Ecologia Bêntica e Corrosão*, Arraial do Cabo, RJ.
- CALEY, M.J., CARR, M.H., HIXON, M.A., HUGHES, T.P., JONES, G.P., MENGE, B.A., 1996, "Recruitment and the local dynamics of open marine populations". *Annual Review of Ecology and Systematics* v.27, pp.477-500.
- CANCINO, J.M., GALLARDO, J.A., 2004, "Effects of delaying settlement on the life expectancy of the bryozoan *Bugula flabellata* (Bryozoa: Gymnolaemata)". *Revista Chilena de Historia Natural* v.77, pp.227-234.
- CARBONEL, C., VALENTIN, J., 1999, "Numerical modelling of phytoplankton loom in the upwelling ecosystem of Cabo Frio (Brazil)." *Ecological Modelling* v.116, pp.135-148.
- CARLON, D., 2002, "Production and supply of larvae as determinants of zonation in a brooding tropical coral". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.268, pp.33-46.
- CARPENTER, R.C., 1984, "Predator and Population-Density Control of Homing Behavior in the Caribbean Echinoid *Diadema antillarum*". *Marine Biology* v.82, pp.101-108.
- CARPENTER, R.C., 1985, "Relationships between primary production and irradiance in coral reef algal communities". *Limnology and Oceanography* v.30, pp.784-793.

- CARPENTER, R.C., 1986, "Partitioning herbivory and effects on coral reef algal communities". *Ecological Monographs* v.56, pp. 345-363.
- CARPENTER, R.C., 1990, "Mass mortality of *Diadema antillarum*, I. Long-term on sea urchin population-dynamics and coral reef algal communities". *Marine Biology* v.104, pp.67-77.
- CASTELAO, R., BARTH, J., 2006, "Upwelling around Cabo Frio, Brazil: The importance of winds stress curl". *Geophysical Research Letters* v.33, pp.1-4.
- CASTRO, C.B., ECHEVERRÍA, C.A., PIRES, D.O., MASCARENHAS, B.J.A., FREITAS, S.G., 1995, "Distribuição de Cnidaria e Echinodermata no infralitoral de costões rochosos de Arraial do cabo, Rio de Janeiro, Brasil". *Revista Brasileira de Biologia* v.55, pp.471-480.
- CASTRO, C.B., PIRES D.O., 2001, "Brazilian coral reefs: what we already know and what is still missing". *Bulletin of Marine Science* v.69, n.2, pp.357-371.
- CHEN, C.P., CHEN, B.Y., 1993, "The effect of temperature-salinity combinations on survival and growth of juvenile *Patiriella pseudoexigua* (Echinodermata: Asteroidea)". *Marine Biology* v.115, pp.119-122.
- CHORNESKY, E.A., 1983, "Induced development of sweeper tentacles on the reef coral *Agaricia agaricites*: a response to direct competition". *Biological Bulletin* v.165, pp.569-581.
- CLARE, A.S., RITTSCHOF, D., COSTLOW, J.D.JR., 1992, "Effects of nonsteroidal ecdysone mimic RH5847 on larval crustaceans". *Journal of Experimental Zoology* v.1, pp.262-436.
- COCITO, S., FERDEGHINI, F., MORRI, C., BIANCHI, C.N, 2000, "Patterns of bioconstruction in the cheilostome bryozoan *Schizoporella errata*: the influence of hydrodynamics and associated biota". *Marine Ecology Progress Series* v.192, pp.153-161.

- CONNELL, J.H., 1961, "The effect of competition, predation by *Thais lapillus* and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*". *Ecological Monographs* v.31, pp.61-104.
- CONNELL, J.H., 1972, "Community interactions on marine rocky intertidal shores". *Annual review of ecology and systematics*, v.3, pp.169-192.
- CONNELL, J.H., 1978, "Diversity in tropical rain forests and coral reefs". *Science* v.199, pp.1302-1310.
- CONNELL, J.H., 1983, "On the Prevalence and Relative Importance of Interspecific Competition - Evidence from Field Experiments." *American Naturalist* v.122, n.5, pp.661-696.
- CONNELL, J.H., 1985, "The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.93, pp.11-45.
- CONNELL, J.H., HUGHES, T.P., WALLACE, C.C., TANNER, J.E., HARMS, K.E., KERR, A.M., 2004, "A long-term study of competition and diversity of corals". *Ecological Monographs* v.74, n.2, pp.179-210.
- COOK, P.L., CHIMONIDES, P.J., 1983, "A short history of the lunulite Bryozoa". *Bulletin of Marine Science* v.33, pp.566-581.
- COON, S.L., WALCH, M., FITT W.K., WEINER R.M., BONAR, D.B., 1990, "Ammonia induces settlement behavior in oyster larvae". *Biological Bulletin*. v.179, pp.297-303.
- COOPS, H., VAN DER VELDE, G., 1996, "Impact of hydrodynamic changes on the zonation of helophytes". *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* v.30, n.2-3, pp.165-173.
- COWDEN, C., YOUNG, C.M., CHIA, F.S., 1984, "Differential predation on marine invertebrate larvae by 2 benthic predators". *Marine Ecology Progress Series* v.14, pp.145-149.

- COYER, J.A., AMBROSE, R.F., ENGLE, J.M., CARROLL, J.C., 1993, "Interactions between corals and algae on a temperate zone rocky reef: mediation by sea urchins". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.167, pp.21-37.
- CRISP, D.J., 1955, "The behaviour of barnacle cyprids in relation to water movement over surface". *Journal of Experimental Biology* v.32, pp.569-590.
- CRISP, D.J., RYLAND, J.S., 1960, "Influence of filming and of surface texture on the settlement of marine organisms". *Nature* v.185, pp.119.
- DAHMS, H.U., HARDER, T., QIAN, P., 2004, "Effect of meiofauna on macrofauna recruitment: settlement inhibition of the polychaete *Hydroides elegans* by the harpacticoid copepod *Tisbe japonica*". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.311: 47-61.
- DART, J.K.G., 1972, "Echinoids, algal lawn and coral recolonization". *Nature* v.239, pp.50-51.
- DAVIS, A.R., BUTLER, A.J., VAN ALTENA, I., 1991, "Settlement behaviour of ascidian larvae: preliminary evidence for inhibition by sponge allelochemicals". *Marine Ecology Progress Series* v.72, pp.117-123.
- DE KLUIJVER, M.J., 1991, "Sublittoral hard substrate communities off Helgoland". *Helgolaender Meeresuntersuchungen* v.45, n.3, pp.317-344.
- DE SILVA, P.H.D.H., 1962, "Experiments on choice of substrata by *Spirorbis* larvae (Serpulidae)". *Journal of Experimental Biology* v.39, pp.483-490.
- DE WOLT, P., 1973, "Ecological observations on the mechanisms of dispersal of barnacle larvae during planktonic life and settlement". *Netherlands Journal of Sea Research* v.6, pp.1-129.
- DEEVEY, E.S., 1947, "Life tables for natural populations of animals". *Quart. Rev. Biol.* v.22, n.4, pp.283-314.

- DENLEY, E.J., UNDERWOOD, A.J., 1979, "Experiments on factors influencing settlement, survival, and growth of two species of barnacles in New South Wales". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.36, pp.269-293.
- DUFFY, J.E., HAY, M.E., 1990, "Seaweed adaptations to herbivory; chemical, structure, and morphological defenses are often adjusted to spatial or temporal patterns of attack". *Biological Science* v.40, n.5, pp.368-375.
- DUMONT, C.P.; HIMMELMAN, J.H. & RUSSELL, M.P., 2006. "Daily movement of the sea urchin *Stroglyocentrotus droebachiensis* in different subtidal habitats in eastern Canada". *Marine Ecology Progress Series*, 317. pp.87-99.
- EDMUNDS, P.J., 1999, "The role of colony morphology and substratum inclination in the success of *Millepora alcicornis* on shallow coral reef". *Coral Reefs* v.18, pp.133-140.
- EDMUNDS, P.J., CARPENTER, R.C., 2001, "Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increase abundance of juvenile corals on a Caribbean reef". *Proceedings of the National Academy of Sciences* v.98, pp.5067-5071.
- EGGLESTON, D., 1972, "Patterns of reproduction in marine Ectoprocta of the Isle of Man". *Journal of Natural History* v.6, pp.31-38.
- ELDREDGE, L., SMITH, C. 2001, *A Guidebook of Introduced Marine Species in Hawaii*. Bishop Museum Technical Report 21.
- ELDREDGE, L.J., SMITH, C.M., (eds.) 2001 *A guidebook of introduced marine species in Hawaii*. Bishop Museum Technical Report 21. Hawaii Biological Survey, B1- B60.
- ELLIOTT, J.M., 1977, *Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates*. Freshwater biological Association, Scientific publication n.25. Paleo Publications, 160p.
- FABRICIUS, K.E., METZNER, J., 2004, "Scleractinian walls of mouths: Predation on coral larvae by corals". *Coral Reefs* v.23, pp.245-248.

- FADLALLAH, Y., 1983, "Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals (a review)." *Coral Reefs* v.2, pp.129-150.
- FERREIRA, C.E.L., GONÇALVES, J.E.A., COUTINHO, R., PERET, A.C., 1998, "Herbivory by the dusky damselfish *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) in a tropical rocky shore: effects on the benthic community". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.229, pp.241-264.
- FETZER, I., 2005, "Reproduction strategies and distribution of larvae and juveniles of benthic soft-bottom invertebrates in the Kara Sea (Russian Arctic)". *Berichte zur Polar- und Meeresforschung*, v.496, pp.1-200.
- FITZHARDINGE, R.C., 1988, "Coral recruitment: the importance of interspecific differences in juvenile growth and mortality". *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Australia* v.2, pp.673-678.
- FONG, P., GLYNN, P.W., 1998, "A dynamic size-structured population model: Does disturbance control size structure of a population of the massive coral *Gardineroseris planulata* in the Eastern Pacific?" *Marine Biology* v.130, pp.663-674.
- FOSTER, B.A., 1971, "On the determinants of the upper limits of intertidal distribution of barnacles (Crustacea: Cirripedia)". *Journal of Animal Ecology* v.40, pp.33-48.
- GEE, J.M., 1965, "Chemical stimulation of settlement in larvae of *Spirorbis rupestris* (Serpulidae)". *Animal Behaviour* v.13, pp.181.
- GLASBY, T.M., 1999 "Effects of shading on subtidal epibiotic assemblages". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.248, pp.177-190.
- GLASBY, T.M., CONNELL, J.H., 2001, "Orientation and position of substrata have large effects on epibiotic assemblages". *Marine Ecology Progress Series* v.214, pp.127-135.
- GOFFREDI, S.K, JONES, W.J., SCHOLIN, C.A., MARIN R., VRIJENHOEK, R.C., 2006, "Molecular detection of marine invertebrate larvae". *Marine Biotechnology* v.8, pp.149-160.

- GONZALEZ-RODRIGUEZ, E., VALENTIN, J.L., ANDRE, D.L., JACOB, S.A., 1992, "Upwelling and downwelling at cabo Frio Brazil comparison of biomass and primary production responses". *Journal of Plankton Research* v.14, pp.289-306.
- GOREAU, N., GOREAU, T.J., HAYES, R.L., 1981, "Settling, survivorship and spatial aggregation in planulae and juveniles of the coral *Porites porites* (Pallas)." *Bulletin of Marine Science* v.31, pp.424-435.
- GOSSELIN, L.A., QIAN, P.Y., 1996, "Early post-settlement mortality of an intertidal barnacle: a critical period for survival". *Marine Ecology Progress Series* v.135, pp.69-75.
- GROSBURG, R.K., 1981, "Competitive ability influences habitat choice in marine invertebrates". *Nature* v.290, pp.700-702.
- GUICHARD, F., BOURGET, E., 1998, "Topographic heterogeneity, hydrodynamics, and benthic community structure: a scale dependent cascade". *Marine Ecology Progress Series* v.171, pp.59-70.
- GUIMARAENS, M.A., COUTINHO, R., 1996, "Spatial and temporal variation of benthic marine algae at the Cabo Frio upwelling region, Rio de Janeiro, Brazil". *Aquatic Botany* v.52, pp.283-299.
- GUIMARAENS, M.A., COUTINHO, R. 2000, "Temporal and spatial variation of *Ulva* spp. and water properties in the Cabo Frio upwelling region of Brasil." *Aquatic Botany* v66, pp.101-114.
- HADFIELD, M.G., 1978, "Metamorphosis in marine molluscan larvae: An analysis of stimulus and response". In: Chia, F.S., Rice, M.E., (eds). *Settlement and Metamorphosis of Marine Invertebrate Larvae*, Elsevier, New York, pp.165-175.
- HARDER, T., LAM, C., QIAN, P.Y., 2002, "Induction of larval settlement in the polychaete *Hydroides elegans* by marine biofilms: an investigation of monospecific diatom films as settlement cues". *Marine Ecology Progress Series* v.229, pp.105-112.

- HARRIES, D.B., HARROW, S., WILSON, J. R., MAIR, J.M., DONNAN, D.W., 2007, "The establishment of the invasive alga *Sargassum muticum* on the west coast of Scotland: a preliminary assessment of community effects". *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* v.87, pp.1057-1067.
- HARRIOTT, V.J., 1983a, "Reproductive seasonality, settlement, and post-settlement mortality of *Pocillopora damicornis* (Linnaeus), at Lizard Island, Great Barrier Reef". *Coral Reefs* v.2, pp.151-157.
- HARRIOTT, V.J., 1983b, "Reproductive ecology of four scleractinian species at Lizard Island, Great Barrier Reef". *Coral Reefs* v.2, pp.9-18.
- HART, L.J.& CHIA, F., 1990, "Effect of food supply and body size on the foraging behavior of the burrowing sea urchin *Echinometra mathei* (de Blainville)". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v.135, pp.11-108.
- HARVELL, C.D., 1986, "The ecology and evolution of inducible defences in a marine bryozoan: cues, costs and consequences". *American Naturalist* v.128, pp.810-823.
- HARVELL, C.D., 1992, "Inducible defenses and allocation shifts in a marine bryozoan". *Ecology* v.73, pp.1567-1576.
- HAVENHAND, J.N., SVANE, L., 1991, "Roles of hydrodynamics and larval behaviour in determining spatial aggregation in the tunicate *Ciona intestinalis*". *Marine Ecology Progress Series* v.68, pp.271-276.
- HEDGECOCK, D., 1986, "Is gene flow from pelagic larval dispersal important in the adaptation and evolution of marine invertebrates?". *Bulletin of Marine Science* v.39, pp.550-564.
- HENNING, G., HOFMANN, D.K., BENAYAHU, Y., 1993, "Settlement and metamorphosis of the soft coral *Heteroxenia fuscescens*: microbial interaction". *1st. International Meeting of the International Society of Reefs Studies*, pp.30
- HEYWARD, A.J., NEGRI, A.P., 1999, "Natural inducers for coral larval metamorphosis". *Coral Reefs* v.18, pp. 273-279.

- HIRATSUKA, Y., UEHARA, T., 2007, "Feeding rates absorption efficiency of four species of sea urchins (genus *Echinometra*) fed a prepared diet". *Comparative Biochemistry and Physiology* v. A148, pp.223-229.
- HOLM, E.R., 1990, "Effects of density-dependent mortality on the relationship between recruitment and larval settlement". *Marine Ecology Progress Series* v.60, pp.141-146.
- HUANG, Y-L., DOBRETSOV, S., XIONG, H., QIAN, P-Y., 2007, "Effect of Biofilm Formation by *Pseudoalteromonas spongiae* on Induction of Larval Settlement of the Polychaete *Hydroides elegans*. *Applied and Environmental Microbiology* v.73, pp.6284-6288.
- HUGHES, R.L.JR., WOOLLACOTT, R.M., 1978, "Ultrastructure of potential photoreceptor organs in the larva of *Scrupocellaria bertholetti* (Bryozoa)". *Zoomorphology* v.91, pp.225-234.
- HUGHES, R.L.JR., WOOLLACOTT, R.M., 1980, "Photoreceptors of bryozoan larvae (Cheilostomata, Cellularioidea)". *Zoological Scripta* v.9, pp.129-138.
- HUGHES, T.P., BAIRD, A.H., DINSDALE, E.A., MOLTSCHANIWSKYJ, N.A., PRATCHETT, M.S., TANNER, J.E., WILLIS, B.L., 2000, "Supply-side ecology works both ways: The link between benthic adults, fecundity, and larval recruits." *Ecology* v.81, pp.2241-2249.
- HUGHES, T.P., JACKSON, J.B.C., 1980, "Do corals lie about their age? Some demographic consequences of partial mortality, fission and fusion". *Science* v.209, pp.713-715.
- HUGHES, T.P., JACKSON, J.B.C., 1985, Population dynamics and life histories of corals". *Ecological Monographs* v.55, pp.141-166.
- HUNT, H., SCHEIBLING, R.E., 1997, "Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates". *Marine Ecology Progress Series* v.155, pp.269-301.

- HURLBUT, C.J., 1991a, "The effects of larval abundance, settlement and juvenile mortality on the depth distribution of a colonial ascidian". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.150, pp.183-202.
- HURLBUT, C.J., 1991b, "Larval substratum selection and postsettlement mortality as determinants of the distribution of two bryozoans". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.147, pp.103-119.
- HUSTON, M.A., 1985, "Patterns of species diversity on coral reefs". *Annual Reviews Ecological Systematics* v.16, pp.149-177.
- JACKSON J.B.C., WERTHEIMER, S.P., 1985, "Patterns of reproduction in five common species of Jamaican reef associated bryozoans". In: NIELSEN, C., LARWOOD, G.P., (eds.), *Bryozoa Ordovician to recent*; 6th International conference, Vienna, Austria. MAPS, pp.161-168
- JACKSON, J.B.C., 1977, "Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies". *The American Naturalist* v.111, pp.743-767.
- JACKSON, J.B.C., HUGHES, T.P., 1985, "Adaptive Strategies of Coral-Reef Invertebrates". *American Scientist* v.73:, pp.265-274.
- JACKSON, J.B.C., WINSTON, J.E., 1982, "Ecology of cryptic coral reef communities. I. Distribution and abundance of major groups of encrusting organisms". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.57, pp.135-147.
- JENKINS, S.R., HAWKINS, S.J., 2003, "Barnacle larval supply to sheltered rocky shores: A limiting factor?". *Hydrobiologia*, v.503, pp:143-151.
- KEOUGH, M.J., 1983, "Patterns of recruitment of sessile invertebrates in two subtidal habitats". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.66, pp.213-245.
- KEOUGH, M.J., 1984, "Kin-recognition and the spatial distribution of larvae of the bryozoan *Bugula neritina*". *Evolution* v.38:142-147.

- KEOUGH, M.J., 1989, "Dispersal of the bryozoan *Bugula neritina* and effects of adults on newly metamorphosed juveniles". *Marine Ecology Progress Series* v.57, pp.163-171
- KEOUGH, M.J., DOWNES, B., 1982, "Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality". *Oecologia* v.54, pp.348-352.
- KEOUGH, M.J., RAIMONDI, P.T., 1995, "Responses of settling invertebrate larvae to bioorganic films: Effects of large-scale variation in films". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.207, pp.59-78.
- KINGSFORD, M.J., 1990, "Linear oceanographic features: a focus for research on recruitment processes". *Australian Journal of Ecology* v.15, pp.391-401.
- KIRCHMAN, D., DUCKLOW, H., MITCHELL, R., 1982, "Estimates of bacterial growth from changes in uptake rates and biomass". *Applied Environmental Microbiology* v.44, pp.1296-1307.
- KOCAK, F., ZAMBONI, N., 1999, "Settlement and seasonal changes of sessile macrobenthic communities on the panels in the Loano artificial reef (Ligurian Sea, NW Mediterranean)". *Oebalia* v.24, pp.17-37.
- KOEHL, M.A.R., 2007, "Mini review: Hydrodynamics of larval settlement into fouling communities". *Biofouling* v.23, pp.357-368.
- KOHLER, K.E., GILL, S.M., 2006, "Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology". *Computers and Geosciences* v.32, n.9, pp. 1259-1269
- KREBS, C., 1989, *Ecological Methodology*. HarperCollins, New York.
- LABOREL, J., 1969 "Madréporaires et hydrocoralliaires récifaux des côtes Brésiliennes. Systématique, écologie, répartition verticale et géographique". *Annales de l'Institut Océanographique*, Paris, v47, pp.171-229.

- LABOREL, J., 1970 "Les peuplements de madréporaires des cotes tropicales du Brésil." *Annales de L'Université d'Abidjan*, (E)2 (3), pp.1-262.
- LANG, J.C., CHORNESKY, E.C., 1990, "Competition between scleractinian reef corals: a review of mechanisms and effects". In: DUBINSKY, Z., (ed.) *Ecosystems of the World. Coral Reefs* v.25, pp.209-252.
- LEICHTER, J.J., SHELLENBARGER, G., GENOVESE, S.J., 1988 "Breaking internal waves on a Florida (USA) coral reef: A plankton pump at work?". *Marine Ecology Progress Series* v.166, pp.83-97.
- LEICHTER, J.J., WITMAN, J.D., 1997, "Water flow over subtidal rock walls: Relation to distributions and growth rates of sessile suspension feeders in the Gulf of Maine water flow and growth rates". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.209, pp.293-307.
- LEITZ, T., 1997, "Induction of settlement and metamorphosis of Cnidarian larvae: Signals and signal transduction". *Invertebrate Reproduction and Development* v.31, pp.109-122.
- LENZ, M., MOLIS, M., WAHL, M., 2004 "Testing the intermediate disturbance hypothesis: response of fouling communities to various levels of emersion intensity". *Marine Ecology Progress Series* v.278, pp.53-65.
- LEWIN, R., 1986, "Supply-side ecology". *Science* v.234, pp.25-27.
- LEWIS, J., 1970, "Spatial distribution and pattern of some Atlantic Reef Corals". *Nature* v.227, pp.1158-1159.
- LEWIS, J., 1974a, "Settlement and growth factors influencing the contagious distribution of some Atlantic reef corals". *Proceedings of the 2nd International coral reef Symposium* v.2, pp.201-205.
- LEWIS, J.B., 1974b, "The settlement behaviour of planulae larvae of the hermatypic coral *Favia fragum* (Esper)". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.15, pp.165-172.

- LEWIS, J.B., 1974c "The importance of light and food upon the early growth of the reef coral *Favia fragum* (Esper)". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.15, pp.299-304.
- LILLEY, S.A., SCHIEL, D.R., 2006, "Community effects following the deletion of a habitat-forming alga from rocky marine shores". *Oecologia* (Berlin) v.148, pp.672-681.
- LILLIEFORS, H., 1967, "On the Kolmogorov-Smirnov test for normality with mean and variance unknown", *Journal of the American Statistical Association* v.62, pp. 399-402.
- LINS DE BARROS, M.M., CASTRO, C.B., PIRES, D.O., SEGAL, B., 2000, "Coexistence of reef organisms in the Abrolhos Archipelago, Brazil". *Revista de Biologia Tropical* v.48, pp.741-747.
- MA, H., GRASSLE, J.P., 2004, "Invertebrate larval availability during summer upwelling and downwelling on the inner continental shelf off New Jersey". *Journal of Marine Research* v.62, pp.837-865.
- MAIDA, M., SAMMARCO, P.W., COLL, J.C., 2001 " Effects of soft corals on scleractinian coral recruitment. II: Allelopathy, spat survivorship and reef community structure". *Marine Ecology* v.22, pp.397-414.
- MAKI, J., RITTSCHOF, D., SCHMIDT, A.R., SNYDER, A.G., MITCHELL, R., 1989, "Factors controlling attachment of bryozoan larvae: a comparison of bacterial films and unfiled surfaces". *The Biological Bulletin* v.177, pp.295-302.
- MALDONADO, M., YOUNG, C., 1996, "Effects of physical factors on larval behavior, settlement and recruitment of four tropical demosponges". *Marine Ecology Progress Series* v.138, pp.169-180.
- MARIANI, S., 2003, "Recruitment in invertebrates with short-lived larvae: the case of the bryozoan *Disporella hispida* (Fleming)". *Helgoland Marine Research* v.57, pp.47-53.

- MARSHALL, D.J., KEOUGH, M. J., 2003, "Effects of settler size and density on early post-settlement survival of *Ciona intestinalis* in the field". *Marine Ecology Progress Series*, v.259, pp:139-144.
- MAUGHAN, B.C., 2001, "The effects of sedimentation and light on recruitment and development of a temperate, subtidal, epifaunal community." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.256, pp. 59-71.
- MCCARTNEY, M.A., KELLER, G., LESSIOS, A, 2000, "Dispersal barriers in tropical oceans and speciation in Atlantic and eastern Pacific sea urchins of the genus *Echinometra*". *Molecular Ecology* v.9, pp.1391-1400.
- MCCLANAHAN, T., MURTIGA, M., 2001, "The Ecology of *Echinometra*". In: Lawrence, J., (ed.), *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology; Developments in Aquaculture and Fisheries Science*. Elsevier Science, Amsterdam v.32, pp. 225-243.
- MCCLINTOCK, J.B., KLINGER, T.S., LAWRENCE, J.M., 1982, "Feeding preference of echinoids for plant and animal food models". *Bulletin of marine Science* v.32, pp.365-369.
- MCGOVERN, T.M., 2003, "Plastic reproductive strategies in a clonal marine invertebrate". *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences, Series B* 270, pp.2517-2522.
- MCKINNEY, F.K., JACKSON, J.B.C., 1989, *Bryozoan evolution*. The University of Chicago Press, Chicago. 238p.
- MEADOWS, P.S., 1969, "Settlement, growth and competition in sublittoral populations of barnacles". *Hydrobiologia* v.33, pp.65-93.
- MEESTERS, E.H., HILTERMAN, M., KARDINAAL, E., 2001, "Colony size-frequency distributions of scleractinian coral populations: Spatial and interspecific variation". *Marine Ecology Progress Series* v.209, pp.43-54.

- MEIRE, P.M., DEREU, P.J.M. DEVELTER, D.W.G., 1989, "Aggregation of littoral macrobenthic species: some theoretical and practical considerations". *Hydrobiologia* v.175, pp.137-148.
- MENDES, C.L.T., TAVARES, C.M., 2006, "The relation of algal availability and food preferences in the field diet of the equinoid *Echinometra lucunter* on a rocky shore in southeast Brazil". *Journal of Coastal Research* v.2, pp.1197-1201.
- MENGE, B.A., BERLOW, E.L., BLANCHETTE, C.A., NAVARRETE, S.A., YAMADA, S.B., 1994, "The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat". *Ecological Monographs* v.64, pp.249-286.
- MENGE, B.A., SUTHERLAND, J.P., 1987, "Community Regulation - Variation in Disturbance, Competition, and Predation in Relation to Environmental-Stress and Recruitment." *American Naturalist* v.130, pp.730-757.
- MIGOTO, A.E, 2000, "Avaliação do estado do conhecimento da diversidade de invertebrados marinhos no Brasil". *Avaliação do estado do conhecimento da diversidade biológica do Brasil*, MMA-GTB/CNPq-NEPAM/UNICAMP. Ministério do Meio Ambiente - MMA, Secretaria de Biodiversidade e Florestas - SBF, 75p.
- MILEIKOVSKY, S.A., 1974, "On predation of pelagic larvae and early juveniles of marine bottom invertebrates by adult benthic invertebrates and their passing alive through their predators". *Marine Biology* v.26, pp.303-311.
- MILLER ,K.M., CAREFOOT, T.H., 1989, "The role of spatial and size refuges in the interaction between juvenile barnacles and grazing limpets". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.134, pp.157-174.
- MILLER, K.J., 1998, "Short-distance dispersal of black coral larvae: inference from spatial analysis of colony genotypes". *Marine Ecology Progress Series* v.163, pp.225-233.

- MILLER, S.E., 1993, "Larval period and its influence on post-larval life history: a comparison of lecithotrophy and facultative planktotrophy in the aeolid nudibranch *Phestilla sibogae*". *Marine Biology* v.117, pp.635-645.
- MILLS, S.C., PEYROT-CLAUSADE, M., FONTAINE, M.F., 2000, "Ingestion and transformation of algal turf by *Echinometra mathaei* on Tiahura fringing reef (French Polynesia)". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.254, pp.71-84.
- MINCHINTON, T.E., SCHEIBLING, R.E., 1993, "Free-Space Availability and Larval Substratum Selection as Determinants of Barnacle Population-Structure in a Developing Rocky Intertidal Community". *Marine Ecology Progress Series* v.95, pp.233-244.
- MOORE, P.G., 1975, "The role of habitat selection in determining the local distribution of animals in the sea". *Marine Behavior Physiology* v3, pp.97-100.
- MORGAN, S.G., 2001, "The larval ecology of marine communities", In: BERTNESS, M.D., GAINES, S.D., HAY, M.E., (eds.). *The Ecology of Marine Communities*, Sinauer Associates, New York. p.159-181.
- MORSE, A., 1991, "How do planktonic larvae know where to settle?" *American Scientist* v.79, pp.154-167.
- MORSE, A., MORSE, D., 1996, "Flypapers for coral and other planktonic larvae". *BioScience* v.46, pp.254-262.
- MORSE, D.E., HOOKER, N., MORSE, A.N.C., JENSEN, R.A., 1988, "Control of larval metamorphosis and recruitment in sympatric agariciid corals". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.116, pp.193-217.
- MUKO, S.K., SAKAI, K., IWASA, Y., 2001a, "Dynamics of marine sessile organisms with space-limited growth and recruitment: application to corals." *Journal of Theoretical Biology* v.210, pp.67-80.

- MUKO, S.K., SAKAI, K., IWASA, Y., 2001b, "Size distribution dynamics for a marine sessile organism with space-limitation in growth and recruitment: application to a coral population." *Journal of Animal Ecology* v.70, pp.579-589.
- MULLINEAUX, L.S., GARLAND, E.D., 1993, "Larval recruitment in response to manipulated field flows". *Marine Biology* v.116, pp.667-683.
- Mumby, P.J., 2006, "The impact of exploiting grazers (Scaridae) on the dynamics of Caribbean coral reefs". *Ecological Applications*, v.16, pp.747-769.
- NANDAKUMAR, K. 1995, "Competitive interactions among sessile organisms in Tomioka Bay, south Japan: importance of light conditions on the panels surface". *Marine Biology* v.121, pp.713-719.
- NAVARRETE, S.A., WIETERS, E.A., 2000, "Variation in barnacle recruitment over small scales: larval predation by adults and maintenance of community pattern". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.253, pp.131-148.
- NEUDECKER, S., 1979, "Effects of grazing and browsing fishes on the zonation of corals in Guam". *Ecology* v.60, pp.666-672.
- NISHIYAMA, G., BAKUS, G., 2002, "The influence of three sponge species on the settlement and growth of bryozoans". *Bolletino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova* v.66-67, pp.145.
- NYDA, M., STACHOWICZ, J.J., 2007, "Predator effects on fouling community development. of competition for space and food". *Nature* v.281, pp.475-477.
- O'DEA, A., JACKSON, J.B.C., 2002, "Bryozoan growth mirrors contrasting seasonal regimes across the Isthmus of Panama". *Palaeo* v.185, pp.77-94.
- OLIVEIRA, M.C., 1991, "Survival of seaweeds ingested by three species of tropical sea urchins from Brazil". *Hydrobiologia* v.222, pp.13-17.
- OLIVER, J.K., WILLIS, B.L., 2004, "Coral-spawn slicks in the Great Barrier Reef: preliminary observations". *Marine Biology* v.94, pp.521-529.

- OLSON, R.R., 1983, "Ascidian-Prochloron symbiosis- the role of larval in midday larval release and settlement". *Biological Bulletin* v.165, pp.221-240.
- OSMAN, R.W., WHITLATCH, B.R, ZAJAC, R.N., 1989, "Effect of resident species on recruitment into a community: larval settlement versus post-settlement mortality in the oyster *Crassostrea virginica*". *Marine Ecology Progress Series* v.54, pp.61-73.
- OSMAN, R.W., WHITLATCH, R.B., 1995a, "Predation on early ontogenetic life stages and its effect on recruitment into a marine epifaunal community". *Marine Ecology Progress Series* v.117, pp.111-126.
- OSMAN, R.W., WHITLATCH, R.B., 1995b, "The influence of resident adults on larval settlement: experiments with four species of ascidians". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.190, pp.199-220.
- OSMAN, R.W., WHITLATCH, R.B., 2004, "The control of the development of a marine benthic community by predation on recruits". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, v.311, n.1, pp.117-145.
- OSMAN, R.W., WHITLATCH, R.B., MALATESTA, R.J., 1992, "Potential role of micro-predators in determining recruitment into a marine community". *Marine Ecology Progress Series* v.83, pp.35-43.
- PATIL, J.S., ANIL, A.C., 2005 "Influence of diatom exopolymers and biofilms on metamorphosis in the barnacle *Balanus amphitrite*". *Marine Ecology Progress Series*, 301, pp:231-245.
- PAWLIK, J.R., 1992, "Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates". *Oceanography and Marine Biology* v.30, pp.273-335.
- PAWLIK, J.R., BUTMAN, C.A., 1993, "Settlement of a marine tube worm as a function of current velocity - interacting effects of hydrodynamics and behavior". *Limnology and Oceanography* v.38, pp.1730-1740.

- PAWLIK, J.R., CHIA, F.S., 1991 "Larval settlement of *Sabellaria cementarium* moore, and comparisons with other species of Sabellariid polychaetes." *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* v.69, pp.765-770.
- PAYANDEH, B., 1970,. "Comparison of methods for assessing spatial distribution of trees." *Forest Science* v.16, pp.312-316.
- PEARCE, C.M., SCHEIBLING, R.E., 1990, "Induction of metamorphosis of larvae of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, by coralline red algae". *Biological Bulletin* v.179, pp.304-311.
- PECHENIK, J.A., 1990, "Delayed metamorphosis by larvae of benthic marine invertebrates: does it occur? Is there a price to pay?". *Ophelia* v.32, pp.63-94.
- PETRAITIS, P.S., 1983, "Grazing patterns of the periwinkle and their effect on sessile intertidal organisms". *Ecology* v.64, pp.522-533.
- PFEIFFER-HERBERT, A.S., MCMANUS, M.A., RAIMONDI, P.T., CHAO, Y., CHAI, F., 2007, "Dispersal of barnacle larvae along the central California coast: A modeling study". *Limnology and Oceanography* v.52, pp.1559-1569.
- PINEDA, J., 1991, "Predictable upwelling and the shoreward transport of planktonic larvae by internal tidal bores". *Science* v.253, pp.548-551.
- PIRES, A. WOOLLACOTT, R.M., 1983, "A direct and active influence of gravity on the behavior of a marine invertebrate larvae". *Science* v.220, pp.731-733.
- PIRES, D.O., CASTRO, C.B., RATTO, C.C., 1999, "Reef coral reproduction in the Abrolhos Reef Complex, Brazil: the endemic genus *Mussismilia*". *Marine Biology*. v.135, pp.463-471.
- PRINCE, J., 1995, "Limited effects of the sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville) on the recruitment of benthic algae and macroinvertebrates into intertidal rock platforms at Rottneest Island. Western Australia". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.186, pp.237-258.

- QIAN, P-Y., CHIA, F.S., 1994, "Effects of food quantity on growth and reproductive characteristics of *Capitella* sp. (Annelida: Polychaeta)". *Invertebrate Reproduction and Development* v.26, pp.175–185.
- QIAN, P-Y., RITTSCHOF, D., SREEDHAR, B., CHIA, F., 1999, "Macrofouling in unidirectional flow: miniature pipes as experimental models for studying the effects of hydrodynamics on invertebrate larval settlement". *Marine Ecology Progress Series* v.191, pp.141-151.
- RAIMONDI, P.T. KEOUGH, M.J. 1990, "Behaviour variability in marine larvae". *Australian journal of Ecology* v.15, pp.427-437.
- RAIMONDI, P.T., 1991, "The settlement of *Chthamalus anisopoma* largely determines its adult distribution". *Oecologia* v.85, pp.349–360.
- REED, C.G., 1991, "Bryozoa". In: GIESE, A.C., PEARSE, J.S., PEARSE, V.B., (eds.). *Reproduction of marine invertebrates. Vol. VI, echinoderms and lophophorates.* The Boxwood Press, Pacific Grove, California 807p.
- RICHMOND, C.E., WOODIN, S.A., 1996, "Short-term fluctuations in salinity: effects on planktonic invertebrate larvae". *Marine Ecology Progress Series* v.133, pp.167-177.
- RITTSCHOF, D., BRANSCOMB, E.S., COSTLOW, J.D., 1984 "Settlement and behavior in relation to flow and surface in larval barnacles *Balanus amphitrite*". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.82, pp.131-146.
- RIVER, G.F., EDMUNDS, P.J., 2001 "Mechanisms of interaction between macroalgae and scleractinians on a coral reef in Jamaica". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.261, pp.159-172.
- ROBERTS, D., RITTSCHOF, D., HOLM, E., SCHMIDT, A.R., 1991, „Factors influencing initial larval settlement: temporal, spatial and surface molecular components". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.150, pp.203-211.

- ROBLES, C., SHERWOOD-STEPHENS, R., ALVARADO, M., 1995, "Responses of a key intertidal predator to varying recruitment of its prey". *Ecology* v.76, pp.565-579.
- ROBLES, C.D., 1997, "Changing recruitment in constant species assemblages: implications for predation theory in intertidal communities". *Ecology* v.78, pp.1400-1414.
- ROCHA, M.R., CRUZ, L.M., TITO, A.R.S., 1999, "The biology of *Phallusia nigra* Savigny, 1816 (Tunicata: Ascidiacea) in southern Brazil: spatial distribution and reproductive cycle". *Bulletin of Marine Science* v.64, pp.77-87.
- ROCHA, R.M., 1991, "Replacement of the compound ascidian species in a southeastern Brazilian fouling community". *Boletim do Instituto Oceanografico* v.39, n.2, pp.141-153.
- ROGERS, C.S., GILNACK, M., FITZ, C., 1983, "Monitoring of coral reefs with linear transects: a study of storm damage." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.66, pp.285-300.
- ROUGHGARDEN, J., GAINES, S., POSSINGHAM, H., 1988, "Recruitment dynamics in complex life cycles". *Science* v.241, pp.1460-1466.
- ROUGHGARDEN, J., PENNINGTON, J.T., STONER, D., ALEXANDER, S., MILLER, K., 1991, "Collisions of upwelling fronts with the intertidal zone - the cause of recruitment pulses in barnacle populations of Central California". *Acta Oecologica - International Journal of Ecology* v.12, pp.35-51.
- RYLAND, J.S. 1970, *Bryozoans*. Hutchinson University Library, Londres. 175p
- RYLAND, J.S., 1960, "Experiments on the influence of light on the behaviour of polyzoan larvae". *Journal of Experimental Biology* v.37, pp.783-800.
- SAFRIEL, U.N., EREZ, N., KEASAR, T., 1994, "How do limpets maintain barnacle-free submerged artificial surfaces?" *Bulletin of Marine Science* v.54, pp.17-23.

- SAKAI, K., 1998, "Effect of colony size, polyp size, and budding mode on egg production in a colonial coral". *Biological Bulletin* v.195, pp.319-325.
- SALE, P.F., 1977, "Maintenance of high diversity in coral reef fish communities". *American Naturalist* v.111, pp.37-359.
- SAMMARCO, P.W., 1980, "Diadema and its relationship to coral spat mortality: grazing, competition, and biological disturbance". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.45, pp.245-272.
- SAMMARCO, P.W., 1982, "Echinoid grazing as a structuring force in coral communities: whole reef manipulations." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.61, pp.31-35.
- SAMMARCO, P.W., 1985, "The Great Barrier Reef vs. the Caribbean: Comparisons of grazers, coral recruitment patterns and reef recovery." *Proceedings of the Fifth International coral reef Symposium* v.4, pp.391-397.
- SAMMARCO, P.W., ANDREWS, J.C., 1989, "The Helix Experiment: differential local recruitment patterns in Great Barrier Reef Corals". *Limnology and Oceanography* v.34, pp.898-914.
- SANCHEZ, I., FERNANDEZ, C., ARRONTES, J., 2005, "Long-term changes in the structure of intertidal assemblages after invasion by *Sargassum muticum* (Phaeophyta)". *Journal of Phycology* v.41, pp.942-949.
- SÁNCHEZ-JÉREZ, P., CESAR, A., CORTEZ, F.S., PEREIRA, C.D.S., SILVA, S.L.R., 2001, "Spatial distribution of the most abundant urchin populations on the southeast coast of São Paulo (Brazil)". *Ciencias Marinas* v.27, pp.139-153.
- SAVI, D.C., 2003, "Efeito da construção de um quebramar sobre os processos morfológicos e sedimentares na Enseada dos Anjos, Arraial do Cabo, RJ." Dissertação de mestrado, Rio de Janeiro: UFRJ/IGEO, 120p
- SCHELTEMA, R.S., 1974, "Relationship of dispersal to geographical distribution and morphological variation in the polychaete family Chaetopteridae." *Thalassia Jugoslavia* v.10, pp.297-312.

- SHELTEMA, R.S., WILLIAMS, I.P., SHAW, M.A., LOUDON, C., 1981, "Gregarious settlement by the larvae of *Hydroides dianthus* (Polychaeta, Serpulidae)". *Marine Ecology Progress Series* v.5, pp.69-74.
- SCHOLZ, J., 2001, "Bryozoan morphoprocesses". *International Bryozoan Association. - 12th Conference – Abstracts.*
- SCHOPF, T.J.M., DUTTON, A.R., 1976, "Parallel clines in morphologic and genetic differentiation in a coastal zone marine invertebrate: the bryozoan *Schizoporella errata*." *Paleobiology* v.2, pp.343.
- SEBENS, K., 1982, "Competition for space: Growth rate, reproductive output, and escape in size". *The American Naturalist* v.120, pp.189-197.
- SEBENS, K., HELMUTH, B., CARRINGTON, E., AGIUS, B., 2003, "Effects of water flow on growth and energetics of the scleractinian coral *Agaricia tenuifolia* in Belize." *Coral Reefs* v.22, pp.35-47.
- SHEPPARD, C.R.C., 1979, "Interspecific aggression between reef corals with reference to their distribution". *Marine Ecology Progress Series* v.1, pp.237-247.
- SIDDON, C.E., WITMAN, J.D., 2003, "Influence of chronic, low-level hydrodynamic forces on subtidal community structure". *Marine Ecology Progress Series* v.261, pp.99-110.
- SILVA, A.C., 1985, *Sedimentação e morfologia do fundo da plataforma continental interna nas proximidades de Cabo Frio, RJ*. Dissertação de mestrado. Instituto de Geociência, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- SJÖGREN, M., DAHLSTRÖM, M., GÖRANSSON, U., JONSSON, P.R., BOHLIN, L., 2004, "Recruitment in the field of *Balanus improvisus* and *Mytilus edulis* in response to the antifouling cyclopeptides baretin and 8,9-dihydrobaretin from the marine sponge *Geodia barrett*". *Biofouling* v6, pp.291-297.
- SMITH, F., WITMAN, J.D., 1999, "Species diversity in subtidal landscapes: Maintenance by physical processes and larval recruitment". *Ecology* (Washington DC) v.80, pp.51-69.

- SMITH, J.R., REED, B.J., MOHAJERANI, L, 2004, "Influence of abiotic factors on the persistence of kelp habitats along the north coast of Santa Monica Bay." *Bulletin Southern California Academy of Sciences* v.103, pp.79-92.
- SMITH, S.R., 1997, "Patterns of coral settlement, recruitment and juvenile mortality with depth at Conch Reef, Florida." *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium, Panama*. v.2, pp.1197-1202.
- SOKAL, R.R., ROHLF, F.J., 1995, *Biometry*. W.H Freeman and Company, New York, NY. 887p
- STACHOWICZ, J.J., BRUNO, J.F., DUFFY, J.E. 2007, "Understanding the effects of marine biodiversity on communities and ecosystems." *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* v.38, pp.739-766.
- STACHOWICZ, J.T., FRIED., H, OSMAN, R.W., WHITLATCH, R.B., 2002 "Biodiversity, invasion resistance and marine ecosystem function: reconciling pattern and process". *Ecological Society of America* v.83, n.9, pp.2575-2590.
- STENECK, R.S., WATLING, 1982, "Feeding capabilities and limitation of herbivorous mollusks: a functional group approach". *Marine Biology* v.68, pp.299-319.
- STONER, D., 1990, "Recruitment of a tropical colonial ascidian: relative importance of pre-settlement vs. post-settlement processes". *Ecology* v.71, pp.1682-1690.
- STRATHMANN, R.R., STRATHMANN, M.F., 1982, „The relation between adult size and brooding in marine invertebrates". *American Naturalist* v.119, pp.91-101.
- SUTHERLAND, J.P., 1978, "Functional roles of *Schizoporella* and *Styela* in the fouling community at Beaufort, North Carolina." *Ecology* v.2, pp.257-264.
- SUTHERLAND, J.P., 1987, "Recruitment limitations in a tropical intertidal barnacle: *Tetraclita panamensis* (Pilsbry) on the Pacific coast of Costa Rica." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.113, pp.267-282.
- SUTHERLAND, J.P., KARLSON, R.H, 1973, "Succession and seasonal progression in the fouling community at Baufort, North Carolina. *In:3th International Congress*

- on Marine Corrosion and Fouling*. Northwestern University Press, Illinois, pp.906-929.
- SUTHERLAND, J.P., KARLSON, H., 1977, "Development and Stability of Fouling Community at Beaufort, North Carolina". *Ecological Monographs* v.47, pp.425-446.
- SUTHERLAND, J.P., ORTEGA, S., 1986, "Competition conditional on recruitment and temporary escape from predators on a tropical rocky shore". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.95, pp.155-166.
- SWANSON, R.L., MARSHALL, D.J., STEINBERG, P.D., 2007. "Larval desperation and histamine: how simple responses can lead to complex changes in larval behaviour". *Journal of Experimental Biology*, v210, n.18, pp.3228-3235.
- SZMANT-FROELICH, A., REUTTER, M., RIGGS, L., 1985, "Sexual reproduction of *Favia fragum* (Esper): Lunar patterns of gametogenesis, embriogenesis and planulation in Puerto Rico." *Bulletin of Marine Science* v.37, pp.880-892.
- TAMBURRI, M.N., ZIMMER-FAUST, R.K., TAMPLIN, M.L., 1992, "Natural sources and properties of chemical inducers mediating settlement of oyster larvae: A re-examination". *Biological Bulletin* (Woods Hole) v.183, n.2, pp.327-338.
- TEWFIK, A., GUICHARD, F., MCCANN, K.S., 2007, "Influence of acute and chronic disturbance on macrophyte landscape zonation". *Marine Ecology Progress Series* v.335, pp.111-121.
- THACKER, R.W., BECERRO, M.A., LUMBANG, W.A., PAUL, V.J., 1998, "Allelopathic interactions between sponges on a tropical reef." *Ecology* v.79, pp.1740-1750.
- THIYAGARAJAN, K.V.K., NAIR., O., SUBRAMONIAM, T., 2002, "Larval settlement behaviour of the barnacle *Balanus reticulatus* in the laboratory." *Journal of Marine Biology and Association*, U.K. v.82, pp.579-582.

- THORSON, G., 1950, "Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates." *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* v.25, pp.1-45.
- TOONEN, R.J., PAWLIK, J.R., 1994, "Foundations of gregariousness". *Nature* v.370, pp.511-512.
- TOONEN, R.J., PAWLIK, J.R., 2001, "Settlement of the gregarious tube worm *Hydroides dianthus* (Polychaeta: Serpulidae). II. Testing the desperate larva hypothesis." *Marine Ecology-Progress Series* v.224, pp.115-131.
- TSOUNIS, G., ROSSI, S., LAUDIEN, J. 2006, "Diet and seasonal prey capture rates in the Mediterranean red coral (*Corallium rubrum* L.)". *Marine Biology* v.149, pp.313-325.
- TURNER, S.J., TODD, C.D., 1991, "The effects of *Gibbula cineraria* (L.), *Nucella lapillus* (L.) and *Asterias rubens* L. on developing epifaunal assemblages." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.154, pp.191-213.
- TUYA, F., CISNEROS-AGUIRRE, J., ORTEGA-BORGES, L., HAROUN, R.J., 2007, "Bathymetric segregation of sea urchins on reefs of the Canarian Archipelago: Role of flow-induced forces". *Estuarine Coastal and Shelf Science* v.73, pp.481-488.
- TUYA, F., MARTIN, J.A., LUQUE, A., 2004, "Patterns of nocturnal movement of the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* (Philippi) in Gran Canaria (the Canary Islands, central East Atlantic Ocean)." *Helgoland Marine Research* v.58, pp.26-31.
- UNDERWOOD, A.J., 1997, *Experiments in Ecology; Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, New York, NY. 504p
- UNDERWOOD, A.J., KEOUGH, M.J., 2001, "Supply-side ecology: the nature and consequences of variations in recruitment of intertidal organisms". *In:*

- BERTNESS, M.D., GAINES, S.D., HAY, M.E., (eds), *Marine community ecology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Maine, pp. 183-200.
- URIZ, M.J., MALDONADO, M. TURON, X., MARTI, R., 1998, "How do reproductive output, larval behaviour, and recruitment contribute to adult spatial patterns in Mediterranean encrusting sponges?" *Marine Ecology-Progress Series* v.167, pp.137-148.
- VALENTIN, J.L., 1974, "O plâncton na ressurgência de Cabo Frio (Brasil). Primeiras observações sobre estrutura física, química e biológicas das águas da estação fixa (período de 04/02 a 16/04/1974)". *Instituto de Pesquisa Marinha*. V.99, pp.1-68.
- VALENTIN, J.L., 1984, "Analysis of hydrobiological parameters in the Cabo frio Brazil upwelling." *Marine Biology* v.82, pp.259-276.
- VALENTIN, J.L., COUTINHO, R., 1990, "Modelling maximum chlorophyll in the Cabo Frio (Brazil) upwelling, a preliminary approach". *Ecological Modelling* v.52, pp.103-113.
- VAN DEN HOEK, C., CORTEL-BREEMAN, A.M., BAK, R.P.M., BURT, G.V., 1978, "The distribution of algae, corals and gorgonians in relation to depth, light attenuation, water movement and grazing pressure in the fringing coral reef of Curacao, Netherlands Antilles". *Aquatic Botany* v.5, pp.1-46.
- VERMEIJ, G.J., 1972, "Intraspecific shore level size gradients in intertidal mollusks". *Ecology* (Washington D C) v.53, pp.693-700.
- VIZE, P.D., EMBESI, J.A., NICKELL, M., BROWN, D.P., HAGMAN, D.K., 2005, "Tight temporal consistency of coral mass spawning at the Flower Garden Banks, Gulf of Mexico, from 1997–2003." *Gulf Mexico Science* v.23, pp.107–114.
- WAHLE, C.M., 1980, "Detection, pursuit, and overgrowth of tropical gorgonians by milleporid hydrocorals: Perseus and Medusa revisited." *Science* v.209, pp.689-691
- WALTERS, L., WETHEY, D., 1996, "Settlement and early post-settlement survival of sessile marine invertebrates on topographically complex surfaces: the importance

- of refuge dimensions and adult morphology". *Marine Ecology Progress Series* v.137, pp.161-171.
- WALTERS, L.J., HADFIELD, M.G., DEL CARMEN, K.A., 1997, "The importance of larval choice and hydrodynamics in creating aggregations of *Hydroides elegans* (Polychaeta: Serpulidae)." *Invertebrate Biology* v.116, pp.102-114.
- WARNER, R.R., CHESSON, P.L., 1985, "Coexistence mediated by recruitment fluctuations- a field guide to the storage effect". *American Naturalist* v.125, pp.:769-787.
- WATTS, A., SCHEIBLING, R.E., MARSH, A.G., MCCLINTOCK, J.B., 1983, "Induction of aberrant ray numbers in *Echinaster* sp. (Echinodermata: Asteroidea) by high salinity". *Florida Science* v.46, pp.125-128.
- WELCH, B.L., 1947, "The generalization of 'Student's' problem when several different population variances are involved". *Biometrika* v.34, pp.28-35.
- WELCH, B.L., 1951, "On the comparison of several mean values: An alternative approach". *Biometrika* v.38, pp.330-336.
- WENDT, D.E., 1996, "Effect of larval swimming duration on success of metamorphosis and size of the ancestrular lophophore in *Bugula neritina* (Bryozoa)." *Biological Bulletin* v.191, pp.224-233.
- WENDT, D.E., 1998, "Effect of larval swimming duration on growth and reproduction of *Bugula neritina* (Bryozoa) under field conditions". *Biological Bulletin* v.195, pp.126-35.
- WETHEY, D.S., 1986, "Ranking of settlement cues by barnacle larvae - influence of surface contour." *Bulletin of Marine Science* v.39, pp.393-400.
- WILDISH, D., KRISTMANSON, D., 1997, *Benthic Suspension Feeders and Flow*. Cambridge University Press, Cambridge 409 pp.
- WILSON, J., HARRISON, P., 1998, "Settlement-competency periods of larvae of three species of scleractinian corals". *Marine Biology* v.131, pp.339-345.

- WING, R.S., LARGIER, J.L., BOTSFORD, L.W., QUINN, J.F., 1995, "Settlement and transport of benthic invertebrates in an intermittent upwelling region." *Limnology and Oceanography* v.40, pp.316-329.
- WING, S.R., BOTSFORD, L.W., QUINN, J.F., 1998 "The impact of coastal circulation on the spatial distribution of invertebrate recruitment, with implications for management." *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* v.125, pp.285-294.
- WINSTON, J., JACKSON, J.B.C., 1984, 'Ecology of cryptic coral reef communities. IV. Community development and life histories of encrusting cheilostomo bryozoan.' *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* v.76, pp.1-21.
- WOODIN, S.A., 2007, "Behavioral cues, recruitment, and relative mobility: rocky shores vs sediments'. *Bulletin of Marine Science* v.81, pp.181-189.
- WULFF, J. L., 2005, "Trade-offs in resistance to competitors and predators, and their effects on the diversity of tropical marine sponges." *Journal of Animal Ecology* v.74, pp.313-321.
- YONESHIGUE, Y. VALENTIN. J.L., 1988, "Comunidades algais fotófilas de infralitoral de Cabo Frio, Rio de Janeiro, Brasil." *Gayana Botânica.* v.45, pp.61-75.
- YOO, J.S., 2003, 'Biodiversity and community structure of marine benthic organisms in the rocky shore of Dongbaekseom, Busan.' *Algae* v.18, pp.225-232.
- YOUNG, C.M, CHIA, F.S., 1981, "Laboratory evidence for delay ao larval settlement in response to a dominant competitor." *International Journal of Invertebrate Reproduction* v.3, pp.221-226.
- YOUNG, C.M., CHIA, F.S., 1984, "Microhabitat-associated variability in survival and growth of subtidal solitary ascidians during the first 21 days after settlement." *Marine Biology* v.81, pp.61-68.
- YOUNG, C.M., GOTELLI, N.J., 1988, "Larval predation by barnacles: effects on patch colonisation in a shallow subtidal community.' *Ecology* v.69, pp.624-634.

ZAR, J.H., 1974, *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.

ZHANG, Q-G., ZHANG, D-Y., 2006, "Resource availability and biodiversity effects on the productivity, temporal variability and resistance of experimental algal communities." *Oikos* v.114, pp.385-396.

ZILBERBERG, C., EDMUNDS, P.J., 2001, "Competition among small colonies of *Agaricia*: the importance of size asymmetry in determining competitive outcome." *Marine Ecology Progress Series* v.221, pp.125-133.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)