

A INFLUÊNCIA DOS PEIXES HERBÍVOROS SOBRE A COBERTURA DO MACROFITOBENTOS RECIFAL

Marianna Barbosa da Silva¹

bio.marianna@gmail.com

Êmille Natane de Araújo Barbosa²

emillennatane@gmail.com

George Emmanuel Cavalcanti de Miranda²

mirandag@dse.ufpb.br

Ricardo S. Rosa²

rsrosa@dse.ufpb.br

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Monitoramento Ambiental, Universidade Federal da Paraíba, Rio Tinto, PB, Brasil.

²Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, PB, Brasil.

RESUMO

A influência dos peixes herbívoros sobre a cobertura do macrofitobentos recifal. Ainda que a atividade pesqueira tenha grande importância socioeconômica, boa parte dos recursos marinhos têm sido sobre-explorada, o que tem afetado a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas marinhos. No caso dos recifes, as alterações nas concentrações de nutrientes e a sobrepesca têm sido apontadas como os maiores responsáveis pelo comprometimento da estrutura desse ecossistema. Assim, o presente estudo se propôs a avaliar de que maneira a ictiofauna herbívora pode afetar a estrutura das comunidades de macrofitobentos. Para tal, foi conduzido um experimento, utilizando substratos artificiais e “gaiolas”, de modo a simular duas condições diferentes: uma na qual a comunidade de macroalgas sobre tais substratos foi exposta à ictiofauna herbívora, e outra onde o acesso dos peixes herbívoros foi impedido. Não foram constatadas dissimilaridades entre a condição inicial e os tratamentos, o que revela que o grupo dos herbívoros da região não afetou significativamente a estrutura da comunidade do macrofitobentos. Este fato pode estar relacionado ao empobrecimento da comunidade de peixes, conforme demonstrado através de censos visuais subaquáticos, o que, por sua vez, possivelmente está relacionado à sobrepesca e a degradação dos recifes costeiros paraibanos.

Palavras-chave: Macrofitobentos, Peixes herbívoros recifais, Substratos artificiais.

ABSTRACT

The influence of herbivorous fishes on coverage of reef macrophytobenthos. Although fisheries have great socioeconomic importance, most marine fish resources have been overexploited, leading to changes in the structure and functioning of marine

ecosystems. Regarding reef environments, changes in nutrient concentration and overfishing have been treated as the main causes of damage in the structure of the ecosystem. Thus, the aim of the present study was to examine how the herbivorous fish species can affect community structure of phytobenthos. For this purpose, an experiment was conducted using artificial substrates and “cages” in order to simulate two different conditions: one in which the community of phytobenthos on such substrates was exposed to herbivorous fishes and another situation where fish access was prevented. The results showed no significant dissimilarities between the initial condition and the treatments, indicating that the group of herbivores in the region did not significantly affect the structure of the phytobenthos community. Such situation may result from an impoverishment of the fish community, as shown by underwater visual censuses, which in turn is possibly related to overfishing and degradation of the coastal reefs in Paraíba.

Key words: Artificial substrates, Macrophytobenthos, Herbivorous reef fishes.

INTRODUÇÃO

Embora a atividade pesqueira tenha incontestável importância socioeconômica e constitua uma fonte importante de proteínas (REMOUNDOU, 2009), estudos têm apontado o equívoco da ideia amplamente difundida acerca da inesgotabilidade desses recursos (MMA, 2010). Desta forma, grande parte dos recursos marinhos tem sido sobre-explorada, o que tem afetado fortemente a estrutura e a funcionalidade dos ecossistemas marinhos (STENECK, 1998).

No caso específico dos ecossistemas recifais coralíneos, segundo HUGHES *et al.* (2006), a receita para a morte de um recife é muito simples e consiste na distorção das teias alimentares de cima para baixo por sobrepesca, ou de baixo para cima com a adição de nutrientes, acrescida dos estresses relacionados à mudanças climáticas, doenças emergentes e uma infinidade de outros impactos antropogênicos.

Assim sendo, diversos estudos têm sido conduzidos com o propósito de compreender melhor o papel da herbivoria na estrutura das comunidades de algas marinhas, ou seja, de que maneira esses consumidores podem influenciar a trajetória sucessional dessas algas (MUMBY *et al.*, 2006; HUGHES *et al.*, 2007; BURKEPILE e HAY, 2008). Os efeitos do enriquecimento de nutrientes sobre essas comunidades também vêm sendo objeto de diversos estudos (McCLANAHAN *et al.*, 2002; BELLIVEAU e PAUL, 2002; LITTLER *et al.*, 2006).

Nas teias tróficas, o nível superior acaba por controlar a população do nível trófico que se encontra imediatamente abaixo dele, visto já que esta é uma interação do tipo consumidor-recurso. Desta forma, a pastagem por macroherbívoros pode influenciar direta e indiretamente a abundância, distribuição e composição de espécies de algas em ambientes recifais (McCLANAHAN, 1997), e conseqüentemente pode vir a afetar a trajetória sucessional desses grupos (KORPINEN e JORMALAINEN, 2008). Entretanto, esse processo relacionado ao controle dos herbívoros sobre a comunidade de macroalgas tem sido frequentemente interrompido, tanto pela perda da cobertura de coral, como pelo declínio da abundância dos grupos de herbívoros

(PADDACK e COWEN, 2006).

Diante deste contexto, compreender a influência da herbivoria na trajetória sucessional das espécies de algas é central para o desenvolvimento de conhecimentos sobre a estrutura de ecossistemas recifais e fazer possíveis inferências a respeito de como esses ecossistemas podem responder ao aumento das pressões antrópicas. Assim, o presente estudo teve por objetivo avaliar de que maneira a ictiofauna herbívora pode afetar a estrutura das comunidades de macroalgas bênticas recifais. Para tal, foi conduzido um experimento de modo a simular duas condições diferentes: uma na qual a ictiofauna herbívora tinha acesso à comunidade de macroalgas, e outra situação onde o acesso desta é impedido, ou seja, não há influência desses herbívoros sobre a trajetória sucessional do macrofitobentos.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo - O experimento foi conduzido no Parque Estadual Marinho Areia Vermelha (PEMAV) (7° 0'42.50"S 34°49'1.71"O), que apresenta 3km de extensão e está localizado no município de Cabedelo, Paraíba, aproximadamente a 1km da praia de Camboinha. O PEMA é formado por um banco de areia principal - a Ilha de Areia Vermelha- e por um banco menor e mais ao norte - Areia Dourada-, os quais ficam emersos durante os períodos de maré baixa, além de uma porção marinha que contempla formações recifais e diversas piscinas naturais.

Segundo QUERINO (2011), ainda que não existam estudos geológicos dentro dos limites do PEMA, acredita-se que sua estrutura recifal é formada por base arenítica, visto que esta é a base encontrada nas estruturas recifais da costa paraibana. Além disso, a formação recifal também é composta por corais zooxantelados, algas calcárias incrustantes e rodólitos (GONDIM *et al.*, 2011). O recife apresenta uma formação contínua, algumas vezes interrompida por grandes fendas onde se formam piscinas naturais, que apresentam profundidades que variam desde poucos centímetros até 4 m (DIAS *et al.*, 2001).

Os substratos artificiais (nódulos) utilizados neste estudo são estruturas confeccionadas de cimento, com aproximadamente 20cm de diâmetro por 10cm de altura, que foram implantadas inicialmente na região de infralitoral sobre fundo arenoso na localidade de Ponta de Campina (7°2'14"S 34°49'19"W). Neste local, os nódulos permaneceram por 10 meses (fevereiro a dezembro de 2012), período no qual foram colonizados por diferentes espécies de algas (Figura 1). A fim de investigar a influência dos peixes herbívoros sobre a cobertura das algas, quatorze desses nódulos colonizados em Ponta de Campina, denominados de "colônias iniciais", foram transplantados para a localidade de Areia Vermelha, local onde foi realizado o experimento.



Figura 1. Substrato artificial colonizado.



Figura 2. Modelo da estrutura metálica utilizada no experimento.

Sete colônias iniciais foram cobertas por gaiolas metálicas com 25cm de circunferência x 25cm de altura, revestidas com tela de malha de 12 mm, com o objetivo de impedir o acesso dos peixes herbívoros. Este grupo foi chamado de “controle” (Figura 2). As sete colônias iniciais restantes foram livremente acessadas pelos peixes herbívoros. Este grupo foi chamado de “exposto”. O

experimento foi implantado em uma das piscinas naturais do PEMAV, com aproximadamente 15 m² de superfície e 1,5 metros de profundidade em baixa mar. O experimento teve duração de dois meses, com início em novembro e término no final de dezembro de 2012.

Por motivos desconhecidos, possivelmente vandalismo, ao final do experimento somente quatro “controles” permaneceram implantadas no local do estudo. Assim sendo, foram computados os resultados de quatro colônias controles e quatro colônias expostas. Ao fim do experimento as algas dessas colônias foram identificadas, acondicionadas em sacos plásticos e levadas para o Laboratório de Algas Marinhas da Universidade Federal da Paraíba, onde foram armazenadas em freezer, e posteriormente utilizadas para confirmar a identificação das espécies.

Antes da implantação das colônias e ao término do experimento foi realizado o registro fotográfico de cada uma, a fim de conhecer a composição e porcentagem de cobertura inicial e final das espécies de macroalgas. As fotos digitais foram analisadas com o programa *Coral Point Count with Excel extensions* (KÖHLER e GILL, 2006).

De modo a acessar a composição da ictiofauna presente no PEMAV, em especial o grupo dos herbívoros, foram realizados censos visuais estacionários (MINTE-VERA *et al.*, 2008) por meio de mergulho livre com o auxílio de snorkel. Foi realizado um total de 20 censos, durante o mês de maio de 2013, em período de baixa-mar (≤ 0.4 m). Todas as observações foram desenvolvidas na mesma localidade do PEMAV onde o experimento de herbivoria foi conduzido.

Análise dos dados - As porcentagens de cobertura de cada espécie de macroalga nas colônias foram submetidas a testes de Kruskal-Wallis de modo a avaliar possíveis diferenças entre as colônias iniciais, as “controles” e as “expostas” no final do experimento. Também foi feita uma análise de similaridades (ANOSIM), com um padrão de 9999 permutações, a partir do índice de similaridade de Bray-Curtis. Por fim, foram realizadas análises de agrupamento (“Cluster”) de maneira a tornar mais fácil a visualização da similaridade entre as colônias. Todas as análises foram realizadas no programa Past (versão 2.14).

Visando compreender a estrutura trófica da ictiofauna no local de estudo foi realizada a classificação das espécies baseada em hábitos alimentares, de acordo com FERREIRA *et al.* (2004) e FERREIRA (2009). As categorias tróficas empregadas foram: Carnívoros Generalistas, Predadores de Invertebrados Móveis, Predadores de Invertebrados Sésseis, Piscívoros, Herbívoros Territorialistas, Herbívoros Não Territorialistas e Onívoros. Também foram calculados índices descritores ambientais: a Riqueza específica de Margalef (S); a diversidade de Simpson (1/D') e a Equitabilidade de Pielou (J').

Para uma melhor compreensão da estrutura da comunidade de peixes presente no PEMAV, e de possíveis alterações da mesma ao longo do tempo, os dados provenientes deste trabalho foram comparados aos do estudo realizado por QUERINO (2011), por este ter sido realizado sob condições muito

semelhantes: localidade de estudo (PEMAV), metodologia utilizada (MINTEVERA *et al.*, 2008) e amostragem em períodos de baixa-mar. Dessa maneira, a comparação entre os dados foi realizada com base nos índices ecológicos. Assim sendo, foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis para verificar a existência de diferenças significativas entre os descritores ambientais verificados nos dois estudos.

RESULTADOS

Macrofitobentos - As espécies relacionadas a seguir foram identificadas nas colônias de algas.

Chlorophyta

ULVACEAE

Ulva lactuca Linnaeus 1753

Ochrophyta

DICTYOTACEAE

Dictyopteris delicatula J.V.Lamouroux, 1809

Lobophora variegata (J.V.Lamouroux) Womersley ex E. C.Oliveira, 1977

Padina antillarum (Kützting) Piccone 1886

Rhodophyta

CORALLINOIDEAE

Jania sp.

CYSTOCLONACEAE

Hypnea musciformis (Wulfen) J.V.Lamouroux, 1813

PEYSSONNELIACEAE

Peyssonelia sp.

A composição das colônias de algas e a porcentagem de cobertura média por espécie encontram-se disponíveis na Figura 3. Ao término do experimento, o teste de Kruskal-Wallis mostrou que para cada uma das espécies, a diferença da cobertura entre as colônias iniciais, as “controles” e as “expostas” não foi significativa ($p > 0,05$); com exceção de *Padina antillarum* ($H=8.223$, $p=0,015$).

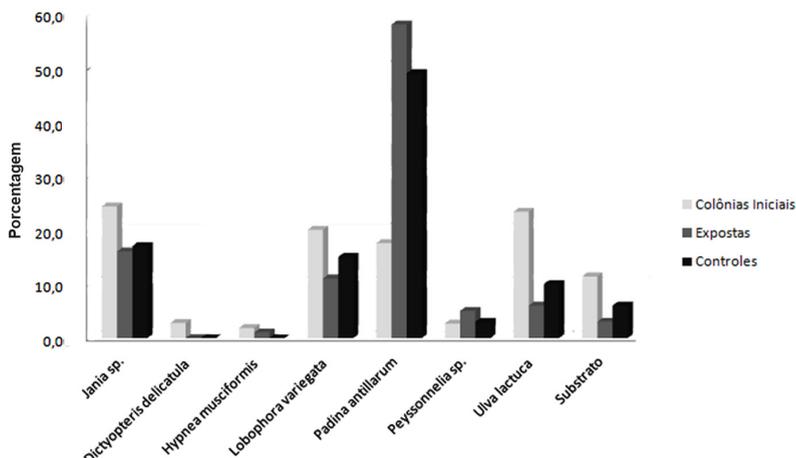


Figura 3. Composição e porcentagem de cobertura média das macroalgas nas colônias iniciais e nos tratamentos (controle e expostas).

Não foram constatadas dissimilaridades na composição e porcentagem de cobertura de algas das colônias iniciais e tratamentos (controle e expostas) (ANOSIM, $p > 0,05$). A análise de agrupamento evidenciou igualmente o fato de não terem sido encontradas diferenças significativas, visto que não houve uma separação clara entre os grupos (Figura 4).

Ictiofauna - No total de 20 censos realizados, foram observados 159 indivíduos, pertencentes a 18 espécies distribuídas em 11 famílias (Tabela 1). As famílias que apresentaram maior abundância foram: Haemulidae, Acanthuridae e Labridae, que somadas, perfazem 84,86% de todos os indivíduos recenseados. As espécies que apresentaram maior abundância relativa foram: *Haemulon aurolineatum* (35,22%), *Acanthurus chirurgus* (24,52%) e *Acanthurus bahianus* (9,43%).

No que concerne às categorias tróficas, a maioria das espécies registradas tratava-se de "Herbívoros Não-territorialistas" (36,47%), seguidos pelos "Onívoros" (35,84%), "Predadores de invertebrados móveis" (16,98%) e "Carvívoros Generalistas" (6,28%). As demais categorias ("Piscívoros", Herbívoros Territorialistas" e "Predadores de Invertebrados Sésseis") perfizeram menos de 2% das espécies cada uma. Os valores encontrados para os descritores da estrutura da comunidade de peixes foram: riqueza = 18, equitabilidade = 0,71 e diversidade de Simpson = 4,90. O teste de Kruskal-Wallis não evidenciou diferenças significativas entre os valores do presente estudo e os levantados por QUERINO (2011) para a mesma área.

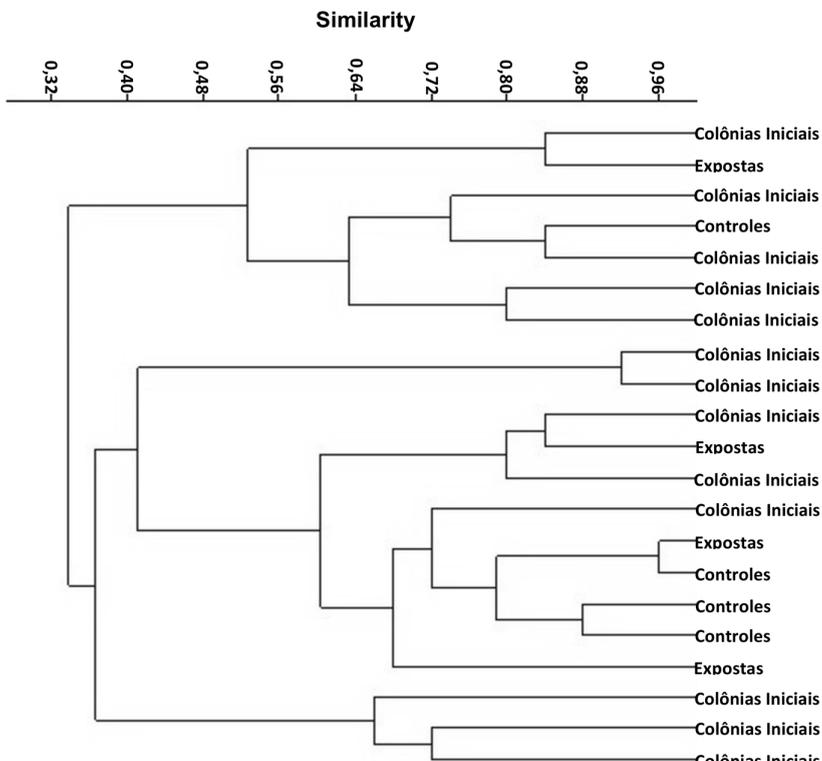


Figura 7. Análise de agrupamento acerca da composição de macroalgas no controle e nos tratamentos.

DISCUSSÃO

Composição das espécies e porcentagem de cobertura do macrofitobêntos

- A análise da porcentagem de cobertura de cada uma das espécies de macroalgas presentes nas colônias iniciais do experimento em relação às colônias “controle” e “expostas”, não indicou dissimilaridades significativas, com exceção de *Padina antillarum*.

Tal fato pode ser uma tendência natural do sistema, ou estar relacionado

Tabela 1 - Espécies de peixes registradas nos censos visuais realizados no PEMAV. **A** = Abundante. **AR** = Abundância relativa. **C** = Comuns. **CGE** = Carnívoros generalistas. **FO** = Frequência de ocorrência. **GT** = Grupo trófico. **GT** = Grupo trófico. **HET** = Herbívoros territoriais. **HNT** = Herbívoros não-territoriais. **I** = incomuns. **MA** = Muito abundante. **MO.** = Muito comuns. **Ni** = N° de indivíduos. **O** = Ocasional. **ONI** = Onívoros. **PA** = Pouco abundante. **PIM** = Predadores de Invertebrados Móveis. **PIS** = Predadores de Invertebrados Sésseis. **PSC** = Piscívoros. **VAR** = Variação de comprimento (cm).

Família	Espécie	Ni	AR	FO	VAR	GT
Acanthuridae	<i>Acanthurus bahianus</i> Castelnau, 1855	15	A	O	2-30	HNT
"	<i>Acanthurus chirurgus</i> (Bloch, 1787)	39	MA	C	<2-30	HNT
"	<i>Acanthurus coeruleus</i> Bloch & Schneider, 1801	3	PA	I	2-20	HNT
Carangidae	<i>Caranx latus</i> Agassiz, 1831	3	PA	I	2-10	PSC
Chaetodontidae	<i>Chaetodon striatus</i> Linnaeus, 1758	2	PA	I	2-20	PIS
Gerreidae	<i>Eucinostomus lefroyi</i> (Goode, 1874)	4	A	O	2-20	PIM
Haemulidae	<i>Anisotremus moricandi</i> (Ranzani, 1842)	3	PA	I	10-30	PIM
"	<i>Anisotremus virginicus</i> (Linnaeus, 1758)	1	PA	I	10-20	PIM
"	<i>Haemulon aeorlineatum</i> Cuvier, 1830	56	MA	MC	<2-30	ONI
"	<i>Haemulon parra</i> (Desmarest, 1823)	1	PA	I	2-10	PIM
"	<i>Haemulon plumieri</i> (Lacépède, 1801)	10	A	O	2-30	CGE
"	<i>Haemulon squamipinna</i> Rocha & Rosa, 1999	1	PA	I	2-10	PIM
Labridae	<i>Halichoeres brasiliensis</i> (Bloch, 1791)	9	A	O	2-30	PIM
"	<i>Halichoeres poeyi</i> (Steindachner, 1867)	2	PA	I	2-10	PIM
Mullidae	<i>Pseudopeneus maculatus</i> (Bloch, 1793)	6	A	I	2-20	PIM
Ostracidae	<i>Lactophrys trigonus</i> (Linnaeus, 1758)	1	PA	I	30-40	ONI
Pomacentridae	<i>Stegastes variabilis</i> (Castelnau, 1855)	2	PA	I	2-20	HET
Scaridae	<i>Sparisoma radians</i> (Valenciennes, 1840)	1	PA	I	2-10	HNT

à translocação dos nódulos, visto que primeiramente eles foram implantados em Ponta de Campina e depois foram transferidos para Areia Vermelha, onde as condições ambientais podem ter sido diferentes. Assim, *Padina antillarum* parece ter se comportado como uma “espécie não nativa”, que foi introduzida em outro ambiente com características ambientais distintas das originais.

O sucesso de uma espécie em um novo ambiente, em geral, é resultado de vários fatores, incluindo ausência de predadores naturais, vantagem competitiva e taxas de crescimento rápido. Deste modo, essas espécies acabam por ampliar sua cobertura (BOLSER e HAY, 1996; BOUDOURESQUE e VERLAQUE, 2002; SMITH *et al.*, 2002). É importante destacar, que a translocação dos nódulos foi uma necessidade imposta pela descaracterização do desenho experimental inicial, por conta do vandalismo sobre as gaiolas.

Similaridades entre os tratamentos e papel dos herbívoros - Não foram observadas diferenças significativas entre as colônias iniciais e os tratamentos. Assim, é possível inferir que mesmo em condições diferentes a composição das comunidades de macroalgas nos substratos foi bastante semelhante, ou seja, tendeu a uma mesma “trajetória sucessional”. Desta maneira, é possível que o grupo de herbívoros presentes na localidade não tenha atuado fortemente de modo a ter um papel crucial na determinação da composição da comunidade de macrofitobentos.

Sabe-se que a ictiofauna e os ouriços são os herbívoros mais relacionados ao processo de controle das populações de macroalgas e desempenham um papel fundamental na estrutura dessas comunidades (MORRISON, 1988; HIXON e BROSTOFF, 1996; Mc MANUS e POLSENBERG, 2004). Entretanto, a variação na intensidade de pastejo tem sido citada como um fator determinante relacionado à biomassa (ALBERT e TIBBETTS, 2008), à produtividade (RUSS, 2003) e à sucessão (HIXON e BROSTOFF, 1996) nas comunidades de algas. Assim sendo, fica evidente que a importância dos consumidores na dinâmica da comunidade de macroalgas é proporcional à sua densidade (BENEDETTI-CECCHI e CINELLI, 1993).

A abundância de ouriços no local de estudo foi baixa, uma vez que o experimento foi implantado em área de infralitoral, numa das piscinas naturais do parque com substrato predominantemente arenoso, onde a ocorrência de ouriços é naturalmente reduzida. Deste modo, pode-se inferir que os mesmos não interferiram na composição da comunidade de macroalgas. Fato semelhante foi verificado para os recifes de Abrolhos, nos quais os ouriços do mar formam populações de baixa densidade, com pouco impacto sobre a comunidade de algas (FIGUEIREDO e STENECK, 2002).

No que diz respeito à ictiofauna, o trabalho de QUERINO (2011) analisou a composição e a estrutura da comunidade de peixes recifais de Areia Vermelha, e a comparação dos valores dos índices ecológicos com os do presente estudo não evidenciou diferenças significativas. Entretanto, é possível notar certa distinção em relação à composição da comunidade de peixes em alguns aspectos. No

estudo pretérito, o grupo dos “Herbívoros” (HT e HNT) representava 51% da abundância total, seguido da categoria dos carnívoros (PIM, CGE e PSC), com 27%, e em última posição os onívoros, com 22% do total amostrado. No presente estudo, os “Herbívoros” (HT e HNT) não alcançaram 39% da proporção de indivíduos observados enquanto os “Onívoros” apresentaram 35,84% dos indivíduos recenseados, ficando como o segundo grupo mais representativo, diferentemente do que foi constatado no estudo pretérito. É possível então inferir que houve uma variação na composição dos grupos tróficos, com uma diminuição da abundância de peixes herbívoros e um crescimento na proporção de onívoros.

É importante salientar que o grupo dos peixes herbívoros não é homogêneo, e assim, pode ser organizado em três grupos funcionais distintos, de acordo com as funções ecológicas desempenhadas: escavadores, raspadores e podadores (BELLWOOD, 1994 *apud* LOKRANTZ *et al.*, 2010). Desta maneira, devido à diversificação trófica dentro do grupo, várias espécies terão diferentes impactos sobre a biota sésil dos recifes (COMEROS-RAYNAL *et al.*, 2012).

Outro fato que pode estar relacionado à falta de diferenças, ou seja, o baixo consumo por parte dos herbívoros, é que as colônias implantadas já tinham 10 meses de idade e, portanto, já haviam passado pelas fases iniciais de colonização. Já o efeito dos consumidores na taxa de sucessão, como se sabe, depende de como ocorre o modelo de substituição de espécies (CONNELL e SLATYER, 1977), bem como do estágio de sucessão em que se encontram os organismos que são mais afetados pelos predadores (FARRELL, 1991). Determinar a palatabilidade das espécies é algo extremamente complexo, já que existem muitas considerações bioquímicas (BOLSER e HAY, 1996), além de questões relacionadas às características estruturais das espécies (LITTER e LITTLER, 1980; STENECK e DETHIER, 1994). Entretanto, sabe-se que espécies de algas em estágios sucessionais mais avançados tendem a ser relativamente mais resistentes ao pastejo por herbívoros, visto que a seleção tende a favorecer a evolução de defesa contra os predadores; já as espécies primárias na sucessão tendem a ser mais palatáveis, pois investem mais em crescimento do que em defesas morfológicas e/ou químicas (LITTLER e LITTLER, 1980).

Estudos a respeito da composição da comunidade de peixes em outras regiões do país, quando comparados ao presente estudo, evidenciam a pequena abundância dos peixes registrada no PEMAV (159 indivíduos). No Arquipélago de Itatiaia-ES, FLOETER *et al.* (2007) registraram 2.500 indivíduos; em Fernando de Noronha-PE foram recenseados 8.195 indivíduos (KRAJEWISKI e FLOETER, 2011); no Arquipélago das Gagarras-RJ, RANGEL *et al.* (2007) verificaram 1.314 indivíduos; e nos recifes rasos ao sul da Bahia, 1.802 peixes foram registrados por CHAVES *et al.* (2010). No entanto, esses estudos apresentaram algumas diferenças em relação à metodologia, esforço amostral e períodos de coleta, em relação ao presente trabalho.

De maneira geral, a constatação da baixa abundância de peixes presente nos recifes rasos do PEMAV indica fortemente que o papel desempenhado pela ictiofauna herbívora sobre a comunidade fitobentônica está comprometido, o

que acaba por alterar a estrutura e funcionamento destas comunidades. Por fim, a redução do contingente de peixes herbívoros pode estar relacionada aos processos de sobrepesca e degradação generalizada dos ecossistemas recifais da região.

AGRADECIMENTOS

À Superintendência de Administração do Meio Ambiente (SUDEMA), por ter permitido a realização do trabalho de campo no Parque Estadual Marinho de Areia Vermelha; e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de mestrado concedida à primeira autora. A presente pesquisa foi desenvolvida no contexto do projeto “Avaliação da representatividade e efetividade da rede de Áreas Marinhas Protegidas da Paraíba”, com apoio do CNPq (Processo 478486/2009-0). Agradecemos a Ronaldo Francini-Filho pela gentileza de revisar o manuscrito.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBERT, S. U. J. e TIBBETTS, I. R. 2008 - Responses of algal communities to gradients in herbivore biomass and water quality in Marovo Lagoon, Solomon Islands. *Coral Reefs* 27: 73–82.
- BELLIVEAU, S. A. e PAUL, V. J. 2002 - Effects of herbivory and nutrients on the early colonization of crustose coralline and fleshy algae. *Marine Ecology Progress Series* 232: 105–114.
- BENEDETTI-CECCHI, L. e CINELLI, F. 1993 - Early patterns of algal succession in a midlittoral community of the Mediterranean sea: a multifactorial experiment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 169: 15-31.
- BOLSER, R. C. e HAY, M. E. 1996 - Are tropical plants better defended? Palatability and defenses of temperate vs. tropical seaweeds. *Ecology* 77: 2269–2286.
- BOUDOURESQUE, C. F. e VERLAQUE, F. 2002 - Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes. *Marine Pollution Bulletin* 44: 32–38.
- BURKEPILE, D. E. e HAY, M. E. 2008 - Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *PNAS* 105 (42): 16201–16206.
- CHAVES, L.C.T.; NUNES, J. A. C. C. e SAMPAIO, C.L.S. 2010 - Shallow reef fish communities of South Bahia coast, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography* 58 (4): 33-46.
- COMEROS-RAYNAL, M.T.; CHOAT, J. H.; POLIDORO, B. A.; CLEMENTS, K.D.; ABESAMIS, R. 2012 - The likelihood of extinction of iconic and dominant herbivores and detritivores of coral reefs: the Parrotfishes and Surgeonfishes. *PLoS ONE* 7(7): e39825.

- CONNELL, J. H. e SLATYER, R. O. 1977 - Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111 (982): 1119-1144.
- DIAS, T. L. P.; ROSA, I. L. e FEITOZA, B. M. 2001 - Food resource and habitat sharing by the three western South Atlantic surgeonfishes (Teleostei: Acanthuridae: Acanthurus) of Paraíba coast, North-eastern Brazil. *Journal of Ichthyology and Aquatic Biology* 5 (1): 1-10.
- FARRELL, T. M. 1991 - Models and mechanisms of succession: an example from a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 61: 95-113.
- FERREIRA, C. E. L.; FLOETER, S. R.; GASPARINI, J. L.; FERREIRA, B. P. e JOYEUX, J. C. 2004 - Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography* 31: 1093-1106.
- FERREIRA, P. H. P. 2009 - **Composição e estrutura trófica de uma comunidade de peixes recifais do estado da Paraíba, Brasil.** Dissertação de Mestrado. Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa. 128p.
- FIGUEIREDO, M. A. O. e STENECK, R. S. 2002 - Floristic and ecological studies of crustose coralline algae on Brazil's Abrolhos reefs; pp 493-498. In: MOOSA, M. K. S. SOEMODIHARDJO, A. SOEGIARTO, K. ROMIMOHTARTO, A. NONTJI, SOEKARNO and SUHARSONO (Eds.). **Proceedings of the 9th International Coral Reef Symposium.** Bali.
- FLOETER, S. R.; KROHLING, W.; GASPARINI, J. L.; FERREIRA, C. E. L. e ZALMON, I. R. 2007 - Reef fish community structure on coastal islands of southeastern Brazil: the influence of exposure and benthic cover. *Environmental Biology of Fishes* 78:147-160.
- GONDIM, A. I.; DIAS, T. L. P. D.; CAMPOS, F. F.; ALONSO, C. e CHRISTOFFERSEN, M. L. 2011 - Macrofauna bêntica do Parque Estadual Marinho de Areia Vermelha, Cabedelo, Paraíba, Brasil. *Biota Neotropica* 11(2): 75-86.
- HIXON, M.A. e BROSTOFF, W. N. 1996 - Succession and herbivory: effects of differential fish grazing on Hawaiian coral-reef algae. *Ecological Monographs* 66: 67-90.
- HUGHES, T. P.; BELLWOOD, D. R.; FOLKE, C. S.; MCCOOK, L. J. e PANDOLFI, J. M. 2006 - No-take areas, herbivory and coral reef resilience. *Trends in Ecology and Evolution* 22 (1): 1-3.
- HUGHES, T. P.; RODRIGUES, M. J.; BELLWOOD, D. R.; CECCARELLI, D.; HOEGH-GULDBERG, O.; MCCOOK, L.; MOLTSCHANIWSKYJ, N.; RATCHETT, M. S.; STENECK, R. S. e WILLIS, B. 2007 - Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology* 17: 360-365.
- KOHLER, K. E. 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 & Geosciences* 32(9): 1259-1269.
- KORPINEN, S. e JORMALAINEN, V. 2008 - Grazing effects in macroalgal

- communities depend on timing of patch colonization. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 360: 39–46.
- KRAJEWSKI, J. P. e FLOETER, S. R. 2011 - Reef fish community structure of the Fernando de Noronha Archipelago (Equatorial Western Atlantic): the influence of exposure and benthic composition. *Environmental Biology of Fishes* 92: 25-40.
- LITTLER, M. M. e LITTLER, D. S. 1980 - The Evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *The American Naturalist* 116(1): 25-44.
- LITTLER, M. M.; LITTLER, D. S. e BROOKS, B. L. 2006 - Harmful algae on tropical coral reefs: bottom-up eutrophication and top-down herbivory. *Harmful Algae* 5: 565–585.
- LOKRANTZ, J.; NYSTRO, M.; NORSTRO, A. V.; FOLKE, C. e CINNER, J.E. 2010. Impacts of artisanal fishing on key functional groups and the potential vulnerability of coral reefs. *Environmental Conservation* 36(4): 327–337.
- MINTE-VERA, C. V.; MOURA, R. L. e FRANCINI-FILHO, R. B. 2008 - Nested sampling: an improved visual-census technique for studying reef fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series* 367: 283–293.
- McCLANAHAN, T. R. 1997 - Primary succession of coral-reef algae: differing patterns on fished versus unfished reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 218: 77–102.
- McCLANAHAN, T. R.; COKOS, B. A. e SALA, E. 2002 - Algal growth and species composition under experimental control of herbivory, phosphorus and coral abundance in Glovers Reef, Belize. *Marine Pollution Bulletin* 44: 441–451.
- McMANUS, J. W. e POLSENBERG, J. F. 2004 - Coral–algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects. *Progress in Oceanography* 60: 263–279.
- MMA. 2010 - **Panorama da conservação dos ecossistemas costeiros e marinhos no Brasil**. Ministério do MeioAmbiente, Brasília. 148p.
- MORRISON, D. 1988 - Comparing fish and urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. *Ecology* 69: 1367–1382.
- MUMBY, P. J. ; DAHLGREN, C. P.; HARBORNE, A. R.; KAPPEL, C. V.; MICHELI, F.; BRUMBAUGH, D. R.; HOLMES, K. E.; MENDES, J. M.; BROAD, K.; SANCHIRICO, J. N.; BUCH, K.; BOX, S.; STOFFLE, R. W. e GILL, A. B. 2006 - Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science* 311: 98–101.
- PADDACK, M.J. e COWEN, R.K. 2006 - Grazing pressure of herbivorous coral reef fishes on low coral-cover reefs. *Coral Reefs* 25: 461–472.
- QUERINO, L. A. C. 2011 - **Composição e Estrutura da Comunidade de Peixes Recifais do Parque Estadual Marinho Areia Vermelha, Cabedelo, Pb**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa. 98p.
- RANGEL, C.A.; CHAVES, L.C. e MONTEIRO-NETO, C. 2007 – Baseline

- assessment of three fish assemblages from Cagarras Archipelago, Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. Brazilian. *Journal of Oceanography* 55: 7–17.
- REMOUNDOU, K.; KOUNDOURI, P.; ARETI KONTOGIANNI, A.; NUNES, P. A. L. D. e SKOURTOS, M. 2009 - Valuation of natural marine ecosystems: an economic perspective. *Environmental Science e Policy* 12: 1040-1051.
- RUSS, G. R. 2003 - Grazer biomass correlates more strongly with production than with biomass of algal turfs on a coral reef. *Coral Reefs* 22: 63–67.
- STENECK, R. S. 1998 - Human influences on coastal ecosystems: does overfishing create trophic cascades? *Trends in Ecology and Evolution* 13(11): 429-430.
- STENECK, R. S. e DETHIER, M. N. 1994 - A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos* 69: 476-498.