



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA
CURSO DE MESTRADO EM ZOOLOGIA**

TIAGO OCTAVIO BEGOT RUFFEIL

**A ICTIOFAUNA DE POÇAS ROCHOSAS DE MARÉ: PADRÕES DE
DISTRIBUIÇÃO ASSOCIADOS AO ESPAÇO E AMBIENTE**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, do convênio entre a Universidade Federal do Pará e o Museu Paraense Emílio Goeldi, como parte dos requisitos parciais para obtenção do grau de Mestre em Zoologia.

Orientador: Dr. Luciano F. de Assis Montag
Instituto de Ciências Biológicas/UFPA

Belém – PA

2012

**A ICTIOFAUNA DE POÇAS ROCHOSAS DE MARÉ: PADRÕES DE
DISTRIBUIÇÃO ASSOCIADOS AO ESPAÇO E AMBIENTE**

Dissertação apresentada como requisito parcial para obtenção do título de Mestre do Programa de Pós-graduação em Zoologia da Universidade Federal do Pará e do Museu Paraense Emílio Goeldi, pela comissão avaliadora formada pelos doutores:

Orientador: **Prof. Dr. Luciano Fogaça de Assis Montag**
Universidade Federal do Pará

Dr. Ronaldo Borges Barthem
Museu Paraense Emílio Goeldi

Dr. Tadeu de Siqueira Barros
Universidade Estadual Paulista

Dr. Jean-Christophe Joyeux
Universidade Federal do Espírito Santo

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha família, por sempre apoiar a minha carreira, me oferecendo suporte em todos os desafios que surgem ao longo do caminho.

Aos meus orientadores Luciano Fogaça de Assis Montag (UFPA) e Leandro Juen (UFPA), por toda paciência e dedicação que tiveram comigo ao longo dessa pesquisa. Agradeço também pelo ótimo exemplo de como fazer ciência com responsabilidade e ética.

Agradeço mais uma vez ao Miúdo, dessa vez por todo empenho com que encara o desafio de me orientar há mais de quatro anos.

Ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, onde pude aperfeiçoar e produzir conhecimento, me permitindo sonhar cada vez mais alto com um futuro melhor.

À Universidade Federal do Pará (UFPA) e ao Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) pelas instalações físicas que permitiram o desenvolvimento dessa pesquisa e a todos os profissionais dessas instituições que contribuíram com este trabalho.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Pará (FAPESPA) pelo financiamento da bolsa, fundamental no custeio das expedições de coleta, aquisição de livros e material de consumo em geral.

Aos meus leais companheiros de campo, Danilo e Daniel Rodrigues, por todo empenho e esforço sem medidas nas coletas de dados.

Aos parceiros Cleiton (Doçura), Juarez (John Play), Jorge e Mauro por todo o apoio na logística de campo.

À Dona Lúcia e Seu Sabino, por me receberem de braços abertos em sua casa, onde pude contar sempre com os amigos que aprendi a admirar com a convivência.

Aos companheiros de laboratório Bruno Ayres, Bruno Eleres, Bruno Prudente, Cléo Lobato, Dani Raiol, Fernanda Paz, Marina Mendonça, Naraiana Benone, Thiago Barbosa, Tiago Freitas, entre outros, por todas as discussões e auxílio mútuo na produção de nossas pesquisas.

À minha namorada e companheira de todas as horas, Luiza, por sempre estar ao meu lado quando precisei, seja pra me espertar quando estava preguiçoso, seja para me acalmar quando estava “pilhado”. Agradeço também pelo exemplo de dedicação e determinação que ela me mostra diariamente.

DEDICATÓRIA

***E**sta dissertação é dedicada à memória do meu avô Marino Maia, exemplo de vida e amor incondicional que vou levar sempre comigo.*

ÍNDICE

Agradecimentos	iii
Dedicatória	iv
Lista de Figuras	vi
Lista de Tabelas	7
Resumo	8
Abstract.....	9
Introdução.....	10
Material e métodos	12
Área de estudo.....	12
Coleta e análise de dados	14
Resultados.....	17
As poças de marés da Zona Costeira Amazônica.....	17
A estrutura da assembleia de peixes de poças.....	19
Padrões de distribuição da ictiofauna em poças de maré	22
Discussão	26
Referências	29

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Precipitação média na Zona Costeira Amazônica, dados obtidos na estação meteorológica no município de Salinópolis, Pará – Brasil entre os anos de 2000 e 2010 (Agência Nacional de Águas – ANA, 2011). 13
- Figura 2 - Localização geográfica das poças rochosas de maré amostradas neste estudo, em praias arenosas da Zona Costeira Amazônica, Sítio A) Areuá; B) Algodual; C) Fortalezinha; D) Marieta; e E) Maçarico, nos períodos de chuva (fevereiro, março e abril) e estiagem (setembro, outubro e novembro) de 2011. 14
- Figura 3 - Ordenação das espécies de peixes, com base nas suas respectivas abundância relativa e freqüência de ocorrência, coletados em poças de marés da Zona Costeira Amazônica nos períodos de chuva e estiagem de 2011. Ver código das espécies dominantes e frequentes na Tabela 3. 21
- Figura 4 - Cálculo da diversidade β entre pares de amostras (poças de maré) na Zona Costeira Amazônica, no ano de 2011, evidenciando os valores médios e desvio padrão. Sendo, A) período de chuva e; B) período de estiagem. 23
- Figura 5 - Ordenação da Análise de Correspondência Destendenciada (DCA) entre os períodos pluviométricos e as espécies de peixes coligidas nas poças de maré da Zona Costeira Amazônica, no ano de 2011 (Ver código das espécies (+) na Tabela 3) 24
- Figure 6 - Análise de redundância parcial (pRDA) baseada em todas as variáveis ambientais mensuradas (Geral) e apenas nas variáveis mais correlacionadas (BioEnv) em poças de maré da Zona Costeira Amazônica nos períodos de chuva e estiagem de 2011. 25

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 – Variáveis ambientais mensuradas em poças de maré da Zona Costeira Amazônica no ano de 2011. Sendo a salinidade mensurada em partes por milhão (ppm), a temperatura em graus Celsius (°C), a distância da margem em metros (m) e o volume em metros cúbicos (m³). 18
- Tabela 2 - Resultado da análise BioEnv para as variáveis ambientais tomadas em poças de maré da Zona Costeira Amazônica, nos diferentes períodos pluviométricos, no ano 2011. 19
- Tabela 3 - Lista taxonômica, número de tombo na Coleção Ictiológica do MPEG e abundância absoluta (N^o) e relativa (%) dos peixes coligidos em poças de maré da Zona Costeira Amazônica, nos períodos de chuva (fevereiro, março, abril) e estiagem (setembro, outubro e novembro) no ano de 2011. Cod = código da espécie utilizado nas figuras. 20

RESUMO

Ruffeil, T. O. B. 2012. **A ictiofauna de poças rochosas de maré: padrões de distribuição associados ao espaço e ambiente.** Dissertação de Mestrado, Universidade do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi, 34p.

Em estudos com comunidades biológicas, a busca por padrões de ocorrência e distribuição das espécies vêm ganhando espaço em pesquisas realizadas nas últimas décadas. O conhecimento da estrutura das comunidades e suas relações, associados às interações desses organismos com o meio ambiente, fornecem subsídios necessários para a manutenção dessas comunidades, bem como informações relevantes em planos de conservação e manejo. Sendo assim, o objetivo desta pesquisa foi avaliar o efeito do ambiente e do espaço na estruturação da assembleia de peixes de poças rochosas de maré, descrevendo o padrão de ocupação das espécies nesse ambiente, testando a hipótese de que o espaço possui maior efeito na estruturação da ictiofauna. Foram amostradas 80 poças rochosas ao longo da Zona Costeira Amazônica, sendo 40 no período de maior precipitação e 40 no período de estiagem de 2011. Estas poças estão localizadas em cinco praias do litoral paraense e foram mensuradas quanto ao volume, a distância da margem e as variáveis físico-químicas da água, como pH, temperatura e salinidade. Foram coligidos 1.311 peixes, sendo 633 indivíduos na chuva e 648 na estiagem. Os indivíduos estão distribuídos em nove ordens, 14 famílias e 21 espécies, sendo a Ordem Perciformes a ordem mais abundante, com *B. soporator* e *L. jocu* sendo as espécies mais representativas. Os resultados obtidos na rotina BioEnv evidenciaram que as variáveis abióticas pH, temperatura e volume são responsáveis pela estruturação da comunidade. O cálculo da diversidade β evidenciou uma ampla variação de dados, abrangendo desde a substituição total das espécies até comunidades idênticas entre si, quanto à ocorrência e abundância. A DCA evidenciou que o período pluviométrico não é determinante na distribuição das espécies, uma vez que não há diferença na composição entre os dois períodos. O efeito do espaço e do ambiente sobre a comunidade foi pequeno, uma vez que a maior parte da variação não foi explicada utilizando-se todas as variáveis ambientais, como em uma segunda análise, em que só foram utilizadas as variáveis definidas pela rotina BioEnv. Seguindo o mesmo padrão, a pRDA apenas para as variáveis mais correlacionadas evidenciou que: 6% respondem ao ambiente, 4% ao espaço, 2% ao ambiente e espaço e 88% são outros fatores. Os resultados obtidos nessas análises comprovam que os fatores abióticos mensurados, bem como a distância entre as amostras, não são determinantes na composição e distribuição da ictiofauna em poças rochosas, refutando assim a hipótese de que o espaço possui efeito na estruturação da ictiofauna, uma vez que as condições ambientais sofrem constantes perturbações ocasionadas pelo movimento de marés. Sendo assim, as espécies que ocupam esse ambiente se mostram adaptadas, e por isso, não teriam sua distribuição afetada pela variação dos parâmetros ambientais nessa escala de estudo, respondendo somente ao efeito do espaço.

Palavras-chave: Diversidade β , Partição de variância, Amazônia, Estuário.

ABSTRACT

Ruffeil, T.O.B. 2012. **The rockpool's ichthyofauna: distribution patterns associated with space and environment.** Master Thesis, Universidade do Pará/Museu Paraense Emílio Goeldi, 34p.

Within studies of biological communities the search for occurrence and distribution patterns is acquiring space in researches in recent decades. Knowledge of the community structure and their relations, associated with interaction of these organisms with the environment, give necessary subsidies for the maintenance of these communities and relevant information for conservation and management plans. This way, the aim of this work was analyze the effect of environment and space on the structuration of the fish assemblage of rocky tidepools, describing the occupation patterns of these species in this environment and testing the hypothesis of the space having strong effect on the ichthyofauna organization. It was sampled 80 rocky tidepools in Amazon coastal zone, being 40 of the rainy period and 40 of the dry period of 2011. These pools are localized in five beaches of the Pará coastal zone and their volume, distance of the margin and physical-chemical parameters of the water (as pH, temperature and salinity) were measured. A total of 1.311 fishes were sampled, being 633 individuals of rainy season and 648 of dry season. The specimens represent nine orders, 14 families and 21 species. Perciformes was the most abundant order, within *B. saporator* and *L. jocu* as the most representative species. Obtained results in BioEnv process showed that abiotic variables (pH, temperature and volume) are not responsible for the organization of the community. Calculation of β diversity evidenced a wide variation of the data, including since the total substitution of the species to identical communities, considering the occurrence and abundance. DCA pointed that the pluviometric period is not determinant on species distribution, as result of the lack of difference in the composition among periods. The effect of space and environment on the community was low, since the larger part of variation was not explained with environmental variables, as the second analysis, where it was utilized the variables defined with the BioEnv process. Following the same pattern, the partial RDA used with the most correlated variables showed that: 6% explained by environment, 4% by space, 2% by environment and space, and 88% by other factors. The obtained results in these analyses prove that abiotic factors measured, likewise the distance among samples, are not determinant in composition and distribution of tidepools ichthyofauna. These data refute the hypothesis of the space having influence on the organization of the ichthyofauna, since the environmental conditions experience constant disturbances caused by tidal movement. In doing so, the species that occupy this environment showed themselves adapted, and for this reason they would not have their distribution affected by the variation of environmental parameters at this scale, responding only for the space effect.

Key-words: β -diversity, Variance partition, Amazon, Estuary.

A ICTIOFAUNA DE POÇAS ROCHOSAS DE MARÉ: PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO ASSOCIADOS AO ESPAÇO E AMBIENTE¹

INTRODUÇÃO

Em estudos com comunidades biológicas, a compreensão dos padrões ecológicos é baseada principalmente nos conceitos de riqueza, diversidade e similaridade (Peet, 1974). Por outro lado, nas últimas décadas, abordagens mais abrangentes vêm sendo utilizadas, como a interação de fatores bióticos e abióticos influenciando a estrutura dessas comunidades, uma vez que tais interações ocasionam mudanças na composição das espécies (Hutchinson, 1975; Hubbel, 2001). Essas mudanças estão relacionadas principalmente à diferenciação de nichos através de um gradiente ecológico e à limitação da dispersão por distância geográfica (Leibold *et al.*, 2004).

Servindo como base para essas abordagens, a teoria neutra destaca a importância da distância entre os locais para estruturação das comunidades, enfatizando o papel da dispersão e da chance de colonização dos indivíduos assumindo que comunidades mais próximas tendem a ser mais similares quanto à ocorrência e distribuição das espécies (Hubbell, 2001). Enquanto que a teoria do nicho considera a heterogeneidade ambiental a principal causa da substituição gradual de espécies em escala regional, onde, as comunidades biológicas seriam alteradas pelas características ambientais e interações bióticas, assumindo assim que ambientes com características distintas abrigariam diferentes espécies, de acordo com a capacidade adaptativa de cada organismo (Hutchinson, 1957).

No Brasil, estudos ecológicos em praias litorâneas vêm evoluindo desde os primeiros estudos taxonômicos, qualitativos, quantitativos e da fisiologia de algumas espécies, até abordagens bioecológicas mais amplas que visam analisar uma gama de processos envolvendo diversos ambientes da praia (McLachlan, 1983; Brown & McLachlan, 1990). Dentre esses ambientes, as poças de maré têm sido bastante estudadas nas últimas décadas através de análises ecológicas da estrutura da comunidade, bem como as relações dos fatores ambientais, espaciais e temporais na

¹ Trabalho a ser submetido para publicação e avaliação aos pares na revista *Estuarine, Coastal and Shelf Science* com autoria de Tiago O. Begot Ruffeil, Bruno Eleres Soares, Leandro Juen & Luciano Fogaça de Assis Montag.

distribuição das espécies de peixes nesses ambientes (Rosa *et al.*, 1997; Cunha *et al.*, 2007).

O interesse pelo conhecimento da ictiocenose de poças de marés advém, primeiramente, das características intrínsecas ao ambiente, como o isolamento diário em relação ao mar, ocasionado pelos movimentos diários da maré (Zander *et al.*, 1999), constituindo assim uma estrutura ecológica singular, se comparada a outros habitats costeiros. De forma que as peculiaridades desse ambiente proporcionam maior diversidade e riqueza de espécies, devido à oferta de microhabitats, como fendas nas rochas e esconderijos sob areia (Barreiros *et al.*, 2004). Outra característica importante atribuída às poças de maré é a presença massiva de peixes juvenis (Rosa *et al.*, 1997; Macieira & Joyeux, 2011) que procuram este ambiente devido à alta disponibilidade de alimento e proteção contra predadores, providenciada, entre outros fatores, pela alta turbulência e pouca visibilidade no ambiente (Saul & Cunningham, 1995). Os peixes de poças de maré estão diariamente expostos a condições de estresse físico por oscilação na temperatura, salinidade, efeito de ondas e marés ocasionando assim grande variabilidade ambiental (Brown & McLachlan, 1990).

Vale ressaltar ainda que o aporte de matéria orgânica oriunda dos rios da região que deságuam no litoral amazônico varia de acordo com o período hidrológico (Goulding *et al.*, 2003). Essa variação pode alterar habitats em um curto espaço de tempo (semanas e meses) e conseqüentemente a composição e distribuição das espécies (Krumme *et al.*, 2008). Outros estudos retratam a influência dos períodos pluviométricos na ictiofauna de praias arenosas (Beyst *et al.*, 2001), em especial de poças de maré (Rosa *et al.*, 1997; Barreiros *et al.*, 2004; Cunha *et al.*, 2007).

Apesar do dinamismo do ambiente, sujeito a constantes mudanças (Zander *et al.*, 1999), é possível observar uma estabilidade em relação à estrutura da comunidade. Esta estabilidade é decorrente de diversos fatores, tais como a distribuição regular das espécies ao longo de gradientes ambientais, as migrações sazonais e a relativa dominância de poucas espécies (McErlan *et al.*, 1973; Blaber & Blaber, 1980; Paterson & Whitfield, 2000).

Diante do exposto, o objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito do ambiente e do espaço na estrutura da ictiofauna de poças de maré, descrevendo o padrão de ocupação das espécies nesse ambiente. Sendo assim, testamos a hipótese de que o espaço possui maior efeito na estruturação da ictiofauna, corroborando a teoria neutra, uma vez que as condições ambientais sofrem constantes perturbações ocasionadas pelo movimento de

marés (situação característica do litoral amazônico). Sendo assim, as espécies que ocupam esse ambiente se mostrariam adaptadas, e por isso, não teriam sua distribuição afetada pela variação dos parâmetros ambientais nessa escala de estudo, respondendo somente ao efeito do espaço (variação geográfica).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A Zona Costeira Amazônica (ZCA), localizada entre as baías do Oiapoque, no Estado do Amapá, e de São Marcos, no Maranhão, estende-se por uma faixa, em linha reta (sem considerar as reentrâncias e ilhas costeiras), de aproximadamente 2.250 km, correspondendo a 35% de toda a costa brasileira (Isaac & Barthem, 1995).

A geomorfologia da ZCA revela uma planície costeira extremamente irregular e cortada por vários estuários que sofrem a influência das altas descargas de água doce proveniente dos rios (Costa *et al.*, 2008), além da ação do regime de macromarés, que induz a formação de fortes correntes de marés, com amplitude de até quatro metros, exercendo papel importante na circulação local, influenciando fortemente o processo sedimentar litorâneo (Souza-Filho & Paradella, 2003; Barbosa *et al.*, 2007). Tais fatores proporcionam ambientes diversificados e únicos para a costa brasileira, marcado pela ação conjunta e constante de diversos fatores abióticos que podem desencadear variações na densidade das populações de organismos marinhos (Barreiros *et al.*, 2004).

A ZCA possui características meteorológicas e oceanográficas bastante peculiares quando comparadas a outras regiões costeiras do país, apresentando, entre outras características, elevada precipitação anual (até 3.300 mm) com ampla variação estacional (Figura 1), altas temperaturas (>20°C) com baixa variação térmica anual, ampla plataforma continental (330 km), extensa área de manguezais (constituindo uma das maiores áreas contínuas de manguezal do mundo), descarga de dezenas de estuários e do maior rio do mundo, o rio Amazonas, que representa 16% de água doce descarregada nos oceanos, elevada quantidade de sedimentos, nutrientes e matéria orgânica (Pereira *et al.*, 2009).

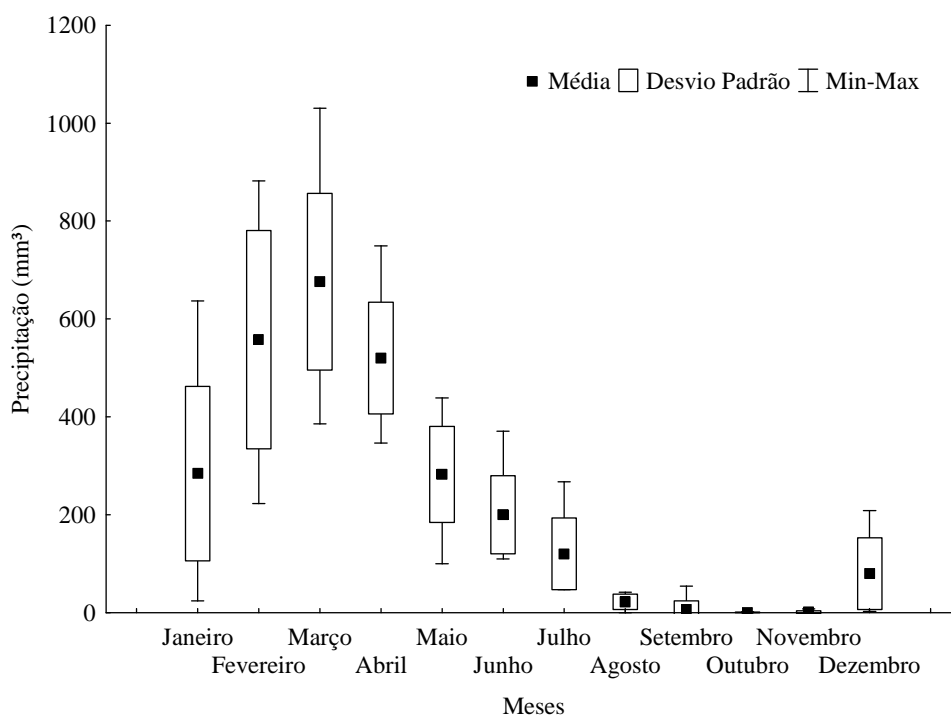


Figura 1 - Precipitação média na Zona Costeira Amazônica, dados obtidos na estação meteorológica no município de Salinópolis, Pará – Brasil entre os anos de 2000 e 2010 (Agência Nacional de Águas – ANA, 2011).

As poças de maré em questão se formam durante a vazante da maré com a retenção de água em depressões e cavidades, arenosas e/ou rochosas, sem comunicação direta com o mar, ao longo da zona entremarés (Zander *et al.*, 1999). Esta zona se caracteriza por ser um ambiente extremamente dinâmico devido aos efeitos físicos de ondas e marés, variação nictimeral e sazonal (Horn *et al.*, 1999; Barreiros *et al.*, 2004).

O critério utilizado para selecionar as poças de maré amostradas foi baseado em observações de afloramentos rochosos em praias arenosas, respeitando uma distância mínima de 15 metros entre as amostras. Sendo assim, as poças selecionadas para este estudo estão distribuídas ao longo da Zona Costeira Amazônica em praias que apresentam ampla cobertura sedimentar terciária representada pela Formação Pirabas e Grupo Barreiras (Souza-Filho, 2000). Por outro lado, parte do litoral paraense apresenta um arcabouço estrutural responsável por uma zona costeira que está constantemente submergindo (Bacia Costeira Bragança/Viséu), mostrando um ecossistema de manguezal, sendo possível observar as formações rochosas do terciário cerca de 30km da costa litorânea, ou seja, não sendo possível encontrar afloramentos rochosos nessa faixa da Zona Costeira Amazônica (Souza-Filho, 2000).

As praias amostradas estão nas localidades Areuá (sítio A), onde foram amostradas 16 poças rochosas, no município de Curuçá; Algodual (sítio B), 24 poças e Fortalezinha (sítio C) com 10 poças, ambas localizadas na ilha de Algodual-Maiandeuá, município de Maracanã; Marieta (sítio D), com 10 poças e Maçarico (Sítio E), com 20 poças, ambas localizadas no município de Salinópolis (Figura 2).

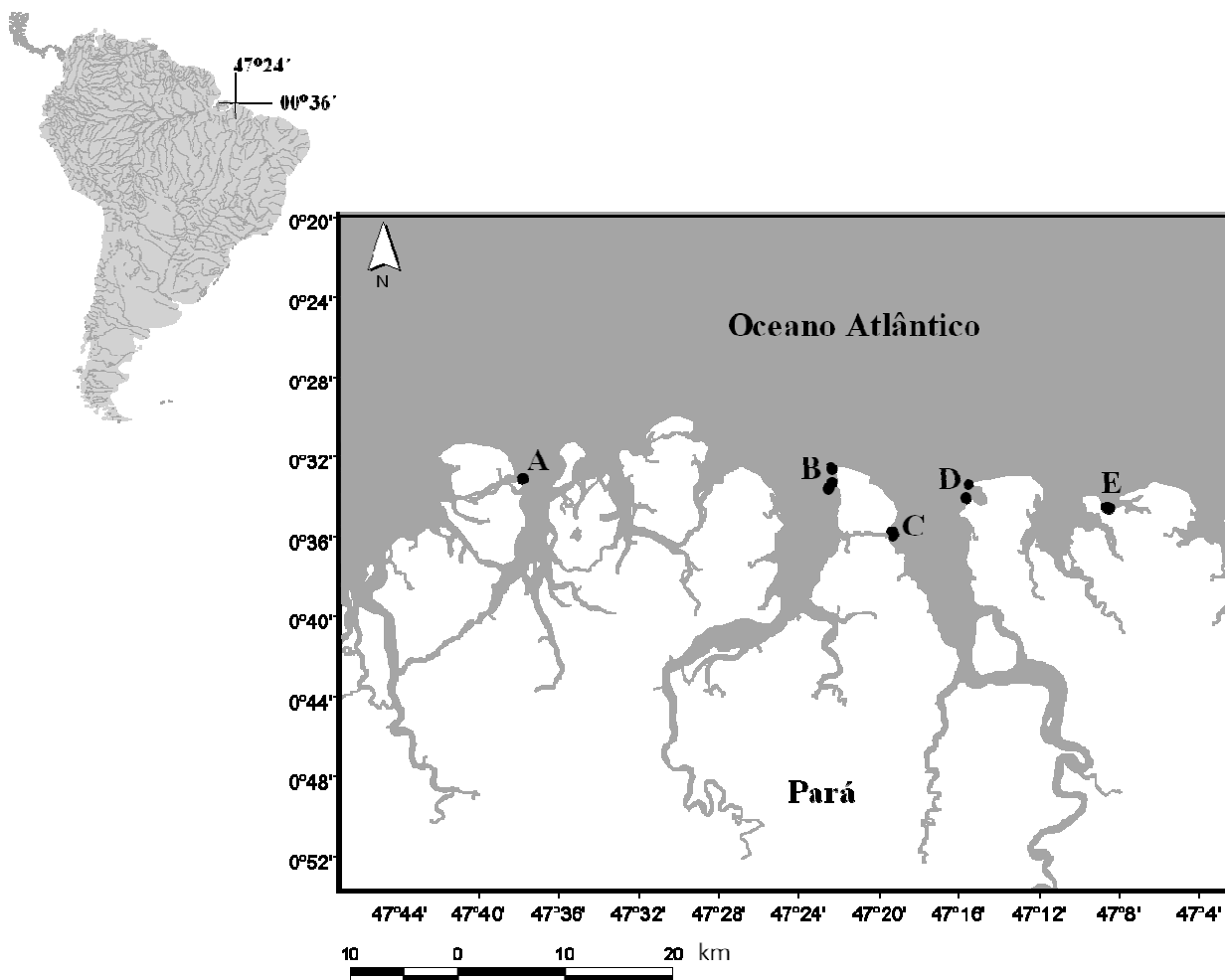


Figura 2 - Localização geográfica das poças rochosas de maré amostradas neste estudo, em praias arenosas da Zona Costeira Amazônica, Sítio A) Areuá; B) Algodual; C) Fortalezinha; D) Marieta; e E) Maçarico, nos períodos de chuva (fevereiro, março e abril) e estiagem (setembro, outubro e novembro) de 2011.

Coleta e análise de dados

Duas expedições de coleta foram realizadas, uma no período chuvoso (fevereiro, março e abril) e outra na estiagem (setembro, outubro e novembro) de 2011. Foram amostradas 80 poças de maré, sendo 40 por expedição (chuva e estiagem), durante a

baixa-mar, no período diurno das marés de sizígia. Cada poça amostrada em cada expedição (chuva e estiagem) corresponde a uma unidade de amostra, desta forma, no estudo o universo amostral é de 80 amostras independentes.

As coletas de material biológico foram realizadas por meio de varredura nas poças de marés em busca das espécies de peixes, utilizando redes de mão (puçás e peneiras). O tempo de coleta dentro de cada unidade de amostra (poça de maré) não foi estipulado, permanecendo o tempo necessário para se esgotar a amostra. Foi considerado o esgotamento quando não houve visualização e captura de peixes por um período de dez minutos.

Todos os espécimes de peixes capturados foram fixados em formol 10% e após 48 horas transferidos para álcool a 70%. A identificação das espécies foi realizada com base em dados morfométricos e merísticos, de acordo com o proposto por Carpenter *et al.* (2002). Por fim, todos os exemplares coligidos foram tombados e incorporados à Coleção Ictiológica do Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará.

As poças de maré analisadas foram mensuradas quanto ao volume (em m³), levando em consideração medidas de largura, comprimento e profundidade obtidos com uma trena métrica. Foi mensurada ainda a distância de cada unidade amostral para a margem do mar, sendo que esta medida foi tomada no ápice da vazante, ou seja, quando a maré alcançava o nível máximo de seca. Paralelamente às variáveis físicas já citadas, foram mensuradas ainda as variáveis físico-químicas da água: temperatura, em graus Celsius (°C); a salinidade, em parte por mil (ppm); e o potencial hidrogeniônico (pH), sendo tais variáveis medidas com o aparelho multiparâmetros OAKTON-35630-00.

Para examinar a influência das variáveis físicas e físico-químicas mensuradas, analisadas individualmente e combinadas, na estrutura da ictiocenose, comparamos as matrizes de dissimilaridades dos dados bióticos (abundância das espécies) e abióticos (pH, salinidade, temperatura, distancia da margem e área aproximada) através da rotina BioEnv (Clarke & Warwick, 1994). Esta rotina estatística evidencia quais combinações possíveis dos fatores abióticos melhor explica a variação dos dados biológicos, de forma que as variáveis que apresentarem maior correlação são as mais relevantes para a ictiofauna.

Para determinar padrões estruturais da ictiofauna (abundância, riqueza e composição) em poças de maré, elaboramos uma lista das espécies de peixes coletados durante o estudo, identificando suas respectivas abundância relativa e frequência de ocorrência. Com base nessa lista, classificamos as espécies coletadas em dominantes,

frequentes, ocasionais e raras, através do método proposto por Myers *et al.* (2011), baseado no diagrama de Costello (1990). Essa classificação leva em consideração dados de abundância relativa e frequência de ocorrência (FO) de cada espécie, a fim de identificar padrões de ocupação das poças de maré pela ictiofauna. Foram consideradas dominantes aquelas que ocorreram em mais de 60% das amostras ($FO > 0,6$) com alta abundância relativa ($> 0,3$). As espécies tidas como frequentes apresentaram abundância relativa entre 0,06 e 0,08 e FO entre 0,2 e 0,4. As espécies ocasionais foram aquelas que apresentaram abundância relativa entre 0,02 e 0,05 e FO entre 0,14 e 0,19. Por fim, as espécies consideradas raras foram aquelas que ocorreram apenas uma vez em todas as amostras, ou seja, com a abundância relativa equivalente a 0,001 e $FO = 0,013$.

A mudança na composição e distribuição das espécies foi comparada entre pares de unidades de amostras e entre as diferentes localidades, de acordo com o cálculo da diversidade beta (β), através do índice de Jaccard baseado em abundância, proposto por Chao *et al.* (2005), que leva em consideração tanto dados de presença e ausência, como de abundância das espécies presentes na comunidade. Este índice varia de 0 (zero), quando duas amostras não apresentam diferenças na sua composição, e 1 (um), quando esta diferença é máxima, ou seja, ocorre substituição total das espécies entre os pares de amostras.

Com o objetivo de identificar os padrões de ocorrência e distribuição de espécies em relação aos períodos do ciclo pluviométrico realizamos a Análise de Correspondência Destendenciada (DCA), proposta por Gauch (1982), para ordenar os dados de composição e abundância das espécies de peixes nos períodos de chuva e estiagem. Nesta análise são utilizadas duas matrizes de dados, uma contendo os valores de abundância das espécies (dados quantitativos) e outra com o período do ciclo pluviométrico (dados categóricos), de todas as poças amostradas.

Para avaliar nossa hipótese de que os padrões ecológicos da ictiofauna de poças de maré respondem à predição da teoria neutra, em que o espaço (distância entre as poças) determina as variações no padrão de distribuição das espécies, utilizamos a Análise de Redundância Parcial (pRDA), derivada de Rao (1973), proposta por Borcard & Legendre (2002). Esta análise utiliza mais de uma matriz de dados como variáveis preditoras, podendo ser matrizes de dados com variáveis ambientais, espaciais, informações específicas a respeito dos hábitos das espécies, entre outros. Neste estudo foram utilizadas três matrizes, sendo uma a matriz resposta (abundância das espécies) e duas matrizes preditoras (uma com as variáveis ambientais e outra com as variáveis

espaciais). De posse desses dados podemos analisar os efeitos da localização espacial e dos parâmetros ambientais juntos e separados sobre a abundância e distribuição das espécies (Legendre & Legendre, 1998), podendo evidenciar ainda que a maior influência sofrida pela comunidade advém de outras variáveis não mensuradas, ou seja, nenhum dos fatores considerados (ambiente e espaço) é determinante na distribuição das espécies. Previamente a pRDA, a fim de evitar a autocorrelação espacial entre as estações de coleta, foi realizada uma análise de filtros espaciais utilizando as coordenadas geográficas e a riqueza de cada estação de coleta. Como critério de seleção dos filtros foi utilizado o índice *I* de Moran acima de 0,05 (Schneck *et al.*, 2010). Por fim, foram realizadas duas análises de pRDA, uma para todas as variáveis ambientais, e outra apenas com as variáveis que apresentaram maior correlação, de acordo com a rotina BioEnv.

Todas as análises foram realizadas pelas rotinas do programa R, através do pacote *Vegan*, para análises de ecologia de comunidades (R Development Core Team, 2011).

RESULTADOS

As poças de marés da Zona Costeira Amazônica

As poças de maré amostradas nesta pesquisa apresentaram diferenças em relação às variáveis ambientais mensuradas. As maiores variações foram referentes à distância da margem e ao volume das poças (Tabela 1).

Tabela 1 – Variáveis ambientais mensuradas em poças de maré da Zona Costeira Amazônica no ano de 2011, sendo a salinidade mensurada em partes por mil (ppm), a temperatura em graus Celsius (°C), a distância da margem em metros (m) e o volume em metros cúbicos (m³).

Período/Local	Parâmetros	pH	Salinidade (ppm)	Temperatura (°C)	Distância da Margem (m)	Volume (m ³)
Geral	Média	8,35	18	32,1	132,9	5,6
	Min - Max	7,5 - 9,0	04 - 36	26,5 - 37	7 - 605	0,15 - 55,2
Chuva	Média	8,23	11	31	113,5	6,06
	Min - Max	7,5 - 8,8	04 - 17	26,5 - 37	7 - 605	0,15 - 55,2
Estiagem	Média	8,46	26	33,2	152,3	5,03
	Min - Max	8,1 - 9,0	20 - 36	28,3 - 35,5	25,9 - 530	0,54 - 20,9
Algadoal	Média	8	18	31,4	110,3	3,72
	Min - Max	7,6 - 7,9	05 - 30	26,5 - 35,5	15,2 - 248	0,75 - 19,2
Fortalezinha	Média	8,44	16	34,4	43,3	6,05
	Min - Max	8,1 - 8,8	04 - 26	32 - 37	27 - 68,2	0,7 - 30,4
Marieta	Média	8,47	18	33,6	388,8	2,86
	Min - Max	7,8 - 8,9	04 - 29	32 - 34,6	22 - 605	0,14 - 4,44
Maçarico	Média	8,27	20	31,6	89,6	4,03
	Min - Max	7,8 - 8,6	10 - 36	28,3 - 36,9	7 - 206	1,03 - 8,8
Areuá	Média	8,5	18	31,4	117,1	11,5
	Min - Max	8,2 - 9	13 - 25	27,5 - 34,6	25,9 - 305,2	1,81 - 55,2

Ao associar essas variáveis aos dados de riqueza de espécies através da rotina estatística BioEnv, foi possível observar diferenças na influência dos fatores abióticos sobre a ictiofauna de poças de maré, uma vez que temperatura, pH e volume possuem maior relação com a comunidade, respondendo por 17% da variação da comunidade na chuva e 14% na estiagem. Analisadas isoladamente ou em outras combinações possíveis, essas variáveis não tiveram a mesma influência (Tabela 2).

Tabela 2 - Resultado da análise BioEnv para as variáveis ambientais tomadas em poças de maré da Zona Costeira Amazônica, nos diferentes períodos pluviométricos, no ano 2011.

Variáveis ambientais	Correlação Chuva	Correlação Estiagem
Temperatura	0,134	0,076
Temperatura / pH	0,163	0,113
Temperatura / pH / Volume	0,174	0,146
Temperatura / pH / Volume / Salinidade	0,102	0,100
Temperatura / pH / Volume / Salinidade / Distância da margem	0,045	0,021

A estrutura da assembleia de peixes de poças

Foram coligidos 1.311 peixes nas duas expedições, sendo 663 na primeira expedição (chuva) e 648 na segunda (estiagem). Estes indivíduos estão distribuídos em nove ordens, 14 famílias e 21 espécies, sendo Perciformes a ordem mais abundante (82,1% do total de espécies coletadas), com representantes de seis famílias distintas, apresentando *Bathygobius soporator* e *Lutjanus jocu* como as espécies mais abundantes, com 470 e 393 indivíduos, respectivamente (Tabela 3). Houve ainda sete indivíduos que não puderam ser identificados devido à dificuldade em observar as diagnoses, uma vez que tais espécimes eram juvenis e ainda não haviam se desenvolvido completamente. Estes indivíduos não entraram nas análises posteriores.

Tabela 3 - Lista taxonômica, número de tombo na Coleção Ictiológica do MPEG e abundância absoluta (N^o.) e relativa (%) dos peixes coligidos em poças de maré da Zona Costeira Amazônica, nos períodos de chuva (fevereiro, março, abril) e estiagem (setembro, outubro e novembro) no ano de 2011. Cod = código da espécie utilizado nas figuras.

Táxon/Autoridade	Voucher MPEG	N ^o . Chuva	% Chuva	N ^o . Estiagem	% Estiagem	N ^o . Total	% Total	Cod.
ANGUILIFORMES		7	1.1%	6	0.9%	13	1.0%	
Muraenidae		7	1.1%	6	0.9%	13	1.0%	
<i>Gymnothorax cf. funebris</i> Ranzani, 1839	23453	7	1.1%	6	0.9%	13	1.0%	Gyf
ATHERINIFORMES		1	0.2%	1	0.2%	2	0.2%	
Atherinopsidae		1	0.2%	1	0.2%	2	0.2%	
<i>Atherinella cf. brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard, 1825)	23454	1	0.2%	1	0.2%	2	0.2%	Atb
BATRACHOIDIFORMES		12	1.8%	0	0.0%	12	0.9%	
Batrachoididae		12	1.8%	0	0.0%	12	0.9%	
<i>Amphichthys cryptocentrus</i> (Valenciennes, 1837)	23455	5	0.8%	0	0.0%	5	0.4%	Amc
<i>Batrachoides surinamensis</i> (Bloch & Schneider, 1801)	23456	3	0.5%	0	0.0%	3	0.2%	Bas
<i>Thalassophryne nattereri</i> Steindachner, 1876	23457	4	0.6%	0	0.0%	4	0.3%	Thn
CLUPEIFORMES		0	0.0%	1	0.2%	1	0.1%	
Engraulididae		0	0.0%	1	0.2%	1	0.1%	
Engraulididae gen.	23458	0	0.0%	1	0.2%	1	0.1%	Eng
GOBIESOCIFORMES		8	1.2%	14	2.2%	22	1.7%	
Gobiesocidae		8	1.2%	14	2.2%	22	1.7%	
<i>Gobiesox barbatulus</i> Starks, 1913	23459	8	1.2%	14	2.2%	22	1.7%	Gob
MUGILIFORMES		108	16.4%	23	3.6%	131	10.0%	
Mugilidae		108	16.4%	23	3.6%	131	10.0%	
<i>Mugil cf. curema</i> Valenciennes, 1836	23460	74	11.2%	5	0.8%	79	6.1%	Muc
<i>Mugil cf. hospes</i> Jordan & Culver, 1895	23461	0	0.0%	18	2.8%	18	1.4%	Muh
<i>Mugil</i> sp.	23462	34	5.2%	0	0.0%	34	2.6%	Mug
Perciformes		471	71.5%	600	93.0%	1071	82.1%	
Gobiidae		176	26.7%	294	45.6%	470	36.0%	
<i>Bathygobius soporator</i> (Valenciennes, 1837)	23463	176	26.7%	294	45.6%	470	36.0%	Bat
Eleotridae		67	10.2%	19	2.9%	86	6.6%	
<i>Butis koilomatodon</i> (Bleeker, 1849)	23464	67	10.2%	19	2.9%	86	6.6%	Buk
Lutjanidae		176	26.7%	217	33.6%	393	30.1%	
<i>Lutjanus jocu</i> (Bloch & Schneider, 1801)	23465	176	26.7%	217	33.6%	393	30.1%	Luj
Carangidae		1	0.2%	0	0.0%	1	0.1%	
<i>Oligoplites</i> sp.	23466	1	0.2%	0	0.0%	1	0.1%	Oli
Blenniidae		51	7.7%	60	9.3%	111	8.5%	
<i>Omobranchus punctatus</i> (Valenciennes, 1836)	23467	51	7.7%	60	9.3%	111	8.5%	Omo
Serranidae		0	0.0%	10	1.6%	10	0.8%	
<i>Epinephelus itajara</i> (Lichtenstein, 1822)*	-	0	0.0%	6	0.9%	6	0.5%	Epi
<i>Rypticus randalli</i> Courtenay, 1967	23468	0	0.0%	3	0.5%	3	0.2%	Ryr
Serranidae gen.	23469	0	0.0%	1	0.2%	1	0.1%	Ser
SILURIFORMES		1	0.2%	0	0.0%	1	0.1%	
Ariidae		1	0.2%	0	0.0%	1	0.1%	
<i>Amphiarus phrygiatus</i> (Valenciennes, 1840)	23470	1	0.2%	0	0.0%	1	0.1%	Amp
TETRAODONTIFORMES		51	7.7%	0	0.0%	51	3.9%	
Tetraodontidae		51	7.7%	0	0.0%	51	3.9%	
<i>Colomesus psittacus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	23471	6	0.9%	0	0.0%	6	0.5%	Cop

<i>Sphoeroides greeleyi</i> Gilbert, 1900	23472	45	6.8%	0	0.0%	45	3.5%	Sph
Não Identificados		4		3		7		
Abundância de indivíduos		663		648		1311		
Número de Espécies		16		13		21		

(*) A espécie *Epinephelus itajara* não foi coletada, por se tratar de uma espécie ameaçada de extinção, tendo seus indivíduos apenas registrados e fotografados.

Em relação ao padrão de ocupação das poças de maré pela ictiofauna, *Bathygobius soporator* e *Lutjanus jocu* foram classificados como espécies dominantes, ocorrendo em mais de 60% das poças amostradas, seguidas por *Butis koilomatodon* e *Omobranchus punctatus*, que foram consideradas freqüentes nas amostras. As espécies consideradas ocasionais (*Gymnothorax* cf. *funnebris*, *Atherinella* cf. *brasiliensis*, *Amphichthys cryptocentrus*, *Batrachoides surinamensis*, *Thalassophryne nattereri*, *Gobiesox barbatulus*, *Mugil* cf. *curema*, *Mugil* cf. *hospes*, *Mugil* sp., *Epinephelus itajara*, *Rypticus randalli*, *Colomesus psittacus* e *Sphoeroides greeleyi*) foram aquelas que tiveram abundância significativa, no entanto, ocorreram em poucas amostras. Por fim, Engraulididae gen., *Oligoplites* sp., Serranidae gen. e *Amphiarius phrygiatus* foram consideradas espécies raras em poças de maré, uma vez que registramos apenas um indivíduo em todas as amostras (Figura 3).

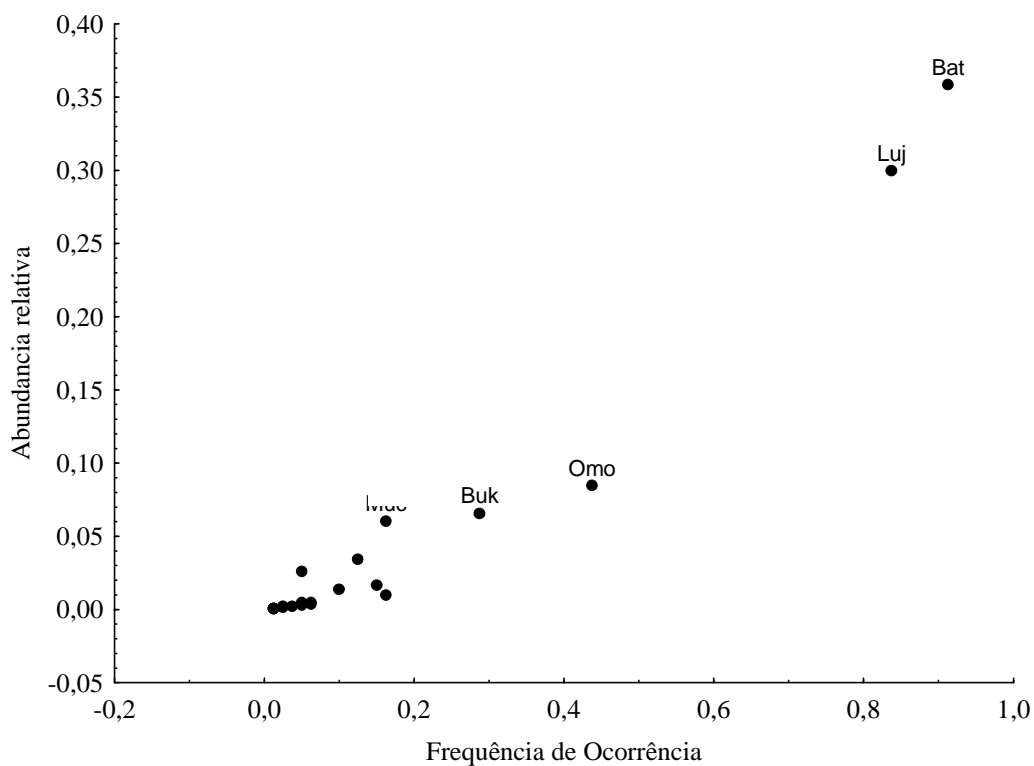
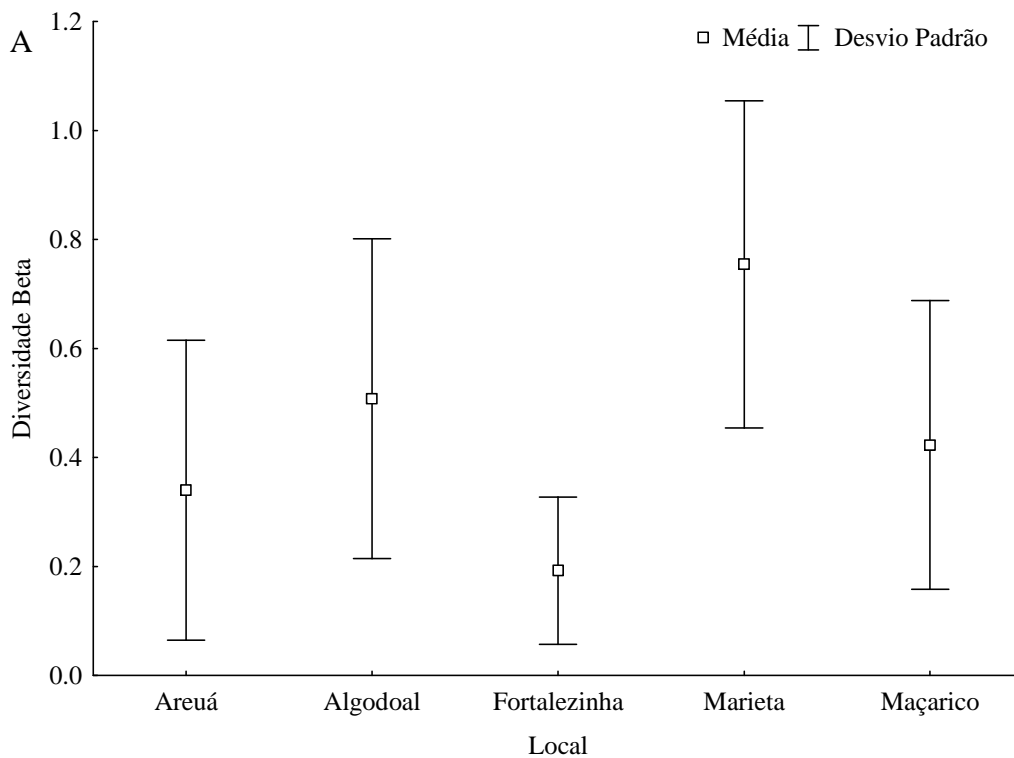


Figura 3 - Ordenação das espécies de peixes, com base nas suas respectivas abundância relativa e frequência de ocorrência, coletados em poças de marés da Zona Costeira Amazônica nos períodos de chuva e estiagem de 2011. Ver código das espécies

dominantes e frequentes na Tabela 3.

Padrões de distribuição da ictiofauna em poças de maré

O cálculo da diversidade β evidenciou uma ampla variação de dados, abrangendo desde a substituição total das espécies coletadas (“*turnover*”) até comunidades idênticas entre si, quanto à ocorrência e abundância (Figura 4). Separando por períodos hidrológicos, podemos observar que a praia da Marieta apresentou maior diversidade beta (0,8) no período de chuva (Figura 4A), enquanto que na estiagem (Figura 4B) as comunidades se mostraram mais homogêneas (0,1). Para os outros locais, as variações na diversidade beta foram sutis, evidenciando comunidades mais homogêneas, independente do período hidrológico.



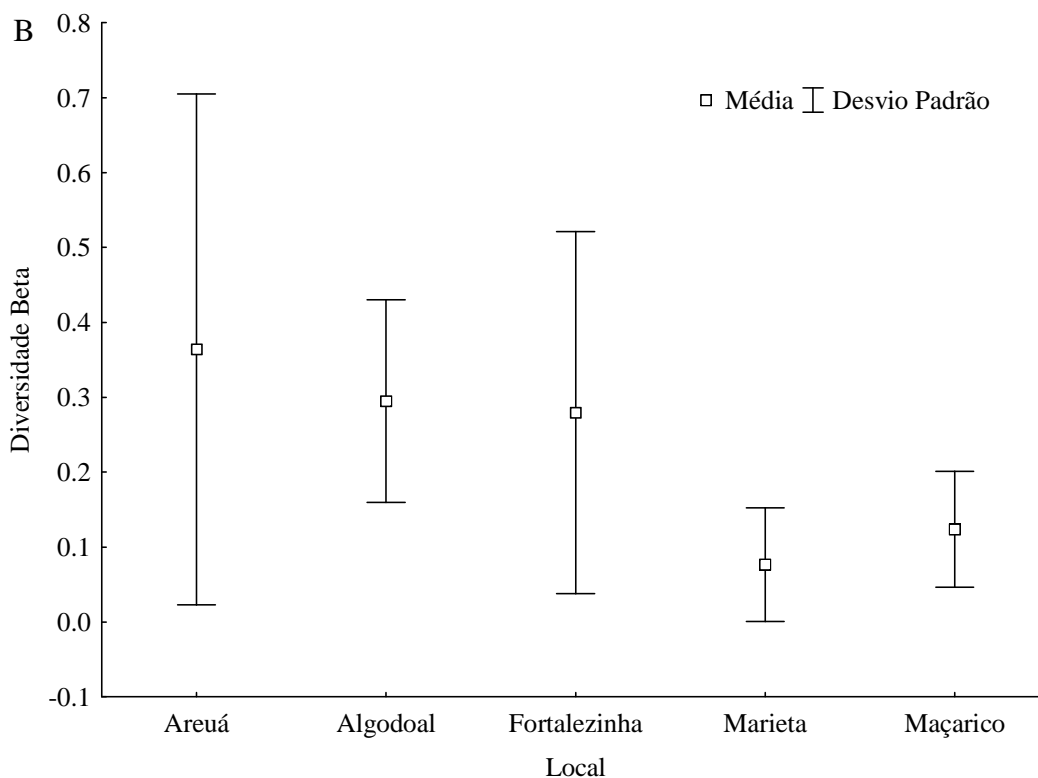


Figura 4 - Cálculo da diversidade β entre pares de amostras (poças de maré) na Zona Costeira Amazônica, no ano de 2011, evidenciando os valores médios e desvio padrão. Sendo, A) período de chuva e; B) período de estiagem.

A Análise de correspondência destendenciada (DCA) evidenciou que o período pluviométrico não é determinante na distribuição das espécies, não sendo possível observar qualquer segregação nas amostras coletadas na chuva e na estiagem, em ambos os eixos (Figura 5). Sendo assim, as espécies tendem a ocorrer nesses ambientes independentemente do período pluviométrico, mostrando que certamente outros fatores exercem maior influência na ictiofauna residente, como, por exemplo, o regime de marés, depósito de matéria oriunda do continente, e até mesmo o acaso.

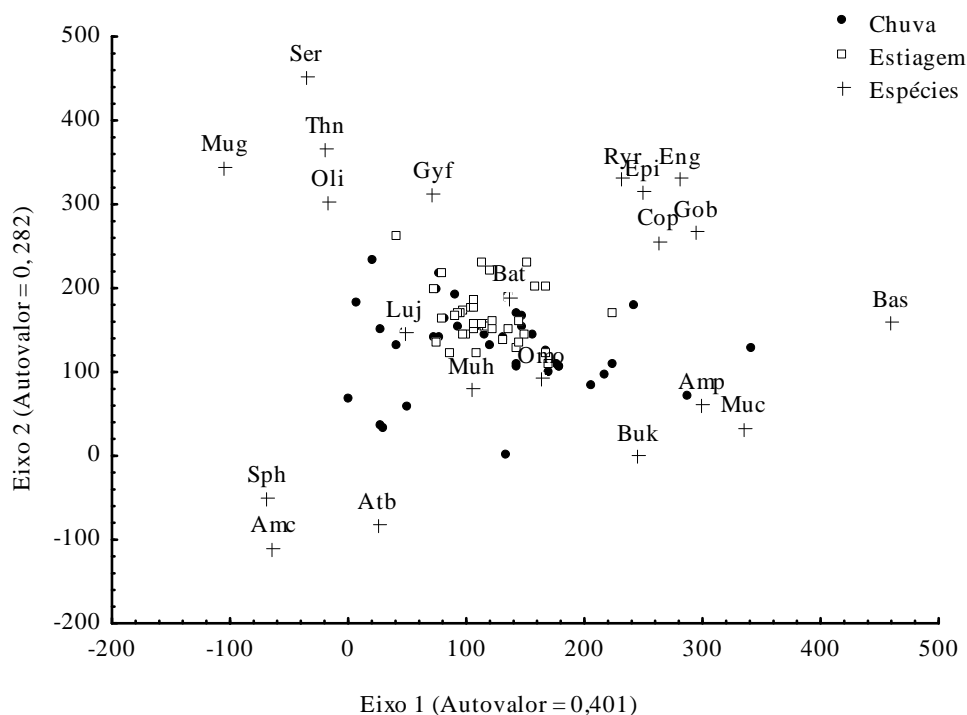


Figura 5 - Ordenação da Análise de Correspondência Destendenciada (DCA) entre os períodos pluviométricos e as espécies de peixes coligidas nas poças de maré da Zona Costeira Amazônica, no ano de 2011 (Ver código das espécies (+) na Tabela 3)

Para testar a hipótese de que a estrutura da ictiofauna responde às predições da teoria neutra, utilizamos a Análise de redundância parcial (pRDA). Os resultados obtidos na primeira, contendo todos os dados ambientais, mostraram que apenas 5% das variações são explicadas pelo ambiente ($p = 0,040$), os mesmos 5% pelo espaço ($p = 0,040$), e apenas 2% pelo espaço e ambiente juntos, enquanto que 88% das variações são explicadas por outros fatores não mensurados. Seguindo o mesmo padrão, a pRDA apenas para as variáveis mais correlacionadas (temperatura, pH e volume da poça), evidenciou que apenas 6% das variações dos dados são explicadas pelo ambiente ($p = 0,030$), 4% pelo espaço ($p = 0,030$), 2% pelo ambiente e espaço agregados, enquanto que 88% corresponde a outros fatores (Figura 6).

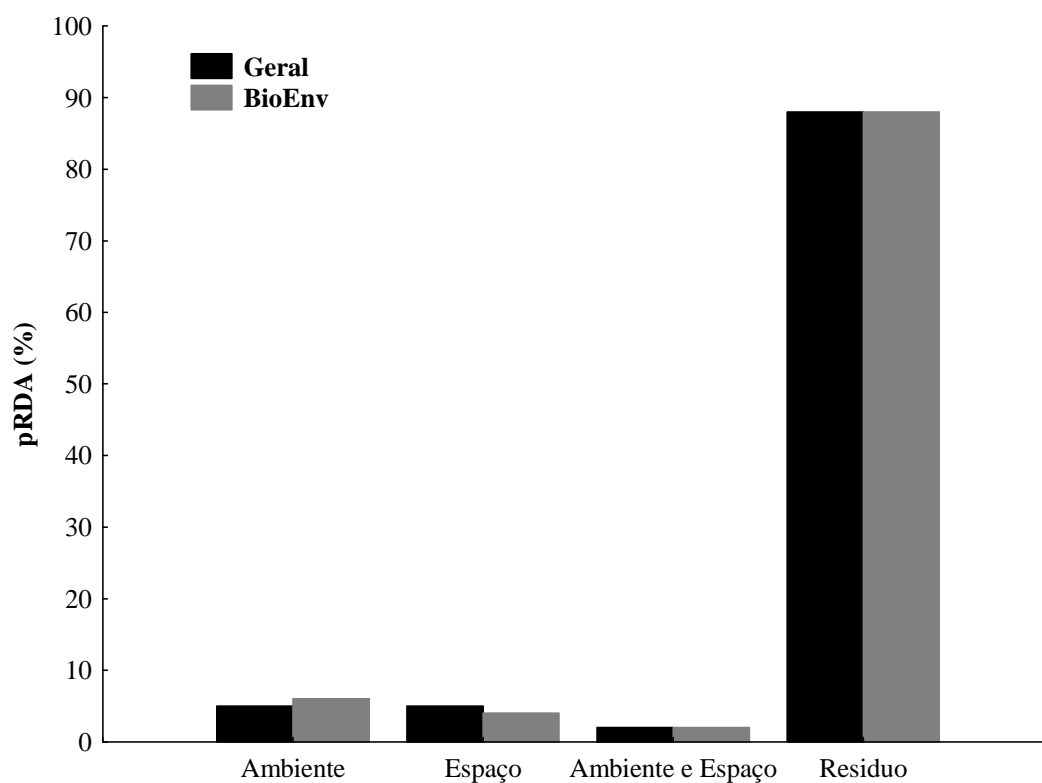


Figure 6 - Análise de redundância parcial (pRDA) baseada em todas as variáveis ambientais mensuradas (Geral) e apenas nas variáveis mais correlacionadas (BioEnv) em poças de maré da Zona Costeira Amazônica nos períodos de chuva e estiagem de 2011.

DISCUSSÃO

Os resultados obtidos nessa pesquisa comprovam que os fatores abióticos mensurados, bem como a distância entre as amostras, não são determinantes na composição e distribuição dos peixes em poças de maré, refutando assim a hipótese de que os padrões ecológicos da ictiofauna de poças de maré respondem às predições da teoria neutra, em que a distância entre as comunidades é fundamental no padrão de distribuição das espécies.

Certamente, a dinâmica ambiental observada nas comunidades estudadas dificulta a observação de qualquer padrão de ocorrência e distribuição da ictiofauna em poças de maré da Zona Costeira Amazônica, uma vez que as modificações físicas e ambientais decorrentes dos movimentos de maré acabam por selecionar uma pequena quantidade de espécies mais adaptadas a esse ambiente (Zander *et al.*, 1999; Smith & Parrish, 2002). Esta dinâmica de marés exercida sobre esse ambiente, responde à baixa variação nos parâmetros abióticos mensurados, visto que o estuário amazônico sofre constantes influências físicas do oceano, como efeito de ondas, e dos processos de sedimentação litorânea (Bentes *et al.*, 1997; Zander *et al.*, 1999; Souza-Filho & Paradella, 2003). Resultando em ambientes extremamente dinâmicos, uma vez que diversos fatores atuam simultaneamente em toda a biota de praias arenosas (Clark *et al.*, 1996; Hoefel, 1998; Smith & Parrish, 2002), como o grande aporte de matéria oriunda dos rios da região, o efeito das macromarés e o regime pluviométrico bem delimitado (Souza-Filho, 2000). Vale ressaltar ainda que todo esse dinamismo, em questão de semanas, pode alterar o hábitat e assim, a distribuição e densidade das espécies (Krumme *et al.*, 2008).

Estudos realizados no Caribe (Mahon & Mahon, 1994) e Austrália (Griffiths *et al.*, 2006) evidenciaram que as características ambientais (físico-químicas da água e estruturais da poça) e espaciais (localização geográfica) influenciam diretamente na composição da ictiocenose em poças de maré, uma vez que tais fatores abióticos atuam selecionando as espécies mais adaptadas a estas características. Diferindo assim do encontrado neste trabalho, uma vez que tanto os fatores ambientais quanto os espaciais não foram significativos na estruturação da ictiofauna de poças de maré. Com isso, a estabilidade climática da região somada às constantes perturbações naturais impostas a esse ambiente dificulta a observação de padrões naturais que influenciam a comunidade de poças de maré na Zona Costeira Amazônica, uma vez que estes fatores podem mascarar os efeitos reais do ambiente sobre essas espécies.

A alta diversidade de peixes estuarinos reflete bem a heterogeneidade desse ambiente (Horn *et al.*, 1999; Smith & Parrish, 2002), composto por vários microhabitats de características peculiares (Zander *et al.*, 1999). Por outro lado, as poças de maré normalmente apresentam baixa diversidade com domínio de poucas espécies de peixes (Brown & McLachlan, 1990; Saul & Cunningham, 1995; Godefroid *et al.*, 1997). Neste estudo observamos o domínio de duas espécies de Perciformes, corroborando com outros estudos (Rosa *et al.*, 1997; Cunha *et al.*, 2007), que registraram alta ocorrência dessa ordem em poças de maré de praias arenosas no litoral nordeste do Brasil. No entanto, como a alta abundância de peixes dependeu notoriamente de duas espécies (*B. saporator* e *L. jocu*), presentes em todas as praias amostradas, nas duas expedições de coleta, porém com picos de abundância distribuídos de maneira aleatória, a ictiocenose não mostrou um padrão sazonal de distribuição. Corroborando assim com Lasiak (1984) e Clark *et al.* (1996), em estudos realizados na África do Sul, onde estes registraram ocorrência aleatória de peixes na zona entre marés. Clark *et al.* (1996) observaram ainda que embora ocorram variações nos padrões ambientais ao longo do ano, em especial na temperatura da água e direção do vento, a composição e distribuição das espécies não sofrem grandes influências desses fatores ambientais.

O tempo de permanência das espécies nas poças de maré constitui um importante componente da estrutura das comunidades de praias arenosas (Brown & McLachlan, 1990). Foi registrada uma predominância de indivíduos ocasionais e/ou migradores, ou seja, que ocupam esses ambientes por determinado período, enquanto que poucas espécies são tidas como dominantes (residentes), ocupando as poças durante todo seu ciclo de vida (Monteiro-Neto, 1990; Godefroid *et al.*, 1997). No presente estudo, das 21 espécies coletadas, duas se mostraram dominantes, no caso do *B. saporator* acredita-se que as adaptações morfológicas da espécie favoreçam seu domínio nas poças de maré (Horn & Gibson, 1988; Barreiros *et al.*, 2004), enquanto que *L. jocu* utiliza áreas estuarinas como berçário, com isso a abundância de indivíduos nesses ambientes tende a ser elevada, além do fato de que essa espécie é considerada predador dentro das poças (Monteiro *et al.*, 2009). Em relação às demais espécies, 13 foram consideradas ocasionais, corroborando com o padrão de ocupação esperado para ambientes costeiros. O registro de várias espécies ocasionais pode ser explicado pelo processo de colonização das poças, uma vez que quando os primeiros organismos ocupam o ambiente, o espaço físico passa a ser um fator limitante para os indivíduos

que cheguem depois, ou seja, o espaço restringe o crescimento demográfico da comunidade (Begon *et al.*, 2007).

Outro fator importante na estrutura da assembleia de peixes é a presença de espécies não-nativas classificadas como freqüentes, ou seja, ocorreram em até 40% das amostras, como no caso de *Omobranchus punctatus* (Soares *et al.*, 2011) e *Butis koilomatodon* (Soares *et al.*, 2012). Este fato pode influenciar toda a ictiofauna nativa presente em poças de maré, uma vez que a introdução de novas espécies pode causar alterações no hábitat e na estrutura da comunidade, alterações tróficas e introdução de doenças e parasitas (Taylor *et al.*, 1984), podendo resultar em extinção de espécies nativas e perda de biodiversidade (Cambray, 2003; Begon *et al.*, 2007). É importante salientar ainda que locais onde os parâmetros ambientais variam pouco, que sofreram modificações antrópicas e apresentam comunidades com uma diversidade relativamente baixa, com muitas espécies endêmicas e de pequeno porte, estão mais susceptíveis a invasões biológicas (Cambray, 2003).

Para Hubbell (2001), os principais fatores responsáveis pela presença ou ausência de espécies são a dispersão randômica e a extinção estocástica, no mesmo sentido em que Etienne & Alonso (2007) assumem que as espécies são independentes umas em relação às outras e só ocorrem em determinada localidade devido ao acaso e à capacidade de dispersão. De acordo com a perspectiva de composição por dispersão, as espécies coexistem devido à sua história biológica, dispersão limitada e ao acaso (Del Moral, 1999; Nekola & White, 1999). Nesse sentido, a coexistência das espécies pode ser explicada por fatores históricos, como por exemplo, a ordem de chegada dessas espécies na comunidade, o espaço físico como fator limitante no crescimento da comunidade, os recursos disponíveis em um dado momento, a dominância de espécies no sistema, entre outras (Bennett & Griffiths, 1986; Hubbell, 2001). No presente estudo observamos que as espécies de peixes coletadas em poças de maré da zona costeira amazônica estão distribuídas de forma homogênea, ou seja, essas espécies tendem a ocorrer em todo o litoral amazônico. Isso se deve, principalmente, à baixa variação ambiental ao longo do litoral, bem como a capacidade de dispersão das espécies coletadas (Bennett & Griffiths, 1986).

Apoiados no pressuposto da teoria neutra de que uma comunidade só pode receber novos indivíduos ao passo que se perde outros, seja por mortalidade ou migração, Muro & Iwasa (2000) defendem a idéia de que a ocupação de uma lacuna dentro da comunidade é preenchida por indivíduos adjacentes a esta comunidade de

forma aleatória, ou seja, a capacidade individual de cada espécime de ocupar aquele ambiente é igual, sendo o acaso o principal agente na estruturação das comunidades.

Os dados obtidos neste trabalho indicam poucas tendências na diversidade e abundância relacionadas aos fatores físico-químicos e espaciais. A baixa correlação observada nos parâmetros ambientais mensurados estaria refletindo que o padrão biológico observado deriva de processos estocásticos intrínsecos às espécies, como comportamento reprodutivo, migrações e recrutamento, evolutivamente alinhados com condições ambientais favoráveis. Com isso acreditamos que fatores intrínsecos ao ambiente de poças de maré no litoral amazônico respondem melhor à estrutura dessas comunidades.

REFERÊNCIAS

Barbosa, V.M., Gregório, A.M.S., Busman, D.V., Costa, R.A.A.M., Sousa e Filho, P.W.M., Pereira, L.C.C. 2007. Estudo morfodinâmico durante uma maré equinocial de sizígia em uma praia de Macromaré do litoral amazônico (Praia de Ajuruteua-PA, Brasil). *Boletim Paranaense de Geociências* 60, 31-43.

Barreiros, J.P., Bertocini, A., Machado, L., Hostim-Silva, M., Santos, R. S. 2004. Diversity and seasonal changes in the ichthyofauna of rocky tidal pools from praia Vermelha e São Roque, Santa Catarina. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 47, 291-299.

Begon, M., Townsend, C.R., Harper, J.L. 2007. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Artmed, Porto Alegre, 752 pp.

Bennett, B.A. & Griffiths, C.L. 1984. Factors affecting the distribution, abundance and diversity of rock-pool fishes on the Cape Peninsula, South Africa. *South African Journal of Zoology* 19, 97-104.

Bentes, A.M.L., Fernandez, G.B., Ribeiro, A.Y. 1997. Estudo da Morfodinâmica de praias compreendidas entre Saquarema e Macaé, RJ. *Oecologia Brasiliensis* 3, 229-243.

Blaber, S.J.M., Blaber, T.G. 1980. Factor affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *Journal of Fish Biology* 17, 143-162.

Borcard, D., Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153, 51–68.

Brown, A.C., McLachlan, A. 1990. *Ecology of Sandy Beaches*. Elsevier Science Publishers, New York, 328 pp.

Cambray, J.A. 2003. The need for research and monitoring on the impacts of translocated sharptooth catfish, *Clarias gariepinus*, in South Africa. *African Journal of Aquatic Science* 28, 191-195.

Carpenter, K.N. 2002. Bony fishes part 1 (Acipenseridae to Grammatidae). In: Carpenter, K.N. (Ed.), *The living marine resources of the Western Central Atlantic*. FAO, Rome, pp. 601-1374.

Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Shen, T.J. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8, 148–159.

Clark, B.M., Bennett, B.A., Lamberth S.J. 1996. Temporal variations in surf zone fish assemblages from False Bay, South Africa. *Marine Ecology Progress Series* 131, 35-47.

Clarke, K.R., Warwick, R.W. 1994. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth Marine Laboratory, Reino Unido, 859 pp.

Costa, K.G., Pereira, L.C.C., Costa, R.M. 2008. Short and long term temporal variation of the zooplankton in a tropical estuary (Amazon region, Brazil). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* 3, 127-141.

Costello, M.J. 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology* 36, 261-263.

Cunha, F.E.A., Monteiro-Neto, C., Nottingham, M.C. 2007. Temporal and spatial variations in tidepool fish assemblages of the northeast coast of Brazil. *Biota Neotropica* 7, 111-118.

Del Moral, R. 1999. Plant succession on Pumice at Mount St. Helens, Washington. *American Midland Naturalist* 141, 101-114.

Etienne, R.S., Alonso, D. 2007. Neutral community theory: how stochasticity and dispersal-limitation can explain species coexistence. *Journal of Statistical Physics* 128, 485-510.

Gauch, H.G. 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge and New York, 298 pp.

Godefroid, R.S., Hofstaetter, M., Spach, H.L. 1997. Structure of the fish assemblage in the surf zone beach at Pontal do Sul, Paraná. *Nerítica* 11, 77-93.

Goulding, M., Barthem, R., Ferreira, E. 2003. *The Smithsonian Atlas of The Amazon*. Smithsonian Books, Washington and London, 253 pp.

Griffiths, S.P., Davis, A.R., West, R.J. 2006. Role of habitat complexity in structuring temperate rockpool ichthyofaunas. *Marine Ecology Progress Series* 313, 227-239.

Hoefel, F.G. 1998. *Morfodinâmica de praias arenosas oceânicas: uma revisão bibliográfica*. Editora da Univali, Itajaí, 92 pp.

Horn, M.H. & Gibson, R.N. 1988. Intertidal fishes. *Sci. Amer.* 258, 1: 54-60.

Horn, M.H., Martin, K.L.M., Chotkowski, M.A. 1999. *Intertidal Fishes: life in two worlds*. Academic Press, San Diego, 399 pp.

Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton and Oxford. 396 pp.

Hutchinson, G.E. 1975. Population studies – animal ecology and demography – concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22, 415-427.

Isaac, V.J., Barthem, R.B. 1995. Os Recursos pesqueiros da Amazônia brasileira. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Antropológica 11, 295-339.

Krumme, U., Brenner, M., Saint-Paul, U. 2008. Spring-neap cycle as a major driver of temporal variations in feeding of intertidal fishes: evidence from the sea catfish *Sciades herzbergii* (Ariidae) of equatorial west Atlantic mangrove creeks. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 367, 91-99.

Lasiak, T.A. 1984. Structural aspects of the surf zone fish assemblage at King's Beach, Algoa Bay, South Africa: Long - term fluctuations. Estuarine, Coastal and Shelf Science 18, 459-483.

Legendre, P., Legendre, L. 1998. Numerical Ecology. Elsevier Science, Amsterdam, 853 pp.

Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P.J., Chase, M., Hoopes, M.F. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. Ecology Letters 7, 601-613.

Mahon, R., Mahon, S.D. 1994. Structure and resilience of a tidepool fish assemblage at Barbados. Environmental Biology of Fishes 41, 171-190.

McErlan, A.J., O'Connor, S.G., Mihursky J.A., Gibson, C.I. 1973. Abundance, diversity and seasonal patterns of estuarine fish populations. Estuarine and Coastal Marine Science 1, 19-36.

McLachlan, A. 1983. Sandy beaches ecology - A review. In: McLachlan, A., Erasmus, T. Sandy beaches as ecosystems. Junk Publishers, California, 321-380.

Monteiro, D.P., Giarrizzo, T., Isaac, V. 2009. Feeding Ecology of Juvenile Dog Snapper *Lutjanus jocu* (Bloch & Schneider, 1801) (Lutjanidae) in Intertidal Mangrove Creeks in Curuçá Estuary (Northern Brazil) Brazilian Archives of Biology and Technology, 52, 6: 1421-1430.

Monteiro-Neto, C. 1990. Comparative community structure of surf zone fishes in the Chesapeake Bight and Southern Brazil. Thesis (PhD), Faculty of the School of Marine Science, The College of William and Mary, Virginia. 150 pp.

Muko, S., Iwasa, Y. 2000. Species Coexistence by Permanent Spatial Heterogeneity in a Lottery Model. Theoretical Population Biology 57, 273-284.

Myers, M.C., Wagner, J., Vaughan, C. 2011. Long-term comparison of the fish community in a Costa Rican rocky shore marine reserve. Revista de Biología Tropical 59, 233-246.

Nekola, J.C., P.S. White. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. Journal of Biogeography 26, 867-878.

Paterson, A.W., Whitfield, A.K. 2000. Do shallow water habitats function as refugia for juvenile fishes? Estuarine, Coastal and Shelf Science 51, 359-364.

Peet, R.K. 1974. The measurement of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 5, 285-307.

Pereira, L.C.C., Dias, J.A., Carmo, J.A., Polette, M. 2009. A Zona Costeira Amazônica Brasileira. Revista da Gestão Costeira Integrada 9, 3-7.

Rao, C.R. 1973. Linear statistical inference and its applications. Wiley-Interscience (2 edition), New York, 656 pp.

Rosa, R.S., Rosa, I.L., Rocha, L.A. 1997. Diversidade da ictiofauna de poças de maré da praia do cabo branco, João Pessoa, Paraíba, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia 14, 201-212.

Saul, A.C., Cunningham, P.T.M. 1995. Comunidade ictiofaunística da ilha do Bom Abrigo, Cananéia, São Paulo. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 38, 1053-1069.

Schneck, F., Schwarzbald, A., Rodrigues, S.C., Melo, A.S. 2010. Environmental variability drives phytoplankton assemblage persistence in a subtropical reservoir. *Austral Ecology* 36, 839–848.

Smith, G., Parrish, J. 2002. Estuaries as nurseries for the jacks *Caranx ignobilis* and *Caranx melampygus* (Carangidae) in Hawaii. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55, 347-359.

Soares, B.E., Oliveira-Raiol, R.D., Montag, L.F.A. 2011. Occurrence of the non-native blenny *Omobranchus punctatus* (Valenciennes, 1836) (Perciformes: Blenniidae) in the Amazon coastal zone, Brazil. *Aquatic Invasions* 6, S39–S43.

Soares, B.E., Ruffeil, T.O.B., Montag, L.F.A. 2012. Occurrence of the non-native sleeper *Butis koilomatodon* (Bleeker, 1849) (Perciformes: Eleotridae) in the Amazon coastal zone, Brazil. *BioInvasions Records* 1, 2: 95-99.

Souza-Filho, P.W.M. 2000. Tectonic control on the coastal zone geomorphology of the northeastern Pará State. *Revista Brasileira de Geociências* 30, 527-530.

Souza-Filho, P.W.M., Paradella, W.R. 2003. Use of synthetic aperture radar for recognition of coastal geomorphological features, land use assessment and shoreline changes in Bragança coast, Pará, Northern Brazil. *Annals of the Brazilian Academy of Science* 75: 341-56.

Taylor, J.N., Courtenay Jr., W.R., McCann J.A. 1984. Known impacts of exotic fishes in the continental United States, In: Courtenay Jr., W.R., Stauffer, J.R. (Eds.), *Distribution, Biology and Management of exotic Fishes*. John Hopkins University Press, Baltimore, pp. 322-373.

Zander, C.D., Nieder, J., Martin, K. 1999. Vertical distribution patterns. In: Horn, M.H., Martin, K.L.M., Chotkowski, M.A. (Eds.) Intertidal fishes: Life in two worlds. Academic Press, San Diego, pp. 26-53.