



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
MESTRADO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO**

JOSÉ CARLOS ALBUQUERQUE ALVES

**INFLUÊNCIA DA COMPLEXIDADE DO HABITAT NA ESTRUTURA DAS
ASSEMBLEIAS E NA DIETA DOS PEIXES EM POÇAS DE MARÉ EM UM
RECIFE DE ARENITO, PARAÍBA**

CAMPINA GRANDE – PB

2020

JOSÉ CARLOS ALBUQUERQUE ALVES

**INFLUÊNCIA DA COMPLEXIDADE DO HABITAT NA ESTRUTURA DAS
ASSEMBLEIAS E NA DIETA DOS PEIXES EM POÇAS DE MARÉ EM UM
RECIFE DE ARENITO, PARAÍBA**

Dissertação de Mestrado apresentada ao
Programa de Pós-graduação e Pesquisa
em Ecologia e Conservação da
Universidade Estadual da Paraíba.

Orientador: Prof. Dr. André Luiz Machado Pessanha.

CAMPINA GRANDE – PB

2020

É expressamente proibido a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano do trabalho.

A474i Alves, José Carlos Albuquerque.
Influência da complexidade do habitat na estrutura das assembleias e na dieta dos peixes em poças de maré em um recife de arenito, Paraíba [manuscrito] / José Carlos Albuquerque Alves. - 2020.
49 p. : il. colorido.
Digitado.
Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - Universidade Estadual da Paraíba, Pró-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa, 2020.
"Orientação : Prof. Dr. André Luiz Machado Pessanha, Coordenação de Curso de Biologia - CCBS."
1. Recifes costeiros. 2. Peixes recifais. 3. Ecologia trófica.
4. Ictiofauna. I. Título

21. ed. CDD 577.6


JOSÉ CARLOS ALBUQUERQUE ALVES

**INFLUÊNCIA DA COMPLEXIDADE DO HABITAT NA ESTRUTURA DAS
ASSEMBLEIAS E NA DIETA DOS PEIXES EM POÇAS DE MARÉ EM UM
RECIFE DE ARENITO, PARAÍBA**

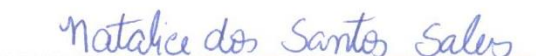
Dissertação de Mestrado apresentada ao
Programa de Pós-graduação e Pesquisa
em Ecologia e Conservação da
Universidade Estadual da Paraíba.

Aprovada em: 20/02/2020


BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. André Luiz Machado Pessanha (Orientador)
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)



Dra. Natalice dos Santos Sales
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)



Profa. Dra. Ana Paula Penha Guedes
Universidade do Estado da Bahia (UNEB)

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, gostaria de agradecer a Deus, esse trabalho não é fruto de esforço e dedicação apenas, mas sim de toda amizade, carinho e amor que recebi de grandes pessoas que ele colocou em minha vida e que me prestigiaram ao longo dessa caminhada.

Gostaria de agradecer a toda minha família. Com vocês aprendi as coisas mais importantes da vida, construí valores que dinheiro nenhum compra, compartilhei momentos de carinho, amor, companheirismo e diversão. Meus primos com quem passei uma infância incrível e que foram e são até hoje, com quem eu divido as melhores diversões desde o tempo que aprendemos a nadar no mesmo rio em que hoje faço pesquisa. Meus tios e avós, com vocês aprendi muito e vivenciei as melhores festas de São João que se pode ter nessa terra, com muita simplicidade, mas também com muita alegria e comida de milho.

Em especial agradeço aos meus pais Maria do Socorro Albuquerque Alves e Carlos Antônio da Silva Alves que me dedicaram ensinamentos, carinho, atenção e amor. E aos meus irmãos, Karla Heloisa, Emanuel Carlos e Antônio Carlos, vocês sempre foram companheiros de brincadeiras e de travessuras, como da vez que quebramos o berço de Antônio “kkkkk”, vocês são importantíssimos para mim.

Ao meu avô José Emídio de Albuquerque (*in memoriam*), que se foi muito cedo mas deixou para nós o exemplo do quão longe se pode chegar, que grandes coisas são possíveis até mesmo ao mais simples dos homens e que devemos persistir nos nossos sonhos mesmo quando somos considerados loucos.

Aos meus amigos que já não vejo frequentemente Jonas Carvalho e Juliana Araújo (garota do pó mágico), e também Elizabeth Amorim (pernambucana arretada que esteve comigo e meu deu muita força na sofrida caminhada da graduação). Saibam vocês que estão no meu coração e são companheiros extraordinários, com vocês vivi momentos incríveis, vocês me apoiaram em momentos difíceis e me proporcionaram muitos outros divertidos.

À minha turma de mestrado, foi uma experiência muito gratificante ter enfrentado esse desafio acadêmico com vocês. Sempre encontrei apoio quando precisei e me senti muito bem quando pude ajudar também. Turma que só tem gente fera, as disciplinas não seriam as mesmas sem vocês. Foi uma turma muito engraçada também, não consigo esquecer do dia em que Júlia e Niviane deram uma espécie de choque uma na outra e gritaram bem no meio de um momento de estresse da aula de mapas “kkkkkkkkkkkkkkkk”, meu Deus, aquilo foi engraçado de mais.

À Maria Luísa, por sempre me apoiar com suas palavras de conforto quando as coisas não iam bem, por me ajudar a organizar tanta coisa do meu trabalho acadêmico e até da vida, por ser essa pessoa iluminada que ajuda e aconselha a todos a seu redor e pelo carinho que me dedicou até aqui. À você só posso agradecer e dizer que te amo!

Em especial agradeço a todos do laboratório, pelo companheirismo, carinho e força na triagem do material e nas coletas e a esse verdadeiro pai André Luiz Machado Pessanha, por essa dedicação não só intelectual, mas principalmente afetiva, não é a toa quando dizem “André é o cara”, com o senhor aprendemos lições científicas e para a vida também, nos sentimos realmente acolhidos quando chegamos, o senhor é uma inspiração para nós e nos mostra a cada dia que, essa fase de “alevino” é só uma parte do percurso, um dia podemos nos tornar “peixões” e ganhar os mares.

Agradeço à UEPB (Universidade Estadual da Paraíba), instituição de formação da graduação e pós graduação e a CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela concessão da bolsa.

RESUMO

Recifes costeiros, durante as marés baixas, costumam permanecer expostos, formando várias poças de maré, que podem permanecer total ou parcialmente isoladas do mar adjacente até a próxima maré alta. Eles atuam na produção primária, servindo de substrato para os organismos e protegendo a costa. A complexidade estrutural encontrada nesses ambientes favorece a diversidade de organismos, uma vez que fornece uma maior disponibilidade de abrigo e alimento. Nesse sentido, este estudo objetivou avaliar a influência da complexidade estrutural de poças de maré na estrutura e dieta da ictiofauna em um recife costeiro de arenito. Foram feitas 180 amostragens de peixes nas poças entre abril e novembro de 2018. Os espécimes foram anestesiados com eugenol e coletados com o auxílio de rede de aquário. Foram aferidos parâmetros estruturais e ambientais como, área superficial, profundidade, volume, cobertura de algas, número de refúgios, rugosidade do substrato, temperatura e salinidade. Como resultado, foi observado que as características estruturais dividiram as poças em dois grupos, poças com maior complexidade (Alc) e poças com menor complexidade (N Alc). Foram capturados 5609 peixes distribuídos em 15 espécies, sendo as mais numerosas, *Scartella cristata*, *Bathygobius geminatus* e *Entomacrodus vomerinus*. As poças de maior complexidade conseguiram atrair maior densidade, biomassa e riqueza. Os peixes utilizaram principalmente macroalgas e microcrustáceos como recursos alimentares formando um total de três guildas (Herbívoros, Onívoros e Zoobentívoros). A complexidade estrutural, principalmente favorecida pela cobertura algal, influenciou positivamente a ictiofauna do recife de arenito causando mudanças inclusive na dieta destes organismos e nas interações ecológicas. As poças de maré são áreas de berçário para espécies de peixes que se beneficiam da proteção e disponibilidade de alimento nestes habitats aumentando as chances de indivíduos chegarem a fase adulta.

Palavras-chave: Influência do habitat. Heterogeneidade. Recifes costeiros. Peixes recifais. Dieta.

ABSTRACT

Coastal reefs during low tides usually remain exposed, forming several tidepools, which can remain totally or partially isolated from the adjacent sea until the next high tide, they act in primary production, serve as a substrate for organisms and protect the coast. The structural complexity found favors the diversity of organisms in these environments, since it provides greater availability of shelter and food. This study aimed to evaluate the influence of the structural complexity of tidepools on the structure and diet of the ichthyofauna in a coastal sandstone reef. For this, fish samplings were made in the pools using eugenol to anesthetize the specimens and the aid of an aquarium net, in addition, structural and environmental parameters were measured: surface area, depth, volume, algal cover, number of refuges, roughness substrate, temperature and salinity. The structural characteristics divided the pools into two groups, pools with greater complexity (Alc) and pools with less complexity (N Alc). 5609 fish were caught in this study, distributed in 15 species, the most numerous, *Scartella cristata*, *Bathygobius geminatus* and *Entomacrodus vomerinus*. The more complex pools managed to attract greater density, biomass and wealth. The fish used mainly macroalgae and microcrustaceans as food resources, forming a total of three guilds (Herbivores, Omnivores and Zoobentivores). The structural complexity, mainly favored by the algal cover, positively influenced the ichthyofauna of the sandstone reef causing changes even in the diet of these organisms and thus in the ecological interactions. Tidal pools are nursery areas for fish species that benefit from the protection and availability of food in these habitats, increasing the chances of individuals reaching adulthood.

Keywords: Habitat influence. Heterogeneity. Coastal reefs. Reef fish. Diet.

SUMÁRIO

| | |
|--|-----------|
| INTRODUÇÃO GERAL | 9 |
| OBJETIVOS | 12 |
| OBJETIVO GERAL | 12 |
| OBJETIVOS ESPECÍFICOS..... | 12 |
| PERGUNTAS E HIPÓTESE | 13 |
| PERGUNTAS..... | 13 |
| HIPÓTESE..... | 13 |
| ESTRUTURA GERAL DA DISSERTAÇÃO..... | 14 |
| REFERÊNCIAS..... | 15 |
| CAPÍTULO 1 | 17 |
| 1. INTRODUÇÃO | 18 |
| 2. METODOLOGIA | 21 |
| 2.1.Área de estudo..... | 21 |
| 2.2.Amostragem e procedimento em laboratório | 22 |
| 2.3.Ecologia trófica | 23 |
| 2.4.Parâmetros ambientais..... | 24 |
| 2.5.Categorias ecológicas..... | 25 |
| 2.6.Análise dos dados..... | 26 |
| 2.6.1.Agrupamentos de poças..... | 26 |
| 2.6.2.Análises biológicas e ambientais | 26 |
| 3. RESULTADOS..... | 28 |
| 3.1.Agrupamentos de poças | 28 |
| 3.2.Variáveis ambientais | 28 |
| 3.3.Composição e abundância..... | 30 |
| 3.4.Influência dos fatores abióticos sobre a ictiofauna | 31 |
| 3.5.Ecologia trófica | 36 |
| 3.5.1.Guildas tróficas | 36 |
| 4. DISCUSSÃO | 38 |
| 5. LITERATURA CITADA | 43 |
| APÊNDICE 1 | 49 |

INTRODUÇÃO GERAL

Os recifes costeiros, durante as marés baixas, costumam permanecer expostos formando várias poças de maré, que podem permanecer total ou parcialmente isoladas do mar adjacente até a próxima maré alta (CUNHA, MONTEIRO-NETO e NOTTINGHAM, 2007). Esses locais atuam na produção primária (CONNELL, 1972; KNOX, 2001), desempenham a função de substrato para diversos organismos como algas, corais e invertebrados incrustantes (GIBSON e YOSHIYAMA, 1999; DAVIS, 2000; WHITE, HOSE e BROWN, 2015) e ainda fornecem proteção para a costa contra a força das ondas e correntes (COSTA *et al.*, 2016), sendo, portanto, ecossistemas importantes para a biodiversidade e influenciadores relevantes na dinâmica dos sistemas costeiros.

Nas poças de maré formadas nesses ambientes são registradas especialmente uma ictiofauna residente, aqueles que desenvolvem todo o seu ciclo de vida dentro das poças e estão melhor adaptados a este ambiente, além de larvas e juvenis de espécies de peixes costeiros e oceânicos, muitos dos quais de interesse econômico (CADDY e SHARP 1986; MENDONÇA *et al.*, 2019). Esses habitats desempenham a função de berçário para a ictiofauna, uma vez que atuam como áreas de proteção e alimentação para as espécies de peixes que são encontrados nestes ambientes (MACIEIRA e JOYEUX, 2011).

Apesar de sua importância, os recifes costeiros encontram-se seriamente ameaçados pelas mudanças climáticas, introdução de espécies invasoras e principalmente pelos impactos antrópicos (MACIEIRA e JOYEUX, 2011; WHITE, HOSE e BROWN, 2015; MENDONÇA *et al.*, 2019). A facilidade de acesso às áreas recifais do infralitoral, devido a sua proximidade com a costa, e em muitos casos em profundidades bastante rasas, torna esses ambientes alvo de turismo e assim, susceptíveis aos distúrbios provocados por essa atividade. Dentre os impactos, está o pisoteio humano durante as atividades de turismo, lazer e pesca. Estudos relatam efeitos negativos do pisoteio sobre as comunidades recifais, como a redução na abundância dos organismos mais sensíveis, fragmentação de indivíduos e mudança na composição e estrutura de espécies (DIAS *et al.*, 2014; LOBATO *et al.*, 2016).

Em ambientes aquáticos os fatores físico-químicos da água como a salinidade, temperatura e o pH por exemplo, são importantes condicionantes ambientais para as comunidades, influenciando quais espécies podem ser encontradas ao longo de um gradiente dessas variáveis (THIEL *et al.*, 1995). Em poças de maré, habitats que permanecem isolados e expostos durante a baixa mar, condicionantes como vento, radiação solar e a chuva são fatores que afetam a temperatura da água, salinidade e oxigênio dissolvido. Devido a tais variações, as poças de maré são consideradas habitats altamente dinâmicos, tanto no tempo quanto no espaço (VASCONCELOS e ROCHA, 1986; BRIDGES, 1993; LITTLE e KITCHING, 1996). Toda essa dinâmica torna as poças ambientes estressantes para a maioria dos peixes (WHITE, HOSE e BROWN, 2015).

Outro aspecto que influencia fortemente a composição e a diversidade de peixes nesses ambientes é a complexidade estrutural do habitat, que tem sido apontada como um dos principais fatores influenciadores por muitos estudos (DAVIS, 2000; GRIFFITHS, DAVIS e WEST, 2006; ROJAS e OJEDA, 2010; ARAKAKI e TOKESHI, 2012; OLIVEIRA, MACIEIRA e GIARRIZZO, 2016). A complexidade do habitat está relacionada ao risco de predação e à disponibilidade de áreas de abrigo e nidificação (PIHL e WENNHAGE, 2002; GRIFFITHS, DAVIS e WEST, 2006; ROJAS e OJEDA, 2010; MACIEIRA e JOYEUX, 2011). Aspectos como a morfologia da poça, número de tocas e fendas, além da presença de cobertura algal no substrato são os principais fatores estruturais do habitat que influenciam as comunidades de peixes (OLIVEIRA, MACIEIRA e GIARRIZZO, 2016). Poças mais complexas com a presença de fendas, cavidades e cobertura algal no substrato oferecem maior possibilidade de refúgio, nos quais os peixes podem se proteger para evitar a predação, dessa forma, estes habitats mais complexos suportam maior abundância de indivíduos e riqueza de espécies (OLIVEIRA, MACIEIRA e GIARRIZZO, 2016).

Outro fator de relevância considerável para as assembleias de peixes em poças de maré está ligado à disponibilidade de itens alimentares no habitat, influenciando diretamente nas interações que resultam da ecologia trófica desses organismos. A alta variedade e disponibilidade de itens alimentares para peixes em poças de maré, como por exemplo, invertebrados (crustáceos, poliquetas, moluscos e insetos) e as algas talosas e filamentosas (AMARA e PAUL, 2003; CUNHA *et al.*, 2007), aumentam a taxa de sobrevivência de larvas e juvenis de peixes transitórios e ainda acelera seu

desenvolvimento, contribuindo para um melhor recrutamento para as populações de adultos (OLIVEIRA, MACIEIRA e GIARRIZZO, 2016; MENDONÇA *et al.*, 2019). WHITE, HOSE e BROWN (2015) ressaltam que toda esta complexidade estrutural encontrada nestes ambientes fornece uma série de microhabitats como a cobertura de algas, o substrato, as fendas, a coluna d'água e cavidades, dispondo diferentes nichos para serem explorados pelos peixes associados. Assim, a competição por alimento é reduzida favorecendo os mecanismos de partições tróficas (MENDES, VILLAÇA e FERREIRA, 2009).

Desta forma, o presente estudo objetiva avaliar a influência da complexidade estrutural do habitat na estrutura e composição das assembleias de peixes associados, identificando os parâmetros ambientais preditores para a comunidade neste ambiente. Além disso, objetiva ainda analisar a ecologia trófica desta ictiofauna junto a influência da complexidade estrutural fornecida pelo habitat.

OBJETIVOS

OBJETIVO GERAL

Comparar a estrutura, composição e dieta das assembleias de peixes com influência da complexidade estrutural do habitat das poças de maré encontradas no recife de arenito da foz do estuário do Rio Mamanguape.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Analisar a estrutura e composição das assembleias de peixes com a influência da complexidade estrutural do habitat;
- Avaliar a ecologia trófica das espécies de peixes capturadas durante o estudo;
- Relacionar a influência dos fatores ambientais na ictiofauna com a complexidade estrutural.

PERGUNTAS E HIPÓTESE

PERGUNTAS

- 1: A complexidade do habitat de cada poça influencia na distribuição e composição da ictiofauna?
- 2: Há mudanças na dieta destas espécies de peixes de acordo com a complexidade destes habitats?
- 3: Existe alteração da ictiofauna em relação aos fatores espaço e tempo nas poças de maré?

HIPÓTESE

H¹: A maior disponibilidade de recursos (alimentares e microhabitats) em poças de maior complexidade estrutural sustenta maior abundância e riqueza de espécies de peixes, bem como um aumento das interações através das guildas tróficas.

ESTRUTURA GERAL DA DISSERTAÇÃO

O presente estudo está organizado em um capítulo redigidos no formato de manuscrito com objetivo principal de comparar a estrutura, composição e dieta das assembleias de peixes com influência da complexidade estrutural do habitat das poças de maré encontradas no recife de arenito da foz do estuário do Rio Mamanguape. O manuscrito está intitulado “Influência da estrutura do habitat sobre os peixes de poças de maré em um recife costeiro no Nordeste do Brasil” e será submetido ao periódico *Marine Ecology*.

REFERÊNCIAS

- AMARA, R.; PAUL, C. Seasonal patterns in the fish and epibenthic crustaceans community of an intertidal zone with particular reference to the population dynamics of plaice and brown shrimp. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, v. 56, n. 3-4, p. 807-818, 2003.
- ARAKAKI, S.; TOKESHI, M. Analysis of spatial niche structure in coexisting tidepool fishes: null models based on multiscale experiments. **Journal of Animal Ecology**, v. 80, n. 1, p. 137-147, 2011.
- BRIDGES, C. R. Ecophysiology of intertidal fish. In: **Fish Ecophysiology**. Springer, Dordrecht, 1993. p. 375-400.
- COSTA, M. B. S. F. *et al.* Influence of reef geometry on wave attenuation on a Brazilian coral reef. **Geomorphology**, v. 253, p. 318-327, 2016.
- CADDY, J. F.; SHARP, G. D. **An ecological framework for marine fishery investigations**. Food & Agriculture Org., 1986.
- CONNELL, J. H. Community interactions on marine rocky intertidal shores. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 3, n. 1, p. 169-192, 1972.
- CUNHA, F. E. de A.; MONTEIRO-NETO, C.; NOTTINGHAM, M. C. Temporal and spatial variations in tidepool fish assemblages of the northeast coast of Brazil. **Biota Neotropica**, v. 7, n. 1, p. 0-0, 2007.
- DAVIS, J. L. D. Spatial and seasonal patterns of habitat partitioning in a guild of southern California tidepool fishes. **Marine Ecology Progress Series**, v. 196, p. 253-268, 2000.
- DIAS, M. *et al.* Diet of marine fish larvae and juveniles that use rocky intertidal pools at the Portuguese coast. **Journal of Applied Ichthyology**, v. 30, n. 5, p. 970-977, 2014.
- FLETCHER, S. *et al.* Description of the ecosystem services provided by broad-scale habitats and features of conservation importance that are likely to be protected by Marine Protected Areas in the Marine Conservation Zone Project area. **Natural England Commissioned Reports**, v. 88, 2012.
- GIBSON, R. N.; YOSHIYAMA, R. M. Intertidal fish communities. **Intertidal fishes: life in two worlds**, p. 264-296, 1999.
- GRIFFITHS, S. P.; DAVIS, A. R.; WEST, R. J. Role of habitat complexity in structuring temperate rockpool ichthyofaunas. **Marine Ecology Progress Series**, v. 313, p. 227-239, 2006.
- KNOX, G. A. **The ecology of seashores**. CRC press, 2000.
- LITTLE, C. *et al.* **The biology of rocky shores**. Oxford University Press, USA, 1996.
- LOBATO, C. M. C. *et al.* Tidal pools as habitat for juveniles of the goliath grouper *Epinephelus itajara* (Lichtenstein 1822) in the Amazonian coastal zone, Brazil. **Natureza & Conservação**, v. 14, n. 1, p. 20-23, 2016.

MACIEIRA, R. M. *et al.* Isolation and speciation of tidepool fishes as a consequence of Quaternary sea-level fluctuations. **Environmental Biology of Fishes**, v. 98, n. 1, p. 385-393, 2015.

MACIEIRA, R. M.; JOYEUX, J. Distribution patterns of tidepool fishes on a tropical flat reef. **Fishery Bulletin**, v. 109, n. 3, 2011.

MENDES, T. C.; VILLAÇA, R. C.; FERREIRA, C. E. L. Diet and trophic plasticity of an herbivorous blenny *Scartella cristata* of subtropical rocky shores. **Journal of Fish Biology**, v. 75, n. 7, p. 1816-1830, 2009.

MENDONÇA, V. *et al.* Do marine fish juveniles use intertidal tide pools as feeding grounds?. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, p. 106255, 2019.

OLIVEIRA, R. R. de S.; MACIEIRA, R. M.; GIARRIZZO, T. Ontogenetic shifts in fishes between vegetated and unvegetated tidepools: assessing the effect of physical structure on fish habitat selection. **Journal of Fish Biology**, v. 89, n. 1, p. 959-976, 2016.

ROJAS, J. M.; OJEDA, F. P. Spatial distribution of intertidal fishes: a pattern dependent on body size and predation risk?. **Environmental Biology of Fishes**, v. 87, n. 3, p. 175-185, 2010.

THIEL, R. *et al.* Environmental factors as forces structuring the fish community of the Elbe Estuary. **Journal of Fish Biology**, v. 46, n. 1, p. 47-69, 1995.

VASCONCELOS, F. P.; ROCHA, C. A. S.. Analise da influencia das mares sobre os parâmetros físico-químicos da água de microambientes formados em rochas-de-praia. **Arquivos de Ciências do Mar**, v. 25, p. 51-61, 1986.

WENNHAGE, H.; PIHL, L. Fish feeding guilds in shallow rocky and soft bottom areas on the Swedish west coast. **Journal of Fish Biology**, v. 61, p. 207-228, 2002.

WHITE, G. E.; HOSE, G. C.; BROWN, C. Influence of rockpool characteristics on the distribution and abundance of intertidal fishes. **Marine Ecology**, v. 36, n. 4, p. 1332-1344, 2015.

CAPÍTULO 1

Influência da estrutura do habitat sobre os peixes de poças de maré em um recife costeiro no Nordeste do Brasil

J. C. A. Alves^{1*}, A. L. M. Pessanha¹

RESUMO: As poças de maré são habitats intermitentes considerados muito dinâmicos, seja pelas constantes alterações de fatores ambientais ou pela influência da estrutura do habitat. O estudo objetivou descrever a dieta, composição e abundância da ictiofauna em poças de maré com diferentes estruturas de complexidade registradas em um recife de arenito localizado na foz do estuário tropical no Nordeste do Brasil, visando testar a hipótese de que a maior disponibilidade de recursos (alimentares e microhabitats) em poças de maior complexidade estrutural sustenta uma maior abundância e riqueza de espécies de peixes, bem como um aumento das interações através das guildas tróficas. As amostragens foram distribuídas em seis excursões ao longo do ano 2018, sendo três na estação chuvosa (abril, maio e junho) e três na seca (setembro, outubro e novembro). Um total de 30 poças foram analisadas no recife, onde em cada uma delas foram aferidos os fatores ambientais e características do habitat. Os peixes foram coletados após serem anestesiados (eugenol). As poças foram divididas com base em suas características em dois grupos: poças mais complexas com cobertura de algas sobre o substrato (Alc) e poças menos complexas sem cobertura de algas sobre o substrato (N Alc). No geral foram registrados 5609 indivíduos, englobando 15 espécies, dentre as quais destacaram-se *Scartella cristata*, *Bathygobius geminatus* e *Entomacrodus vomerinus*, contribuindo com 92,3% do número total dos indivíduos e 68,3% da biomassa. Os peixes Permanentes Residentes representaram a principal guilda ecológica. As maiores densidade, biomassa e riqueza de espécies foram registradas em poças de maior complexidade durante o período chuvoso. A análise da dieta indicou que os peixes utilizam algas e microcrustáceos como principais itens alimentares, sendo observada a formação de duas guildas tróficas nas poças de maior complexidade (Herbívoros e Zoobentívoros) e três guildas tróficas nas de menor complexidade (Herbívoros, Onívoros e Zoobentívoros). Nossos resultados apontaram que as assembleias e a dieta dos peixes foram relacionadas com complexidade estrutural (cobertura algal, rugosidade, nº de refúgios) registradas nas poças Alc, devido principalmente a dominância das famílias Gobiidae e Blenniidae neste habitat. Devido a tais características, as poças de maré podem ser consideradas áreas de berçário para algumas espécies, pois apresentam uma composição de espécies exclusiva que não é registrada em outros habitats adjacentes registrados nesse estuário tropical.

Palavras-chave: Influência do habitat, Heterogeneidade, Recifes costeiros, Peixes recifais, Dieta.

1. INTRODUÇÃO

A teoria da heterogeneidade de habitats desenvolvida inicialmente por MacArthur & MacArthur (1961), prediz que a diversidade de espécies aumenta em função da heterogeneidade do habitat, isso porque ambientes mais heterogêneos disponibilizariam mais recursos, o que acarretaria em maior número de nichos, suportando maior diversidade de espécies do que ambientes mais simples (Bazzaz 1975). A mudança na heterogeneidade de habitat também influencia a composição e estrutura das assembleias de espécies (Lassau & Hochuli 2004, Durães et al., 2005), uma vez que ambientes com diferentes níveis de heterogeneidade de habitat apresentam diferenças nos parâmetros ambientais (Li & Reynolds 1994). Essas características podem determinar a ocorrência ou não de determinadas espécies, dando suporte para o desenvolvimento, reprodução e forrageamento (August 1983, Martínez & Montes de Oca 1984, Halfiter 1991; Franklin et al., 2005).

Poças de maré são habitats com alta heterogeneidade que ocorrem na zona entremarés durante o período de baixa-mar, quando cavidades e depressões do substrato permanecem isoladas e preenchidas de água do mar (Pimentel et al., 2018). Estes habitats podem ser encontrados em diferentes tipos de substratos, desde aqueles com estrutura consolidada (recifes de arenito e costões rochosos) até os que apresentam um caráter inconsolidado, como nas planícies de lama, praias arenosas e manguezais (Macieira 2015). Entretanto, em algumas ocasiões, as poças podem permanecer isoladas por dias, semanas ou até meses, ocorrendo em áreas localizadas próximas ao limite superior do entremarés ou no supralitoral, dependendo da ocorrência de marés fortes (i.e., sizígia) e do aumento da energia das ondas (Bittencourt et al., 2005).

Esses habitats de zona de intermarés registram uma alta diversidade e abundância de organismos (Pimentel 2018), mesmo com as rápidas e intensas variações dos seus fatores físico-químicos. Normalmente durante a maré baixa, os peixes desse ambiente ficam concentrados nesse espaço, expostos à essas variáveis, como a temperatura e salinidade que sofrem alterações, aumento desses parâmetros, como consequência do isolamento e exposição ao Sol, sendo portanto um desafio permanecer nesse tipo de habitat. Esses fatores ambientais são preditores para a estrutura das assembleias de peixes e estão inerentemente relacionados com o tempo de duração do isolamento da poça (Wuitchik et al., 2018).

As variações nas condições físicas e químicas e a ampla variedade de substratos criam ambientes muito específicos para diversas espécies de invertebrados e peixes. Duas dessas famílias de peixes, Gobiidae e Blenniidae, são exemplos típicos encontrados nesses habitats, pois apresentam adaptações favoráveis para a vida nestes ambientes como um menor tamanho, corpo alongado, peitorais fortes nos blenídeos e pélvicas em forma de ventosa nos gobídeos (Macieira 2015). Estas características permitem abrigarem-se em pequenos espaços no substrato das poças, onde podem se refugiar dos predadores, e ainda contra as forças das ondas que podem carregá-los durante o evento da subida da maré (Rosa et al., 1997). Além das adaptações morfológicas para este ambiente, muitas destas espécies de peixes podem apresentar adaptações fisiológicas, como euritermia, ou comportamentais, como a tigmotaxia, que consiste no comportamento de se fixar ao substrato. Estas adaptações garantem vantagens importantes em um ambiente com alta variação de temperatura e turbulência da água (Fletcher et al., 2012; Oliveira et al., 2016).

Poças de maré também são importantes locais de recrutamento, cujas larvas e juvenis utilizam este ambiente como local de crescimento, beneficiando-se da abundância de alimento e da proteção contra predadores (Dias et al., 2014). Algumas famílias como Mugilidae, Carangidae e Lutjanidae que apresentam importância comercial, têm sido registradas nos seus estágios juvenis em poças de maré na costa brasileira (Macieira & Joyeux., 2011). Lobato et al., (2016) encontraram juvenis de *Epinephelus itajara*, que se encontra criticamente ameaçado pela classificação da IUCN, em poças de maré na costa do Pará. Estes registros reforçam a importância que estes habitats representam até mesmo para espécies de grande porte durante parte do seu desenvolvimento.

A densidade e a composição das espécies nesses ambientes são fortemente influenciadas por características intrínsecas de cada local, sendo relacionado tais mudanças de acordo com a exposição às ondas (Gibson 1972; Grossman, 1982), cobertura do substrato (Davis 2000; Arakaki & Tokeshi 2011), tamanho e volume da poça (Davis 2000; Macieira & Joyeux 2011), profundidade (Castellanos-Galindo et al., 2005; Cox et al., 2011) e complexidade estrutural (Griffiths et al., 2006; Rojas & Ojeda, 2010). Destes, a complexidade estrutural tem sido sugerida como um dos descritores mais importantes para determinar as diferenças da ictiofauna encontrada em ambientes recifais como as poças, por promover uma maior proteção contra a predação, maior

disponibilidade de microhabitats e abundância de recursos alimentares (Nanjo et al., 2014). Baseado nessas informações, são necessários estudos que avaliem a influência da complexidade estrutural e das características físico-químicas da água nestes organismos de poças para se compreender melhor a influência do habitat e das condições do ambiente nessas assembleias (Cox et al., 2010).

Além disso, as assembleias de peixes sofrem forte influência da disponibilidade dos itens presentes nos habitats. Através da dieta, as espécies podem ser agrupadas em guildas de acordo com a classe dos itens alimentares dos quais elas se alimentam dentro dos habitats (Root, 1967). Esta é uma estratégia para evitar a competição e está ligada a otimização no uso dos recursos alimentares. As interações tróficas entre os membros de uma guilda ocorrem principalmente através da competição e partição do alimento (Muto et al., 2014). Outra forma de evitar a competição é a estratégia de formação de grupos funcionais, na qual as espécies são agrupadas através do nível trófico, estratégia de reprodução e uso do habitat (Passos et al., 2013).

Peixes mais jovens mudam a dieta ao longo do seu desenvolvimento, e isto ocorre em função de mudanças na atividade de forrageio destes animais, que podem estar ligadas a necessidades metabólicas diferenciadas em cada estágio do ciclo de vida (Platell & Potter, 2001). Este mecanismo de mudança ontogenética na dieta diminui a competição intraespecífica, favorecendo o recrutamento para as populações de adultos (Hajisamae, 2001). Por isso, para se entender melhor a ecologia trófica das assembleias de peixes é importante considerar métodos que agrupem os indivíduos com base nas mudanças ontogenéticas como a abordagem de grupos tróficos ontogenéticos (Garrison & Link, 2000).

Portanto, o estudo da composição e estrutura da ictiofauna em conjunto com a ecologia trófica se fazem necessários para se compreender o estabelecimento das espécies no recife de arenito. Este estudo objetivou descrever a estrutura, composição e a ecologia trófica da ictiofauna das poças de maré, com a influência da complexidade, encontradas no recife de arenito da foz do estuário do Rio Mamanguape, testando a hipótese de que a maior disponibilidade de recursos (alimentares e microhabitats) em poças de maior complexidade estrutural sustenta maior abundância e riqueza de espécies de peixes, bem como um aumento das interações através das guildas tróficas.

2. METODOLOGIA

2.1. Área de estudo

O recife estudado está situado no litoral norte do estado da Paraíba (Figura 1) e faz parte da Área de Proteção Ambiental (APA) de Barra de Mamanguape, município de Rio Tinto, Paraíba (CERHPB, 2004).

Os recifes presentes no litoral da Paraíba foram formados pela litificação das areias cimentadas por carbonato de cálcio que correspondiam às linhas de praia, sendo estes chamados de recifes de arenito (Carvalho, 1983). Na região estudada os recifes de arenito se interpõem entre o rio e o mar na foz do estuário do Rio Mamanguape, com uma extensão total de aproximadamente 14 km, indo da Praia de Campina no município de Rio Tinto PB (ao sul) até o município de Baía da Traição PB (ao norte), formando o que é localmente chamado de “Barra do Rio Mamanguape”. A face do recife voltada para o mar caracteriza-se por ser uma região fortemente batida em decorrência do impacto das ondas e sofre pouca ou nenhuma influência estuarina, sendo denominada setor ou compartimento batido; a face protegida, voltada para o continente está submetida à influência do rio durante as marés baixas e é denominada setor ou compartimento protegido (Araújo et al., 2008).

O clima da região é quente e úmido. A estação chuvosa tem início em março, prolongando-se até agosto, com precipitações máximas nos meses de maio, junho e julho; a estação seca ocorre na primavera-verão, com estiagem mais rigorosa nos meses de outubro a dezembro. A precipitação anual normal situa-se entre 1750 e 2000 mm anuais e a temperatura média de 24-26 °C (AESAs, 2017).

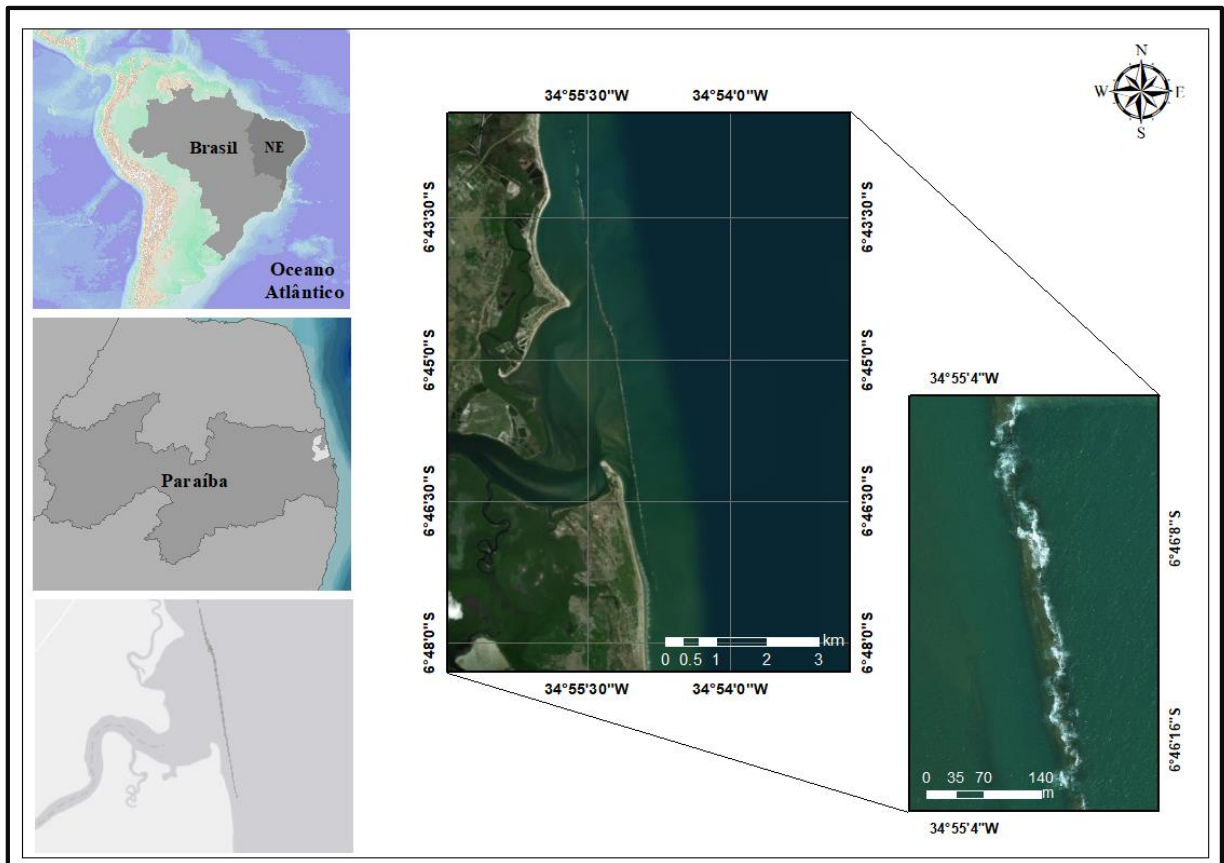


Fig. 1. Localização geográfica da área de estudo – Recife de arenito na foz do estuário do rio Mamanguape, PB.

2.2. Amostragem e procedimento em laboratório

O programa de amostragem foi realizado em seis excursões ao recife, sendo três durante o período chuvoso (abril, maio e junho de 2018) e três durante o período seco (setembro, outubro e novembro de 2018). Um total de 30 poças de maré foram amostradas por excursão, distribuídas em 10 pontos de coleta ao longo do recife de arenito (Figura 2). O primeiro ponto foi definido na extremidade sul do recife (coordenada $6^{\circ}46'48.01''S$ $34^{\circ}54'55.08''O$), a partir da área onde as ondas cobrem o recife mesmo nas marés baixas, enquanto os demais pontos se distanciaram cerca de 900 metros um do outro seguindo em direção norte, variando até 100 metros para mais ou para menos. Esta variação foi necessária sempre que a distância de 900 metros coincidiu com locais de abertura do recife. As amostragens foram diurnas e realizadas durante a maré baixa de sizígia com amplitude máxima de 0.4 m.



Fig. 2. Desenho amostral dos pontos de coleta distribuídos no recife de arenito, sendo a distância de um ponto precedente para o seguinte aproximadamente igual a 900 metros, com direção ao norte, podendo variar 100 metros para mais ou para menos.

Os peixes foram anestesiados com eugenol que foi administrado diretamente em cada poça amostrada com auxílio de uma seringa (Figura 3. A). Após 10 minutos, os peixes foram capturados com auxílio de rede de aquário e pinças sempre que necessário. A utilização da pinça ocorreu principalmente para captura de exemplares de menor tamanho que se escondiam nas tocas. Todos os peixes coletados foram fixados em formol a 10% e levados ao laboratório, onde foram identificados de acordo com Menezes & Figueiredo (1980), Sazima et al., (2002), Sazima et al., (2009), Rangel et al., (2010) e Tornabene et al., (2010). Posteriormente cada exemplar foi mensurado pelo comprimento total (mm) e obtido o peso (g).

2.3. Ecologia trófica

Para a ecologia trófica foram selecionadas as espécies de peixes mais abundantes neste estudo, dos quais foram retirados o trato gastrointestinal através de uma incisão no abdômen. O conteúdo estomacal dos peixes foi analisado com auxílio de microscópio estereoscópico, e os itens alimentares identificados ao menor nível taxonômico possível. Foram utilizadas placas milimetradas para aferir o volume em milímetro cúbico. Posteriormente foi calculada a Porcentagem do Volume (V%) dos diferentes itens alimentares para verificar a composição da dieta das espécies. O volume das presas

representa a energia trófica que passa de um nível para outro, por isso foi escolhido para as análises neste estudo, diferentemente da abundância destas presas que traz a importância ligada ao número de presas consumidas.

2.4. Parâmetros ambientais

Os parâmetros físico-químicos, salinidade e temperatura, foram aferidos em cada poça amostrada com a utilização de refratômetro óptico e termômetro de mercúrio respectivamente. Os parâmetros espaciais de área e profundidade de cada poça foram estimados através da técnica topográfica de batimetria. Para isto foram utilizadas duas réguas de 150 cm marcadas a cada 20 cm, as réguas marcadas foram dispostas nas bordas da poça formando um plano cartesiano (X e Y), a profundidade (Z) foi medida com uma régua a cada 20 cm de Y e X (Figura 3. B).

Como parâmetros estruturais de complexidade do habitat, foram utilizados o número total de refúgios, a rugosidade e a cobertura algal do substrato, em cada poça como descritos a seguir:

- Em cada poça foram contados o número total de cavidades e fendas a fim de quantificar os refúgios disponíveis no substrato (Ferreira et al., 2001; Wilson et al., 2007).
- A rugosidade de cada poça foi estimada com a utilização de uma corrente de metal e uma trena. A corrente foi disposta de uma borda para outra da poça, de maneira que tomasse as feições do substrato desta. Em seguida foram medidos com a trena o comprimento da corrente utilizada e a distância entre as bordas (Figura 3. D-C). A rugosidade foi obtida pela razão do comprimento da corrente pela largura da poça como demonstrado abaixo (adaptado de Luckurst & Luckurst, 1978).

$$\text{Rugosidade} = \frac{\text{Comprimento da corrente (cm)}}{\text{Largura da poça (cm)}}$$

- A cobertura de algas frondosas sobre o substrato foi obtida através de estimativa visual em cada poça, dada em porcentagem da área do substrato sempre realizada pelo mesmo observador em todas as excursões (adaptado de Kohler & Gill 2006).

2.5. Categorias ecológicas

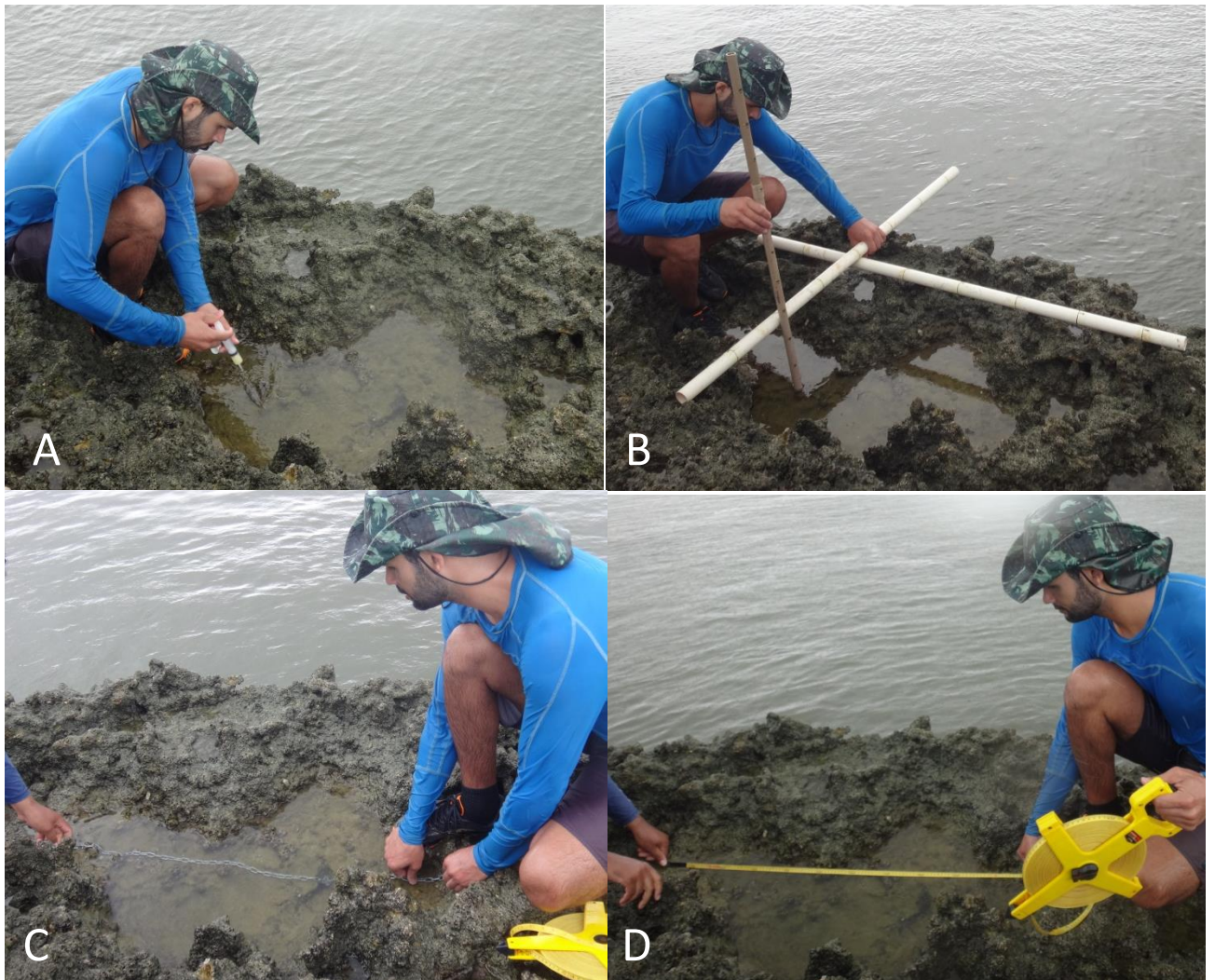


Fig. 3. Metodologias para amostragem das poças. (A) Anestesia dos peixes com uso de eugenol administrado com auxílio de uma seringa (10 ml). (B) Estimativa de área e volume através do uso das réguas para a técnica topográfica de batimetria, em que a cada 20 cm de (X e Y), do plano cartesiano, foi medida a profundidade Z. (C) Índice de rugosidade com medida em (cm) da corrente usada para tomar as feições do substrato da poça. (D) Medida da distância entre as bordas da poça em (cm) com a trena.

As espécies foram classificadas de acordo com Macieira & Joeux (2011) quanto ao padrão de ocupação das poças em: espécies residentes (RE) foram consideradas àquelas mais adaptadas à vida intertidal e que passam todo o ciclo de vida

nas poças; espécies oportunistas (OP), foram consideradas àquelas que passam uma parte do seu ciclo de vida nas poças, geralmente quando juvenis ou em excursões para alimentação; e transitórias (TR), foram consideradas àquelas que são encontradas ocasionalmente.

2.6. Análise dos dados

2.6.1. Agrupamentos de poças

Para verificar como as poças poderiam ser agrupadas de acordo com as características do habitat (área, profundidade, volume, refúgios, rugosidade e cobertura algal), uma análise de agrupamento hierárquico foi realizada. Para isso, todos os dados do habitat foram transformados em $\log(X+1)$ e em seguida calculada a matriz de distância Euclidiana, com o método de agrupamento UPGMA, esse método foi utilizado, pois apresentou maior correlação (0.73).

2.6.2. Análises biológicas e ambientais

A densidade dos peixes foi calculada através da relação do número total de indivíduos de cada espécie dividido pelo volume total da poça onde foram capturados (Ind/L). A mesma relação foi utilizada para a biomassa (g/L) e para riqueza de espécies (sp/L) (Sparre, 1998).

Para verificar diferenças espaço-temporais dos parâmetros ambientais, os mesmos foram transformados em $\log(X+1)$, normalizados e posteriormente calculado a matriz de similaridade com base na distância Euclidiana. Para a análise dos parâmetros da assembleia de peixes (densidade, biomassa e riqueza), os dados sofreram a transformação em raiz quadrada e posteriormente calculada a matriz de similaridade com base na distância de Bray-Curtis. Essas matrizes foram utilizadas para verificar diferenças estatísticas significativas utilizando a Análise Permutacional de Variância (PERMANOVA, com 9999 permutações) sob dois fatores fixos: espacial (dois níveis: poças mais complexas e poças menos complexas) e temporal (dois níveis: seca e chuva). Para testar a riqueza foi realizada PERMANOVA univariada, e nesse caso a matriz de

similaridade utilizada foi com base na distância Euclidiana com transformação dos dados em $\log(X+1)$ (Anderson, 2001; Anderson & Braak, 2003).

Para identificar quais variáveis ambientais foram preditoras para a estrutura das assembleias de peixes nos dois grupos de poças e dentro de cada estação foi utilizada a análise do modelo de regressão linear baseado na distância (DistLM) (Legendre & Anderson, 1999; Mccardle & Anderson, 2001) com método Best, critério de seleção AIC e 9999 permutações. Para verificar graficamente os padrões entre as variáveis selecionadas e a assembleia de peixes foi utilizada a análise de ordenação redundante baseada na distância (dbRDA) com o modelo selecionado no DistLM (Mccardle & Anderson, 2001).

Para análise da ecologia trófica foi utilizado um heatmap com o objetivo de verificar a composição da dieta e os agrupamentos em guildas tróficas. Para isso os dados da dieta foram agrupados de acordo com a proximidade taxonômica, com o objetivo de organizar melhor os grupos tróficos: Alga filamentosa e alga talosa (algas); Bivalvia, Gastropoda, Cefalopoda e Polyplacophora (molusc); Bachyura (brach); Calanoida, Harpacticoida e Cyclopoida (copepod); Coral (coral); Cirripedia e Larva de Cirripedia (craca); Foraminífera (foram); Larva de Ceratopogonidae e Chironomidae (inset); Peixe e Larva de Peixe (peixe); Peneidae (peneid); Polychaeta errante e sedentário (Polichaet); Pycnogonida (pycnog); Gammaridae, Tanaidacea e Amphipoda (peracarid). Em seguida foi obtida uma matriz com a porcentagem do volume de cada item, para os agrupamentos em guildas foi obtida uma matriz de similaridade com base na distância de Bray-Curtis e realizada uma análise de Cluster.

As análises Cluster e Boxplots foram realizadas utilizando a plataforma R 3.5.0 (R Development Team 2018). As análises DistLM, dbRDA e PERMANOVA foram realizadas com auxílio do software PRIMER 6 + PERMANOVA.

3. RESULTADOS

3.1. Agrupamentos de poças

O dendrograma com os dados das características da complexidade das poças formou dois grupos: o primeiro grupo apresentou cobertura de algas frondosas no substrato, sendo considerado com maior complexidade estrutural e tratado nas análises como “Alc” (Algal cover). O segundo grupo apresentou substrato sem cobertura por algas frondosas, sendo considerado com menor complexidade e tratado como “N Alc” (None algal cover) (Figura 4). Todas as análises foram efetuadas com base nesses grupos formados pela análise *a posteriori* dos dados.

3.2. Variáveis ambientais

As poças de maior complexidade (Alc) apresentaram maiores valores de salinidade, cobertura algal, número de refúgios, volume e área superficial para ambos os períodos do estudo (Tabela 1). Já as de menor complexidade (N Alc), durante o período chuvoso, apresentou maiores valores de temperatura e profundidade, enquanto no período seco foram registrados maiores valores de temperatura, rugosidade e profundidade (Tabela 1). A análise PERMANOVA indicou diferenças significativas entre os grupos de complexidade (Pseudo- $F_{1,162} = 22,147$; $P = 0,0001$) e temporal (Pseudo- $F_{1,162} = 19,098$; $P = 0,0001$) para as diferentes variáveis ambientais estudadas, sem verificações de interações entre tais fatores (Pseudo- $F_{1,162} = 1,1973$; $P = 0,2933$).

Entre os dois grupos de complexidade, a PERMANOVA identificou diferenças significativas para salinidade, cobertura algal e profundidade. Enquanto entre as estações do ano, foram registradas diferenças significativas para salinidade, temperatura, refúgio, rugosidade, volume e área (Tabela 1).

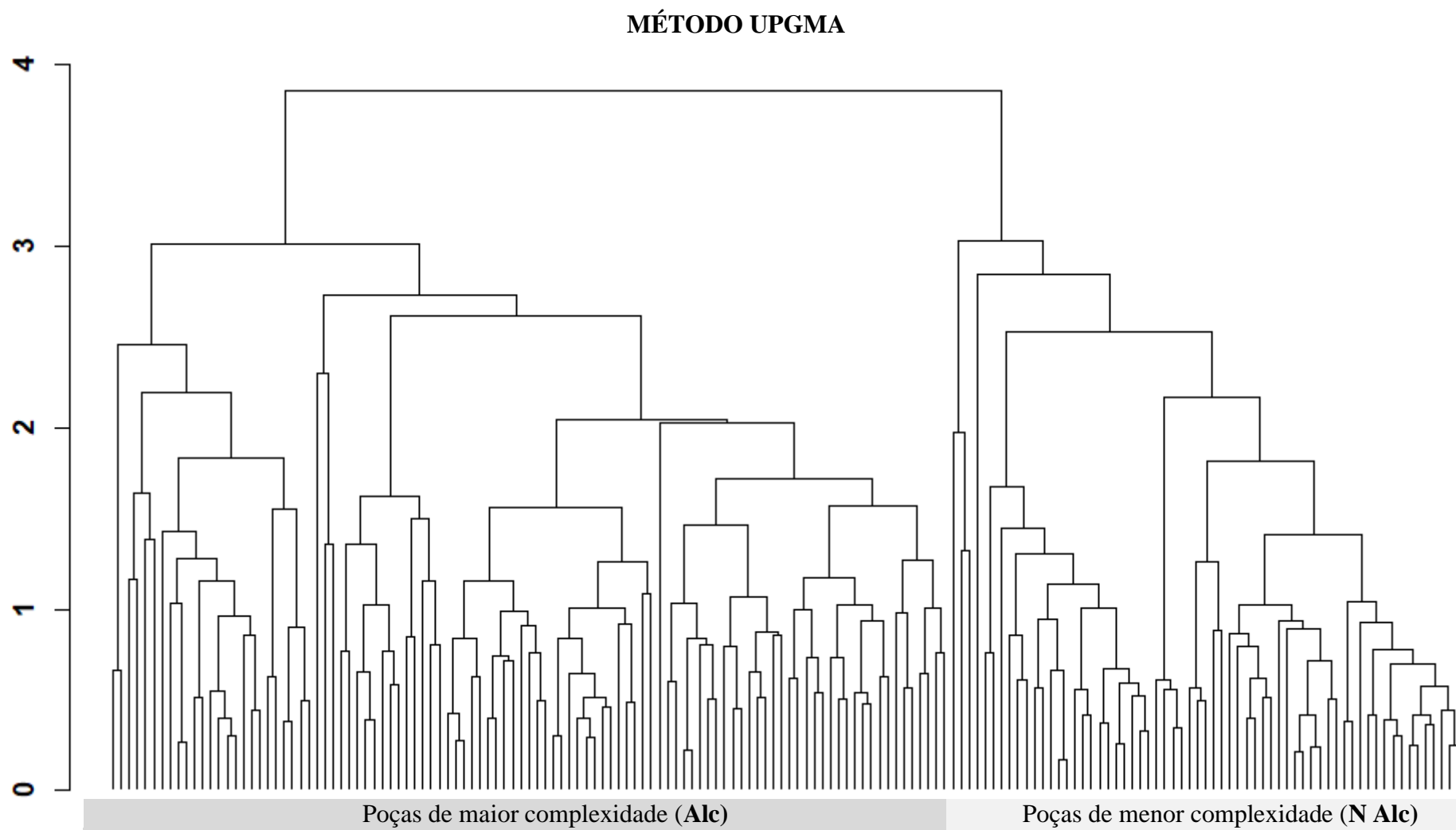


Fig. 4. Dendrograma das características ambientais de complexidade. Alc = Algal cover. N Alc = None Algal cover.

Tabela 1. Médias e variações para os dados ambientais das poças de maré estudadas junto aos valores de significância, com destaque em cinza para as maiores médias com respectivas variações encontradas e ainda para as diferenças significativas.

| | CHUVA | | | | SECA | | | | Valores P | |
|---------------|-------|-----------|-------|-----------|-------|-----------|-------|-----------|-----------|--------|
| | Alc | | N Alc | | Alc | | N Alc | | Grupos | Tempo |
| | Média | Variação | Média | Variação | Média | Variação | Média | Variação | | |
| Salinidade | 37,2 | 21-44 | 35,0 | 22-44 | 39,7 | 32-48 | 38,4 | 20-46 | 0,030 | 0,0001 |
| Temperatura | 28,5 | 25-35,7 | 29,5 | 25-36,6 | 30,0 | 26,0-38,0 | 30,2 | 26-34,5 | 0,123 | 0,0050 |
| Cobert. algal | 28,6 | 5-85 | 0,0 | 0-0 | 28,3 | 0-95 | 2,0 | 0-70 | 0,0001 | 0,7290 |
| Nº Refúgios | 30,6 | 0-300 | 28,3 | 3-154 | 128,3 | 9-638 | 112,2 | 8-416 | 0,898 | 0,0001 |
| Rugosidade | 1,3 | 0,73-2,49 | 1,3 | 0,03-1,96 | 1,5 | 1,13-2,94 | 1,6 | 1,02-3,79 | 0,332 | 0,0001 |
| Volume | 126,6 | 8-1504 | 117,4 | 20-428 | 192,7 | 4-910 | 163,3 | 4-516 | 0,451 | 0,0001 |
| Profundidade | 19,3 | 9-44 | 23 | 10-45 | 22,4 | 10-40 | 23,5 | 8-42 | 0,030 | 0,0600 |
| Área | 0,6 | 0,08-5,28 | 0,5 | 0,08-1,8 | 0,8 | 0,04-3,32 | 0,7 | 0,04-2,36 | 0,567 | 0,0005 |

3.3. Composição e abundância

Foram capturados um total de 5609 indivíduos, correspondentes a 15 espécies, 13 gêneros e 10 famílias, totalizando uma biomassa de 4565,4 g. As famílias com maior número de espécies para as poças de maré no recife de arenito foram Pomacentridae e Gobiidae com 3 representantes cada e Blenniidae com 2 representantes. As espécies mais abundantes na densidade durante o estudo foram *Scartella cristata*, *Bathygobius geminatus* e *Entomacrodus vomerinus*. Em termos de biomassa, as famílias mais representativas foram Blenniidae, Pomacentridae e Labrisomidae. Assim como em abundância, *S. cristata* dominou em biomassa, seguida de *Abudefduf saxatilis* e *Labrisomus nuchipinnis*, espécies que não foram tão numerosas, porém apresentaram biomassa bem representativa nas poças de maré.

A guilda ecológica com maiores valores, tanto para abundância quanto para biomassa, foi a Permanentes Residentes (PR) com um total de 5353 indivíduos e 3676,2g, seguida de Oportunistas (O) com 226 indivíduos e 387,3g e Transitórios (T) com 27 indivíduos e 10,7g (Tabela 2).

No período chuvoso, as poças com maior complexidade tiveram uma maior abundância e biomassa (1256 peixes e 824,3g) em relação aquelas de menor complexidade (628 peixes e 350,2g). Para as poças de maior complexidade neste período, *S. cristata* foi a espécie mais abundante, seguida de *B. geminatus* e *A. saxatilis*, enquanto nas poças de menor complexidade as espécies mais abundantes foram *S. cristata*, seguida de *E. vomerinus* e *B. geminatus* (Tabela 2).

No período seco houve aumento na abundância e biomassa de peixes para ambos os grupos de poças, porém, desta vez, foram as poças com menor complexidade que apresentaram maiores valores (2013 peixes e 1713,1g) em relação aquelas de maior complexidade (1712 peixes e 1677,8g). Para as poças de maior complexidade neste período, assim como no anterior, *S. cristata* foi a espécie mais abundante, seguida de *B. geminatus* e *A. saxatilis*, enquanto nas poças de menor complexidade as espécies mais abundantes foram *S. cristata*, seguida de *B. geminatus* e *E. vomerinus* (Tabela 2).

A densidade relativa apresentou diferença significativa entre os períodos (Pseudo- $F_{1,150} = 6.458$; $p = 0.0006$) e os grupos de complexidade (Pseudo- $F_{1,150} = 11.928$; $p = 0,0001$). Os maiores valores foram alcançados no período seco nas poças de menor complexidade. Durante o período chuvoso, os maiores valores da densidade foram alcançados nas poças de maior complexidade (Figura 5. A). A biomassa também apresentou diferenças significativas entre períodos (Pseudo- $F_{1,150} = 4.195$; $p = 0,0019$) e entre os grupos de complexidade (Pseudo- $F_{1,150} = 5.938$; $p = 0.0001$). Os maiores valores foram alcançados nas poças de maior complexidade tanto no período chuvoso quanto no seco (Figura 5. B). A riqueza de espécies apresentou diferenças significativas apenas entre os períodos (Pseudo- $F_{1,150} = 8.539$; $p = 0.0014$). Porém, assim como a biomassa, esta variável alcançou maiores valores nas poças de maior complexidade durante ambos os períodos chuvoso e seco (Figura 5. C).

3.4. Influência dos fatores abióticos sobre a ictiofauna

Durante o período chuvoso o modelo de regressão linear baseado na distância (DistLM) indicou 3 variáveis preditoras significativas para a ictiofauna das poças: salinidade, área e refúgio (r^2 ajustado = 0,14886). Neste período as espécies correlacionadas foram *A. saxatilis*, *E. vomerinus*, *S. cristata* e *B. geminatus* com uma explicação de 97,9%. O eixo 2 da dbRDA apresentou uma separação dos grupos, correlacionando o grupo com maior complexidade (Alc) positivamente com salinidade e número de refúgios, já o grupo de menor complexidade (N Alc) foi correlacionado positivamente com área. Neste período *B. geminatus* esteve correlacionado positivamente com as poças de maior complexidade (Alc), enquanto *A. saxatilis* e *E. vomerinus* estiveram correlacionados positivamente com as poças de menor complexidade (N Alc) (Figura 6).

No período seco o DistLM indicou apenas 2 variáveis preditoras significativas para a ictiofauna das poças: volume e profundidade (r^2 ajustado= 8.82E-2), as espécies correlacionadas foram *B. geminatus*, *L. nuchipinnis*, *E. melanopterus*, *M. brevirostris*, *S. variabilis* e *A. saxatilis* com uma explicação de 100%. Neste período os grupos também foram separados pelo eixo 2 da dbRDA, correlacionando a profundidade positivamente com o grupo de menor complexidade (N Alc) e negativamente com grupo de maior complexidade (Alc). *B. geminatus*, *L. nuchipinnis*, *E. melanopterus* e *M. brevirostris* estiveram correlacionados positivamente com as poças de maior complexidade (Alc) (Figura 6).

Tabela 2. Abundância numérica (Abund.) e biomassa (Biom.) das espécies capturadas nas poças de maré do recife arenítico e classificação das espécies em guildas ecológicas por status de residência. Ordenação de acordo com Nelson (2006). RE= Residente; TR= Transitória e OP= Oportunista. Poças de maior complexidade (Alc), Poças de menor complexidade (N Alc).

| FAMÍLIAS/ESPÉCIES | CHUVA | | | | SECA | | | | GUILDA |
|---|--------|-------|--------|-------|--------|-------|--------|--------|---------------|
| | Alc | | N Alc | | Alc | | N Alc | | |
| | Abund. | Biom. | Abund. | Biom. | Abund. | Biom. | Abund. | Biom. | |
| Muraenidae | | | | | | | | | |
| <i>Gymnothorax funebris</i> Ranzani, 1839 | 1 | 21,9 | - | - | - | - | - | - | RE |
| Clupeidae | | | | | | | | | |
| Larva de Clupeidae | 3 | 0,2 | - | - | - | - | - | - | I |
| Mugilidae | | | | | | | | | |
| <i>Mugil brevisrostris</i> (Ribeiro, 1915) | 10 | 7,9 | - | - | 7 | 1,8 | - | - | TR |
| Serranidae | | | | | | | | | |
| <i>Epinephelus adscensionis</i> (Osbeck, 1765) | - | - | - | - | 2 | 68,4 | - | - | OP |
| Gerreidae | | | | | | | | | |
| <i>Eucinostomus melanopterus</i> (Bleeker, 1863) | 7 | 0,9 | - | - | 3 | 0,1 | - | - | TR |
| Pomacentridae | | | | | | | | | |
| <i>Stegastes fuscus</i> (Cuvier, 1830) | 5 | 40,7 | 2 | 2,2 | 29 | 83,3 | 5 | 14,7 | RE |
| <i>Stegastes variabilis</i> (Castelnau, 1855) | 8 | 63,0 | - | - | 20 | 165,3 | 5 | 89,6 | OP |
| <i>Abudefduf saxatilis</i> (Linnaeus, 1758) | 73 | 140,0 | 2 | 0,3 | 66 | 302,6 | 52 | 47,9 | OP |
| Blenniidae | | | | | | | | | |
| <i>Scartella cristata</i> (Linnaeus, 1758) | 862 | 440,0 | 448 | 236,6 | 1230 | 693,4 | 1742 | 1414,0 | RE |
| <i>Entomacrodus vomerinus</i> (Valenciennes, 1836) | 55 | 9,1 | 160 | 108,0 | 21 | 18,7 | 84 | 35,1 | RE |
| Labrisomidae | | | | | | | | | |
| <i>Labrisomus nuchipinnis</i> (Quoy e Gaimard, 1824) | 23 | 52,9 | - | - | 31 | 253,9 | 6 | 56,1 | RE |
| Gobiidae | | | | | | | | | |
| <i>Bathygobius geminatus</i> Tornabene et al, 2010 | 207 | 43,1 | 11 | 2,9 | 282 | 76,1 | 112 | 41,7 | RE |
| <i>Bathygobius soporator</i> (Valenciennes, 1837) | 1 | 3,7 | - | - | 8 | 13,2 | 5 | 13,9 | RE |
| <i>Ctenogobius boleosoma</i> (Jordan e Gilbert, 1882) | - | - | 5 | 0,2 | 13 | 0,8 | 2 | 0,3 | RE |
| Acanthuridae | | | | | | | | | |
| <i>Acanthurus chirurgus</i> (Bloch, 1787) | 1 | 0,8 | - | - | - | - | - | - | OP |
| Total de abundância | 1256 | | 628 | | 1712 | | 2013 | | 5609 |
| Total de biomassa | 824,3 | | 350,2 | | 1677,7 | | 1713,0 | | 4565,4 |

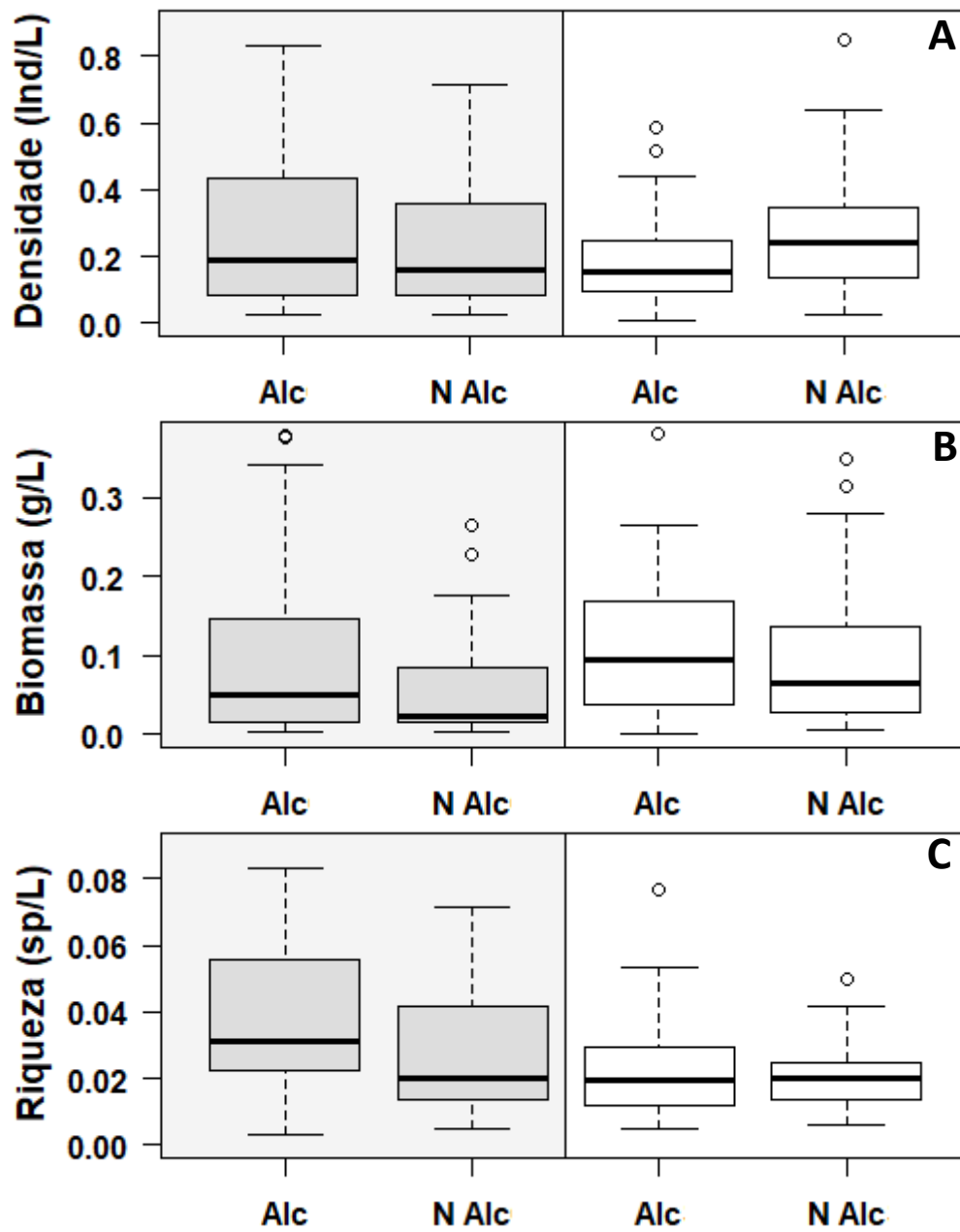


Fig. 5. Variações da ictiofauna no recife de arenito estudado para os grupos de complexidade em cada um dos períodos. (■) Período chuvoso. (□) Período Seco. (A) Riqueza de espécies. (B) Densidade. (C) Biomassa. Alc= Poças mais complexas com cobertura de algas sobre o substrato, N Alc = poças menos complexas sem cobertura de algas sobre o substrato.

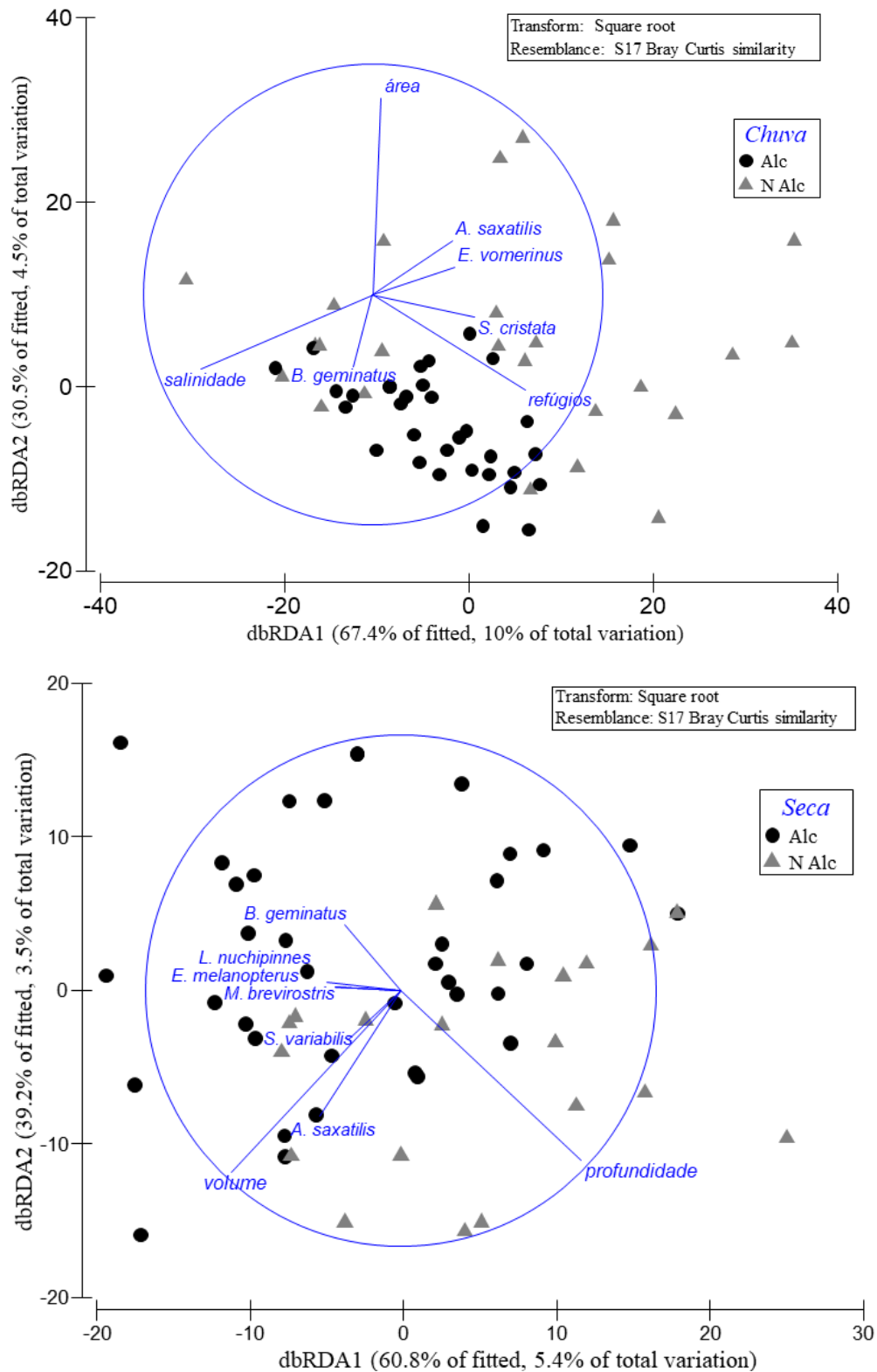


Fig. 6. Análise de ordenação redundante baseada na distância (dbRDA) demonstrando as variáveis ambientais que influenciaram na estrutura da assembleia de peixes das poças de maré. Alc= Poças mais complexas com cobertura de algas sobre o substrato, N Alc = poças menos complexas sem cobertura de algas sobre o substrato.

3.5. Ecologia trófica

Para as considerações da ecologia trófica foram analisados os conteúdos gastrointestinais de 858 indivíduos, sendo que 71 (8,27%) desses estômagos estavam vazios. Os 858 indivíduos foram distribuídos em 585 (68,18%) indivíduos nas poças de maior complexidade e 273 (31,81%) nas de menor complexidade.

3.5.1. Guildas tróficas

Nas poças de maior complexidade (Alc) houve a formação de duas guildas tróficas: Herbívoros e Zoobentívoros. A guilda de Herbívoros foi formada por indivíduos adultos e juvenis de *E. vomerinus*, *Stegastes* spp., *S. cristata*, e juvenis de *A. saxatilis*, com predominância do item alga na dieta. A guilda de Zoobentívoros foi formada por adultos e juvenis de *B. geminatus* e *L. nuchipinnis* com predominância de ingestão dos itens Peracarida (Tanaidacea e Amphipoda), Insecta e Copepoda para a espécie *B. geminatus*, enquanto que para *L. nuchipinnis*, Brachyura, Mollusca, Cirripedia, Peixes e Peracarida foram itens predominantes (Figura 7).

Nas poças de menor complexidade (N Alc) houve a formação de três guildas tróficas: Herbívoros, Onívoros e Zoobentívoros. A primeira guilda foi composta pelos Herbívoros representados pelos juvenis e adultos *E. vomerinus*, *Stegastes* spp., *S. cristata* e também por juvenis de *A. saxatilis* com ingestão predominante de algas; a guilda de Onívoros foi composta por juvenis e adultos de *B. geminatus* com predominância dos itens Peracarida, Copepoda, Insecta e algas, houve ainda uma terceira guilda de Zoobentívoros composta por ambas as classes de *L. nuchipinnis* que mostraram uma maior ingestão de Brachyura (Figura 7).

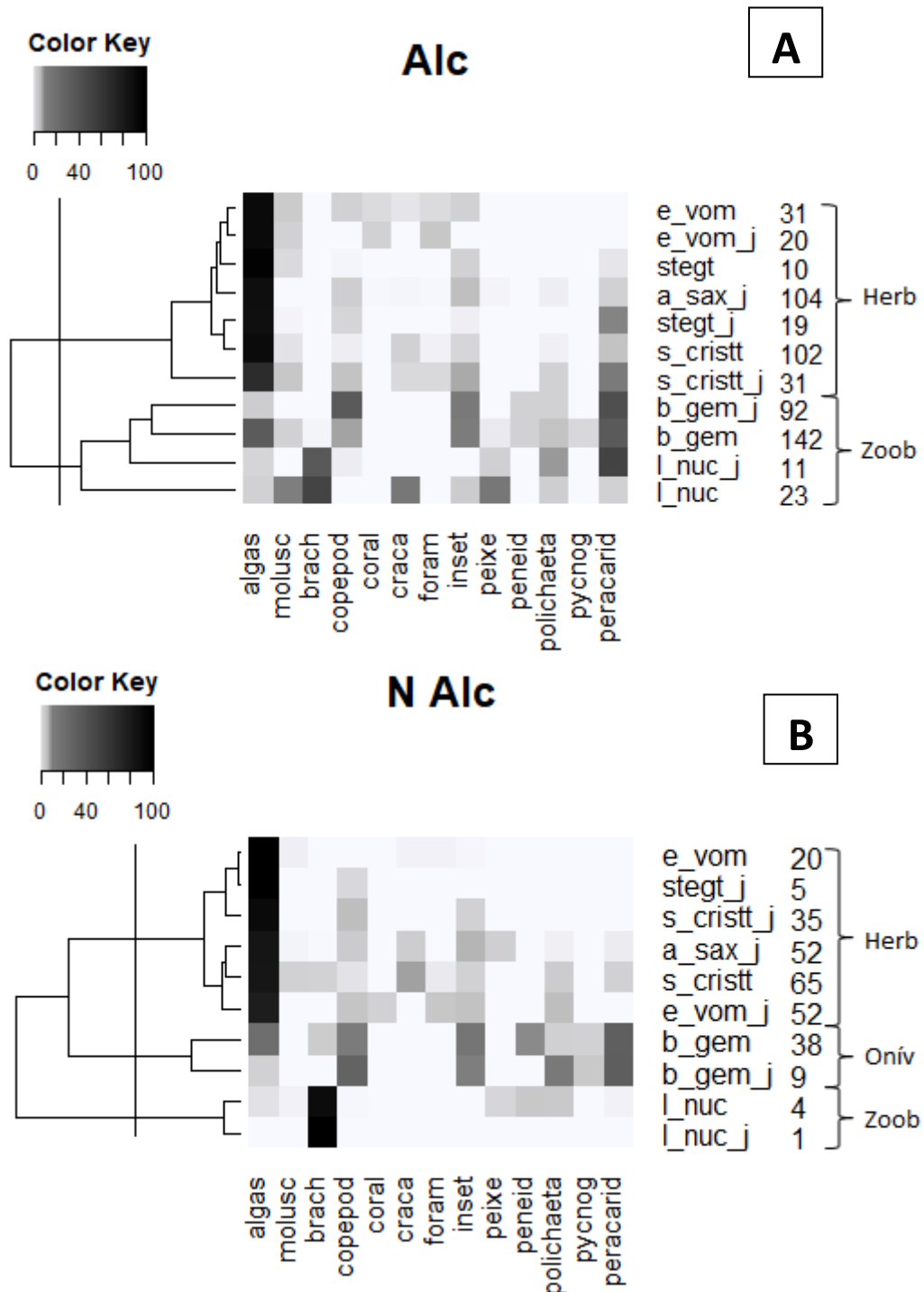


Fig. 7. Agrupamento em guildas tróficas das espécies mais abundantes nas poças de maré (A= Alc, Poças mais complexas e B= N Alc, Poças menos complexas), com base na percentagem de volume (V%) de cada categoria alimentar. *Scartella cristata* (s_cristt), *Bathygobius geminatus* (b_gem), *Entomacrodus vomerinus* (e_vom), *Abudefduf saxatilis* (a_sax), *Labrisomus nuchipinnis* (l_nuc), *Stegastes spp* (stegt). Espécies divididas em duas classes de tamanho: indivíduos juvenis (j) e adultos. Número indica o total de indivíduos analisados. Guildas tróficas: Herbívoros (Herb), Onívoros (Onív) e Zoobentívoros (Zoob).

4. DISCUSSÃO

Os resultados apontaram um aumento da densidade, biomassa e riqueza de espécies de peixes nas poças com maior complexidade relacionadas com cobertura algal no substrato, em relação àqueles que se encontravam em poças de menor complexidade. Estes resultados corroboram a hipótese desse estudo, estando em consonância com a teoria da complexidade e da heterogeneidade, em que habitats mais complexos e heterogêneos dispõem mais refúgio, proteção e alimentação favorecendo uma maior diversidade e abundância de organismos nesses habitats. Alguns estudos também já relataram esta mesma influência positiva sobre a estrutura e composição das comunidades, corroborando com o padrão encontrado (Davis, 2000; Griffiths et al., 2006; White et al., 2015; Mendonça et al., 2018).

Outro fator que favorece esta maior diversidade e abundância de peixes é a maior variedade de nichos a serem explorados nos ambientes com maior complexidade e heterogeneidade em relação àqueles mais simples. Os ambientes com complexidade estrutural gerada pela presença de fendas, cavidades, rochas de tamanhos variados, conchas, areia e principalmente cobertura vegetal/algal, proporcionam locais onde as espécies podem se abrigar dos predadores e conseguir recursos, garantindo portanto uma maior riqueza de espécies (Davis, 2000; Griffiths et al., 2006). Ressalta-se que no caso das poças de maré, as espécies criptobênticas se camuflam muito bem junto ao substrato e a cobertura algal, o que diminui a mortalidade por predação e garante a manutenção das populações nestes habitats (Horn et al., 1998).

Em nosso estudo houve dominância de espécies classificadas na guilda dos peixes residentes, representados principalmente por espécies de Gobiidae e Blenniidae. Este é um resultado frequentemente encontrado por outros estudos em comunidades de peixes da zona de entremarés (Macieira & Joyeux, 2011; Dias, 2014; Machado et al., 2015). Essa dominância tem sido muitas vezes atribuída às adaptações morfológicas (menor tamanho, corpo alongado e nadadeiras que fixam ao substrato), fisiológicas (euritérmicos e eurialinos) e comportamentais (hábito bentônico e de abrigar-se em fendas e cavidades) que foram selecionadas através da evolução neste habitat por tais espécies (Arruda, 1990; Santos et al., 1994; Horn et al., 1998, White et al., 2015). As características morfológicas, ligadas ao pequeno porte e o alongado corpo, permite que

essas espécies se escondam em fendas e cavidades no substrato diminuindo o risco de predação (Rosa et al., 1997). Mendes (2006) sugere que a ocupação desses habitats é vantajosa para essas espécies, pois garante exclusividade por parte destas em termos de alimentação e ocupação de tocas.

O dendrograma agrupou as amostras com base na similaridade em dois grupos, Alc e NAlc, indicando uma estrutura da ictiofauna similar entre os grupos de poças. Nas poças de maior complexidade as espécies mais abundantes foram *S. cristata*, *B. geminatus* e *A. saxatilis*, enquanto naquelas de menor complexidade as mais abundantes foram *S. cristata*, *E. vomerinus* e *B. geminatus*. A maior complexidade favoreceu a ocorrência da espécie *A. saxatilis* como terceira mais abundante nestas poças, o que está ligado ao fato desta espécie ter o hábito de viver na coluna d'água. *Abudefduf saxatilis* explora principalmente a parte superior das poças de maré, portanto são submetidos a uma mudança de temperatura mais ampla, o que em poças com cobertura algal é amenizado, enquanto espécies como *S. cristata*, *B. geminatus* e *E. vomerinus* permanecem próximo ao fundo, que é um microambiente mais termicamente estável, favorecendo assim uma distribuição mais ampla (Vinagre et al., 2015).

Temporalmente, durante o período seco, o aumento da biomassa nos grupos de poças, foi relacionado com a maior contribuição da espécie *S. cristata*, que triplica em biomassa neste período. A maior oferta de recursos alimentares, sob a forma de algas filamentosas, seu principal item alimentar, pode estar associada com esse aumento da biomassa, conforme já observado por Mendes (2006) nos recifes tropicais. Durante o período seco, há uma maior incidência luminosa na região tropical que favorece o crescimento dessas algas, principalmente nos ambientes entremarés que ficam expostos durante a baixa mar, disponibilizando maior quantidade de recursos alimentares (Mendes et al., 2009). A temperatura também afeta alguns processos relacionados à aquisição e manipulação de alimentos em peixes herbívoros. Nesse caso, são registrados que o aumento da temperatura influencia positivamente no comportamento de maior ingestão (Horn & Gibson, 1990), taxas de mordida (Carpenter, 1986; Polunin & Klumpp, 1989; Ferreira et al., 1998) e frequência de forrageio (Smith, 2008), além de acelerar a digestão dos peixes de poças de maré (Horn & Gibson, 1990).

Outra importante espécie que contribui para o aumento da biomassa em poças mais complexas (Alc) foi *B. geminatus*. Entretanto, essa espécie foi abundante em

ambos os períodos do ciclo seca/chuva. A presença da cobertura algal nestas poças atrai espécies crípticas como os gobídeos, onde encontram abrigo e alimento em abundância entre as algas (Mendonça et al., 2019), utilizando a complexa estrutura das frondes para se camuflar (Daves, 2000). Além disso, muitos invertebrados, como Gammaridae e Tanaidacea, se encontram entre a complexa estrutura das frondes das algas (Carpenter 2007, Mendonça et al., 2019), estes recursos alimentares podem ter atraído *B. geminatus* para poças de maior complexidade, uma vez que esta espécie apresentou uma dieta composta principalmente desses itens. Pimentel et al (2018) encontraram resultados semelhantes na dieta desta espécie em um estudo com poças intertidais de uma praia tropical.

Um aspecto relevante, que merece ser destacado, é a importância desses ambientes para uma ictiofauna típica e não registrada em outros habitats do estuário do rio Mamanguape. Nossos resultados demonstram uma composição da ictiofauna completamente dissimilar quando comparados aos ambientes próximos nesse mesmo estuário, como a fauna de áreas rasas do estuário e das praias, com a dominância de espécies das famílias Gerreidae, Tetraodontidae, Mugilidae, Engraulidae e Clupeidae, (Oliveira & Pessanha, 2014; Campos et al., 2015; Garcia & Pessanha, 2017). Essa comparação reforça a importância das poças de maré na contribuição para a biodiversidade local, uma vez que a maior parte das espécies deste estudo é encontrada somente nesse local.

Poças de maré são consideradas importantes áreas de berçário para várias espécies de peixes (Gibson, 1982; Mahon & Mahon 1995; Dias et al., 2016). Estas zonas de berçário podem ser definidas como aquelas que garantem maior sobrevivência, crescimento mais acelerado, densidades mais altas e maior contribuição de indivíduos para as populações de adultos (Beck et al., 2001). Além disso, os invertebrados e algas, abundantes em poças, garantem a energia necessária para o crescimento destes jovens (Amara & Paul, 2003; Cunha et al., 2007). Outro fator que beneficia o desenvolvimento destes peixes é a maior temperatura da água em relação a outros ambientes costeiros durante a baixa mar, que beneficia o metabolismo aumentando as taxas de crescimento (Haedrich, 1983; Gibson, 1994).

Este estudo demonstrou que a ictiofauna do recife de arenito tem sua dieta com base nos seguintes itens alimentares: Macroalgas (principalmente), Peracarida,

Copepoda, Insecta, Brachyura e Polychaeta. Macroalgas e Microcrustáceos que são itens abundantes em poças de maré (Mendonça et al., 2019). Devido a predominância destes itens como principais recursos alimentares na maioria das espécies, houve a formação de três guildas bem definidas, sendo elas (Herbívora, Onívora e Zoobentívora) resultados semelhantes também foram encontrados em outros estudos para as espécies de peixes descritas nesse trabalho (Mendes, Villaça & Ferreira, 2009; Alves et al., 2016; Mendonça et al., 2019).

A guilda com maior número de espécies foi a dos Herbívoros, composta por adultos e juvenis de *E. vomerinus*, *S. fuscus*, *S. variabilis* e *S. cristata* e também por juvenis de *A. saxatilis*. As poças de maré são habitats que favorecem espécies herbívoras de pequeno porte ou em fases juvenis de seu desenvolvimento, estes habitats são propícios para a proliferação de diversas espécies de macroalgas, que são importantes na dieta de muitas espécies de peixes. Além disso, ambientes mais complexos reduzem a competição, uma vez que disponibilizam uma maior e mais variada oferta de recursos alimentares, relacionados com a abundância de invertebrados e algas que são importantes itens alimentares para diversas espécies em todas as fases do seu desenvolvimento. O estudo de Mendonça et al (2019) por exemplo, registrou um total de 430 diferentes presas na dieta dos peixes, com destaque para copépodes, poliquetas, anfípodes e tanaidáceos como itens dominantes e frequentes.

Uma espécie que demonstra alto sucesso adaptativo nas poças de maré é *S. cristata*. Além de suas características fisiológicas e morfológicas bem adaptadas a estes ambientes, os espécimes apresentaram uma dieta baseada principalmente em macroalgas nos dois grupos de poças de maré amostrados. Nas poças de maior complexidade, a espécie utilizou itens Peracarida como o segundo mais importante, já nas poças de menor complexidade os adultos da espécie utilizaram craca e os juvenis copépodos como segundo item mais importante. *Scartella cristata* é considerada uma espécie herbívora (Randal, 1967; Nieder, 1997; Mobley & Fleeger, 1999), com altas porcentagens de macroalgas, principalmente algas filamentosas, no volume gastrintestinal da espécie. Além disso, a espécie apresenta intestino simples e longo, sem estômago bem diferenciado, taxa de alimentação elevada e uma rápida rotação do alimento no intestino, característico dos herbívoros (Choat et al., 2004), o que explica a preferência desta espécie por macroalgas. Por outro lado, a presença de invertebrados na dieta desta espécie não pode ser ignorada. Ao contrário de outros autores, Tararam &

Wakabara (1982), identificaram uma grande quantidade de invertebrados na dieta de *S. cristata*, sugerindo que a espécie em questão pode ocupar nichos alimentares diferentes, dependendo de condições ambientais específicas (Mendes, Villaça & Ferreira, 2009).

A ecologia trófica demonstrou que houve maior variedade de itens consumidos nas poças de maior complexidade, com destaque para os itens de origem proteica que foram mais utilizados pelas espécies nestes habitats mais complexos. Mendonça et al (2019) demonstraram que habitats mais complexos suportam uma maior variedade de presas em relação aos ambientes adjacentes menos complexos. A teoria do forrageamento ótimo prediz que os indivíduos se alimentam dos itens mais rentáveis energeticamente, sempre que o tempo de busca e manipulação tiverem um melhor aproveitamento com recursos mais energéticos (Araujo et al., 2011). Portanto, pode-se concluir que as espécies selecionaram os itens mais rentáveis que se encontravam disponíveis nas poças de maior complexidade e não naquelas de menor complexidade, estes ambientes mais complexos são considerados áreas de forrageio onde as espécies conseguem maior eficiência na captura das presas, beneficiando o seu desenvolvimento e sua reprodução.

Como conclusão, o estudo indicou que as assembleias de peixes presentes nas poças de maré do recife de arenito da foz do estuário do Rio Mamanguape foram influenciadas positivamente pela complexidade estrutural e heterogeneidade destes habitats, sendo que tais características também refletiram na dieta das espécies. Nesses ambientes, as espécies das famílias Gobiidae e Blenniidae, representantes da guilda dos residentes, foram dominantes, o que se deve as suas adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais que garantem o sucesso nestes habitats. Estes ambientes de poças, além de serem uma importante área de berçário e de forrageio para espécies transitórias costeiras e marinhas, apresentam uma composição de espécies que não é encontrada nos sistemas costeiros adjacentes, o que está ligado as características estruturais diferenciadas e dinâmica específica destes ambientes. Dessa forma, sugere-se que a conservação desses habitats é de suma importância para a manutenção das espécies costeiras que deles fazem uso.

5. LITERATURA CITADA

- AESA – Agência Executiva de Gestão das Águas do Estado da Paraíba (2017) Climatologia da precipitação anual acumulada (mm).
- Amara R, Paul C (2003) Seasonal patterns in the fish and epibenthic crustaceans community of an intertidal zone with particular reference to the population dynamics of plaice and brown shrimp. *Estuar Coast Shelf Sci.* 56: 807-818.
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26: 32-46.
- Anderson MJ, Ter Braak CJF (2003) Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *J Stat Comput Simul.* 73: 85-113.
- Andrades R, Joyeux JC, Andrade JM, Machado FS, Reis-Filho JA, Macieira RM, Giarrizzo T (2018) Filling the gap: Length–weight and length–length relationships of intertidal endemic fishes of the Brazilian Province Oceanic Islands. *J Appl Ichthyol.* 34: 720-723.
- Arakaki S, Tokeshi M (2011) Analysis of spatial niche structure in coexisting tidepool fishes: Null models based on multi-scale experiments. *J Anim Ecol.* 80: 137-147.
- Arruda LM (1990) Population structures of fish in the intertidal ranges of the Portuguese coasts. *Vie Milieu.* 40: 319-323.
- August P V. (1983) The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 56: 1495-1507.
- Bazzaz FA (1975) Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology* 56: 485-488.
- Beck MW, Heck KL, Able KW, Childers DL, Eggleston DB, Gillanders BM, Halpern B, Hays CG, Hoshino K, Minello TJ, Orth RJ, Sheridan PF, Weinstein MP (2001) The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience* 51: 633-641.
- Begot TO, Soares BE, Juen L, De Assis Montag LF (2017) Rockpool ichthyofauna of Amazon coastal zone: Spatial and environmental effects on species distribution. *Mar Freshw Res.* 68: 633-641.
- Pinto Bittencourt ACDS, Dominguez JML, Martin L, Silva IR (2005) Longshore transport on the northeastern Brazilian coast and implications to the location of large scale accumulative and erosive zones: An overview. *Mar Geol.* 219: 219-234.
- Campos DM de AR, Silva AF da, Sales N dos S, Oliveira REMCC, Pessanha ALM (2015) Trophic relationships among fish assemblages on a mudflat within a Brazilian Marine protected area. *Brazilian J Oceanogr.* 63: 135-146

- Carpenter RC (2007) Algal turfs. In Gaines S D & Denny MW (2007). *Encyclopedia of tidepools and rocky shores* (No. 1). Univ of California Press. Carpenter RC (1986) Partitioning Herbivory and Its Effects on Coral Reef Algal Communities. *Ecol Monogr.* 56: 345-364.
- CARVALHO, F. (1983). *Bionomia bêntica do complexo recifal no litoral do Estado da Paraíba, com ênfase nas macrófitas.* 1983. 184 f (Doctoral dissertation, Tese (Doutorado em Ciências)-Universidade de São Paulo, São Paulo).
- Castellanos-Galindo GA, Giraldo A, Rubio EA (2005) Community structure of an assemblage of tidepool fishes on a tropical eastern Pacific rocky shore, Colombia. *J Fish Biol.* 67: 392-408.
- CERHPB – Conselho Estadual de Recursos Hídricos do Estado da Paraíba. 2004. Proposta de instituição do Comitê das Bacias Hidrográficas do Litoral Norte. AESA, João Pessoa-PB, 78 p.
- Choat JH, Robbins W, Clements K (2004) The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs. *Mar Biol.* 140: 613-623.
- Cox TE, Baumgartner E, Philippoff J, Boyle KS (2011) Spatial and vertical patterns in the tidepool fish assemblage on the island of O’ahu. *Environ Biol Fishes.* 90: 329-342.
- Cunha FE de A, Monteiro-Neto C, Nottingham MC (2007) Temporal and spatial variations in tidepool fish assemblages of the northeast coast of Brazil. *Biota Neotrop.* 7: 111-118.
- Davis JLD (2000) Spatial and seasonal patterns of habitat partitioning in a guild of southern California tidepool fishes. *Mar Ecol Prog Ser.* 196: 253-268.
- Dias M, Silva A, Cabral HN, Vinagre C (2014) Diet of marine fish larvae and juveniles that use rocky intertidal pools at the Portuguese coast. *J Appl Ichthyol.* 30: 970-977.
- Dias M, Roma J, Fonseca C, Pinto M, Cabral HN, Silva A, Vinagre C (2016) Intertidal pools as alternative nursery habitats for coastal fishes. *Mar Biol Res.* 12: 331-344
- Durães R, Martins WP, Vaz-de-Mellos FZ (2005) Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) assemblages across a natural forest-cerrado ecotone in Minas Gerais, Brazil. *Neotrop Entomol.* 34: 721-731.
- Ferreira CEL, Gonçães JEA, Coutinho R (2001) Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environ Biol Fishes.* 353-369.
- Ferreira DEL, Peret AC, Coutinho R (1998) Seasonal grazing rates and food processing by tropical herbivorous fishes. *J Fish Biol.* 53: 222-235.
- Fletcher, S., Saunders, J., Herbert, R., Roberts, C., & Dawson, K. (2012). Description of the ecosystem services provided by broad-scale habitats and features of

conservation importance that are likely to be protected by Marine Protected Areas in the Marine Conservation Zone Project area. Natural England Commissioned Reports.

- Franklin E, Magnusson WE, Luizão FJ (2005) Relative effects of biotic and abiotic factors on the composition of soil invertebrate communities in an Amazonian savanna. *Appl Soil Ecol.* 29: 259-273.
- Garcia AFS, Pessanha ALMH (2018) Temporal dynamics of tidal mudflat fish assemblages in north-eastern Brazil: Short and medium-term variations. *J Mar Biol Assoc United Kingdom.* 97: 1745-1755.
- Garrison LP, Link JS (2000) Fishing effects on spatial distribution and trophic guild structure of the fish community in the Georges Bank region. In: *ICES Journal of Marine Science.*
- Gibson DI (1972) Flounder Parasites as Biological Tags. *J Fish Biol.* 4: 1-9.
- Gibson RN (1994) Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Netherlands J Sea Res.* 32: 191-206.
- Gibson RN (1982) Recent studies on the biology of intertidal fishes. *Oceanogr Mar Biol an Annu Rev.* 20: 363-314.
- Griffiths SP, Davis AR, West RJ (2006) Role of habitat complexity in structuring temperate rockpool ichthyofaunas. *Mar Ecol Prog Ser.* 313: 227-230.
- Grossman GD (1982) Dynamics and organisation of a rocky intertidal fish assemblage: the persistence and resilience of taxocene structure (California). *Am Nat.* 119: 611-637.
- Hajisamae S (2009) Trophic ecology of bottom fishes assemblage along coastal areas of Thailand. *Estuar Coast Shelf Sci.* 82: 503-514.
- Halffter, G. (1991). Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Biogeographia—The Journal of Integrative Biogeography.* 15:1-15.
- Haedrich RL (1983) Estuarine fishes. In: *Ecosystems of the world. Estuaries and enclosed Seas.*
- Horn MH, Gibson RN (1990) Effects of temperature on the food processing of three species of seaweed eating fishes from European coastal waters. *J Fish Biol.* 37: 237-247.
- Horn, M. H., Martin, K. L., & Chotkowski, M. A. (Eds.). (1998). *Intertidal fishes: life in two worlds.* Elsevier.

- 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 & Geosciences* 32: 1259-1269.
- Lassau SA, Hochuli DF (2004) Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography (Cop)*. 27: 157-164.
- Legendre P, Andersson MJ (1999) Distance-based redundancy analysis: Testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecol Monogr*. 69: 1-24.
- Li H, Reynolds JF (1994) A simulation experiment to quantify spatial heterogeneity in categorical maps. *Ecology*. 75: 2446-2455.
- Lobato CMC, Soares BE, Begot TOR, Montag LF de A (2016) Tidal pools as habitat for juveniles of the goliath grouper *Epinephelus itajara* (Lichtenstein 1822) in the Amazonian coastal zone, Brazil. *Nat e Conserv*. 14: 20-23.
- Luckhurst BE, Luckhurst K (1978) Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Mar Biol*. 49: 317-323.
- MacArthur RH, MacArthur JW (1961) On Bird Species Diversity. *Ecology*.
- Machado FS, Macieira RM, Zuluaga Gómez MA, Costa AF, Mesquita EMC, Giarrizzo T (2015) Checklist of tidepool fishes from Jericoacoara National Park, southwestern Atlantic, with additional ecological information. *Biota Neotrop*. 15: 1-8.
- Macieira RM, Simon T, Pimentel CR, Joyeux JC (2015) Isolation and speciation of tidepool fishes as a consequence of Quaternary sea-level fluctuations. *Environ Biol Fishes*. 98: 385-393.
- Macieira RM, Joyeux JC (2011) Distribution patterns of tidepool fishes on a tropical flat reef. *Fish Bull*. 109: 305-315.
- Mahon R, Mahon SD (1994) Structure and resilience of a tidepool fish assemblage at Barbados. *Environ Biol Fishes*. 41: 171-190.
- Martinez, I., & Montes de Oca, E. (1994). Observaciones sobre algunos factores microambientales y el ciclo biológico de dos especies de escarabajos rodadores (Coleoptera, Scarabaeidae, Canthon). *Sociedad Mexicana de Entomología, Veracruz (Mexico)* 91: 47-59.
- McArdle BH, Anderson MJ (2001) Fitting multivariate models to community data: A comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*. 82: 290-297.
- Mendes LDF (2006) História natural dos amorés e peixes-macaco (Actinopterygii, Blennioidei, Gobioidae) do Parque Nacional Marinho do Arquipélago de Fernando de Noronha, sob um enfoque comportamental. *Rev Bras Zool*. 23: 817-823.

- Mendes TC, Villaça RC, Ferreira CEL (2009) Diet and trophic plasticity of an herbivorous blenny *Scartella cristata* of subtropical rocky shores. *J Fish Biol.* 7: 1816-1830.
- Mendonça V, Flores AAV, Silva ACF, Vinagre C (2019) Do marine fish juveniles use intertidal tide pools as feeding grounds? *Estuar Coast Shelf Sci.* 225. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106255>
- Mendonça V, Madeira C, Dias M, Vermandele F, Archambault P, Dissanayake A, Canning-Clode J, Flores AAV, Silva A, Vinagre C (2018) What's in a tide pool? Just as much food web network complexity as in large open ecosystems. *PLoS One.* <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200066>
- Menezes, N. A., & Figueiredo, J. L. (1980). *Manual de peixes marinhos do Sudeste do Brasil.*
- Muto EY, Corbisier TN, Coelho LI, Arantes LPL, Chalom A, Soares LSH (2014) Trophic groups of demersal fish of Santos Bay and adjacent continental shelf, São Paulo State, Brazil: Temporal and spatial comparisons. *Brazilian J Oceanogr.* 62: 89-102.
- Nanjo K, Kohno H, Nakamura Y, Horinouchi M, Sano M (2014) Effects of mangrove structure on fish distribution patterns and predation risks. *J Exp Mar Bio Ecol.* 461: 216-225.
- Oliveira REMCC, Pessanha ALM (2014) Fish assemblages along a morphodynamic continuum on three tropical beaches. *Neotrop Ichthyol.* 12: 165-175.
- Oliveira RR d. S, Macieira RM, Giarrizzo T (2016) Ontogenetic shifts in fishes between vegetated and unvegetated tidepools: assessing the effect of physical structure on fish habitat selection. In: *Journal of Fish Biology.* 89: 959-976.
- dos Passos AC, Contente RF, Abbatopaulo FV, Spach HL, Vilar CC, Joyeux JC, Cartagena BFC, Fávoro LF (2013) Analysis of fish assemblages in sectors along a salinity gradient based on species, families and functional groups. *Brazilian J Oceanogr.* 61: 251-264.
- Pimentel CR, Soares LSH, Macieira RM, Joyeux JC (2018) Trophic relationships in tidepool fish assemblages of the tropical Southwestern Atlantic. *Mar Ecol.* 39: p. e12496.
- Platell ME, Potter IC (2001) Partitioning of food resources amongst 18 abundant benthic carnivorous fish species in marine waters on the lower west coast of Australia. *J Exp Mar Bio Ecol.* 15: 31-54.
- Polunin NVC, Klumpp DW (1989) Ecological correlates of foraging periodicity in herbivorous reef fishes of the Coral Sea. *J Exp Mar Bio Ecol.* 126: 1-20.
- Rojas JM, Ojeda FP (2010) Spatial distribution of intertidal fishes: A pattern dependent on body size and predation risk? *Environ Biol Fishes.* 87: 175-185.

- Rosa RS, Rosa IL, Rocha LA (1997) Diversidade da ictiofauna de poças de maré da praia do Cabo Branco, João Pessoa, Paraíba, Brasil. *Rev Bras Zool.* 14: 201-212.
- Santos R, Nash R, Hawkins S (1994) Fish assemblages on intertidal shores of the island of Faial, Azores. *ARQUIPÉLAGO Ciências Biológicas e Mar = Life Mar Sci.* 12: 87-100.
- Smith TB (2008) Temperature effects on herbivory for an Indo-Pacific parrotfish in Panamá: Implications for coral-algal competition. *Coral Reefs.* 27: 397-405.
- Sparre P, Venema CS (1998) Introduction to tropical fish stock assessment. Part I: Manual. *FAO Tech Pap.* 306: 1-407.
- Vinagre C, Leal I, Mendonça V, Flores AAV (2015) Effect of warming rate on the critical thermal maxima of crabs, shrimp and fish. *J Therm Biol.* 47: 19-25.
- Wilson SK, Graham NAJ, Polunin NVC (2007) Appraisal of visual assessments of habitat complexity and benthic composition on coral reefs. *Mar Biol.* 151: 1069-1076.
- Wuitchik SJS, Harder LD, Meschkat CA, Rogers SM (2018) Physical tidepool characteristics affect age-and size-class distributions and site fidelity in tidepool sculpin (*Oligocottus maculosus*). *Can J Zool.* 96: 1326-1335.

APÊNDICE 1. Porcentagem de volume (V%) dos itens alimentares presentes na dieta das espécies mais abundantes nas poças de maré do recife de arenito amostrado. *Scartella cristata* (s_cristt), *Bathygobius geminatus* (b_gem), *Entomacrodus vomerinus* (e_vom), *Abudefduf saxatilis* (a_sax), *Labrisomus nuchipinnis* (l_nuc), *Stegastes spp* (stegt). Espécies divididas em duas classes de tamanho: indivíduos juvenis (j) e adultos.

| ITENS | RECIFE DE ARENITO | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------|-------------------|----------|---------|-------|---------|-------|---------|---------|-------|---------|-------|------------|----------|---------|-------|---------|-------|---------|---------|-------|---------|--|
| | Alc | | | | | | | | | | | N Alc | | | | | | | | | | |
| | s_cristt_j | s_cristt | b_gem_j | b_gem | e_vom_j | e_vom | a_sax_j | l_nuc_j | l_nuc | stegt_j | stegt | s_cristt_j | s_cristt | b_gem_j | b_gem | e_vom_j | e_vom | a_sax_j | l_nuc_j | l_nuc | stegt_j | |
| ALGAS | 68,00 | 91,90 | 2,74 | 34,52 | 92,00 | 92,46 | 90,06 | 0,89 | 1,09 | 89,07 | 97,56 | 92,66 | 83,11 | 1,82 | 21,39 | 78,50 | 99,33 | 84,29 | - | 0,57 | 99,19 | |
| MOLLUSCA | 4,00 | 0,54 | - | 1,87 | 2,00 | 3,27 | - | - | 10,37 | 0,13 | 0,78 | - | 1,57 | - | - | - | 0,25 | 0,12 | - | 0,17 | - | |
| BRACHYURA | - | - | - | 0,11 | - | - | - | 36,61 | 50,72 | - | - | - | 0,99 | - | 3,12 | - | - | 0,02 | 100,00 | 90,69 | - | |
| COPEPODA | 4,80 | 0,29 | 35,58 | 7,66 | - | 1,26 | 2,61 | 0,30 | - | 0,90 | 0,10 | 5,81 | 0,56 | 29,09 | 12,18 | 4,50 | - | 3,15 | - | 0,04 | 0,81 | |
| CORAL | - | - | - | - | 2,00 | 0,75 | 0,04 | - | - | - | - | - | - | - | - | 2,00 | - | - | - | - | - | |
| CRACA | 0,80 | 1,06 | - | - | - | 0,50 | 0,08 | - | 15,37 | - | - | - | 7,82 | - | - | - | 0,18 | 2,65 | - | - | - | |
| FORAMINIFERA | 0,80 | 0,19 | - | - | 4,00 | 0,75 | 0,04 | - | - | - | - | - | 0,38 | - | - | 4,00 | 0,18 | - | - | - | - | |
| INSECTA | 7,20 | 0,86 | 14,32 | 11,09 | - | 1,01 | 5,67 | - | 3,01 | 0,26 | 1,07 | 1,53 | 1,12 | 10,91 | 16,86 | 5,00 | 0,07 | 6,53 | - | - | - | |
| PEIXE | - | - | - | 0,37 | - | - | 0,12 | 2,08 | 14,99 | - | - | - | - | - | - | - | - | 2,46 | - | 0,87 | - | |
| PENEIDAE | - | - | 1,47 | 1,46 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 9,21 | - | - | - | - | 3,89 | - | |
| POLYCHAETA | 1,60 | 0,22 | 1,05 | 4,82 | - | - | 0,27 | 8,33 | 2,63 | - | - | - | 3,00 | 14,55 | 2,12 | 6,00 | - | 0,24 | - | 3,58 | - | |
| PYCNOGONIDA | - | - | - | 0,82 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3,64 | 1,42 | - | - | - | - | - | - | |
| PERACARIDA | 12,80 | 4,93 | 43,79 | 36,01 | - | - | 1,09 | 51,79 | 1,82 | 9,64 | 0,49 | - | 1,23 | 32,73 | 32,44 | - | - | 0,33 | - | 0,17 | - | |