

Carla Alecrim Colaço Ramos

**Efeitos da herbivoria e do contato direto na
interação entre o coral maciço *Siderastrea stellata*
e algas filamentosas**

Salvador
2010



Universidade Federal da Bahia
Programa de Pós-Graduação
em Ecologia e Biomonitoramento
Fundação O Boticário de Proteção à Natureza

**Efeitos da herbivoria e do contato direto na
interação entre o coral maciço *Siderastrea stellata*
e algas filamentosas**

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biologia da
Universidade Federal da Bahia
para obtenção do Título de Mestre
em Ecologia e Biomonitoramento
Aluna: Carla Alecrim Colaço
Ramos
Orientador: Dr. Ruy Kenji Papa
Kikuchi (UFBA)
Co-orientadora: Dra. Fernanda
Duarte Amaral (UFRPE)

Salvador
2010

**Efeitos da herbivoria e do contato direto na interação
entre o coral maciço *Siderastrea stellata* e algas
filamentosas**

Carla Alecrim Colaço Ramos

BANCA EXAMINADORA:

ORIENTADOR: _____

DR. RUY KIKUCHI
(UFBA)

TITULARES: _____

DR. RICARDO COUTINHO
(IEAPM)

DRA. ELIZABETH NEVES
(UFBA)

SUPLENTE: _____

DR. FRANCISCO BARROS
(UFBA)

Salvador
2010

Sistema de Bibliotecas - UFBA

Ramos, Carla Alecrim Colaço.

Efeitos da herbivoria e do contato direto na interação entre o coral maciço Siderastrea stellata e algas filamentosas / Carla Alecrim Colaço Ramos. - 2010. 46f. : il.

Orientador: Prof. Dr. Ruy Kenji Papa Kikuchi.

Co-orientadora: Prof^a Dr^a Fernanda Duarte Amaral.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, Salvador, 2010.

1. Ecologia dos recifes de coral. 2. Alga marinha - Competição. 3. Interação animal-plantas. 4. Comunidades de peixes. 5. Herbívoro. I. Kikuchi, Ruy Kenji Papa. II. Amaral, Fernanda Duarte. III. Universidade Federal da Bahia. Instituto de Biologia. III. Título.

CDD - 577.789

CDU - 574.5

"Most scientists regard the experimental method as the normal way to do empirical research. But many ecologists still don't do experiments, possibly because they associate them with white coats and indoor laboratories. I did too until I was led by Ed Deevey's review to a paper by a little known French ecologist, Harry Hatton, who in the 1930s performed a beautiful series of experiments on natural populations of marine animals and plants. I was just finishing a frustrating field study on rabbits in the Berkeley hills, where in two years I had managed to trap only 40 rabbits, many of whom I never saw again (though one came back 19 times). I vowed then to adopt a simple rule of thumb, namely, never again to study anything bigger than my thumb, and to emulate Hatton, if I could."

Joseph H. Connell, em 1981, sobre o impacto do seu clássico "Connell J.H. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology 42:710-23, 1961."

AGRADECIMENTOS

Ao meu Lucke que com certeza me fez uma pessoa melhor;

A minha tia Lúcia Alecrim (Cinha) e a minha mãe Elisa Alecrim pelo amor, compreensão, incentivo, disposição em realizarem o impossível, se necessário, para me ajudar e por se fazerem presentes mesmo na distância. Eu sou privilegiada;

Ao meu namorado e amigo Joel Sales por todo seu amor, apoio e por tornar meus dias mais felizes mesmo à distância;

Ao meu orientador Ruy Kikuchi pela confiança que depositou em mim ao longo deste trabalho e por mais uma parceria concretizada;

A minha co-orientadora Fernanda Amaral pelo seu carinho, dedicação e oportunidades proporcionadas ao longo destes quase seis anos de caminhada desde que comecei a aprender com ela e me encantar pelos recifes de coral;

À Profa. Zelinda Leão pelos sábios conselhos e por ser uma fonte de inspiração diária;

A Igor Cruz e a Bárbara Pinheiro pela troca de experiências e pela disponibilidade em me ajudarem sempre que possível;

Aos integrantes do Grupo de Pesquisa Recifes de Corais e Mudanças Globais, especialmente a Ricardo de Miranda, Miguel Loiola, Amanda Ercília do Nascimento, Rodrigo de Maman, Igor Cruz e Tiago Albuquerque pela ajuda imensurável no campo deste trabalho;

A Amanda Ercília por dividir os problemas diários que passamos em nossa caixa de fósforos (nossa simpática casa) e os anseios da profissão e da vida, tornando os meus dias mais leves durante essa temporada;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado;

À Fundação Boticário de Proteção à Natureza que financiou este trabalho (no. 0807_20082);

À Fundação de Apoio à Pesquisa e à Extensão (FAPEX) que intermediou e auxiliou nos trâmites burocráticos para obtenção do patrocínio (no. 080323), principalmente a Shirley Sandes pela atenção e eficiência;

Aos professores da Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento por contribuírem grandiosamente na minha formação e na melhoria deste trabalho, principalmente aos que se esforçam ao máximo pela contínua melhora do programa;

A Jussara, secretária do programa e peça fundamental para o seu funcionamento, por tirar nossas dúvidas e nos ajudar todo esse tempo.

Aos meus queridos amigos de turma pelo companheirismo nessa jornada cheia de desafios e descobertas, em especial a Alzira Kelly Roriz, Anne Costa, Clarissa Pinto Leite, Gabriel Barros, e Maria Auxiliadora Costa, pela amizade e parcerias;

Ao Laboratório de Invertebrados Marinhos: Crustacea, Cnidaria e Fauna Associada e a Natália Menezes pela ajuda na confirmação do coral *Siderastrea stellata*;

Aos revisores anônimos da qualificação que contribuíram com ótimas sugestões para a melhoria deste trabalho e aos membros da banca pela aceitação em avaliá-lo.

A Seu Andrade, Cutia, Budião, Juciara, Daiane, Felice, Donatella, Pedro e Catarina, pessoas que conheci na Ilha de Itaparica e me ajudaram na realização deste trabalho;

ÍNDICE

Texto de Divulgação.....	1
Resumo.....	3
Abstract.....	4
1. Introdução.....	5
2. Material e Métodos.....	8
2.1. Área de estudo.....	8
2.2. Organismos selecionados.....	9
2.3. Levantamento da estrutura da comunidade bentônica e de peixes.....	10
2.4. Delineamento experimental.....	11
2.5. Manipulação da herbivoria.....	12
2.6. Manipulação do contato direto.....	13
2.7. Manutenção do experimento e coletas dos dados.....	17
2.8. Análises estatísticas.....	19
3. Resultados.....	19
3.1. Estrutura da comunidade bentônica e de peixes.....	19
3.2. Efeito da herbivoria e das algas filamentosas na mortalidade de <i>Siderastrea stellata</i>	22
3.3. Efeito da herbivoria e de <i>Siderastrea stellata</i> no crescimento das algas filamentosas.....	24
4. Discussão.....	25
5. Agradecimentos.....	29
6. Referências Bibliográficas.....	29

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localização da área de estudo, Banco Recifal das Caramuanas (13°08' S e 38°45' W), Bahia. Adaptada de Ramos et al. (2010).....	9
Figura 2. Coral <i>Siderastrea stellata</i> em contato direto com algas filamentosas que crescem sobre partes mortas de sua colônia, em outubro de 2009, no Banco Recifal das Caramuanas. Foto: Ricardo Miranda.....	10
Figura 3. Delineamento experimental parcialmente agrupado do tipo <i>Split-plot</i> . H1: Hipótese 1 (A herbivoria e o contato direto com algas filamentosas influenciam o coral <i>Siderastrea stellata</i>); H2: Hipótese 2 (A herbivoria e o contato direto com o tecido do coral <i>Siderastrea stellata</i> influenciam as algas filamentosas).....	12
Figura 4. Níveis do fator herbivoria do experimento realizado no Banco Recifal de Caramuanas, fotografados em outubro de 2010. A) Ausência de herbivoria proporcionada pela gaiola fechada. B) Presença de herbivoria garantida pela inexistência de barreiras. C) Teste do artefato com gaiola semi-aberta permitindo o acesso dos herbívoros. Fotos: Ricardo de Miranda.....	15
Figura 5. Níveis do fator contato direto. A) Esquema ilustrativo. B) Aplicados a uma colônia de <i>Siderastrea stellata</i> , fotografada no dia da instalação do experimento, 01 de outubro de 2009, no Banco Recifal das Caramuanas: 1) Ausência do contato direto com a remoção de tecido do coral; 2) Ausência do contato direto com a remoção das algas filamentosas; 3) Presença do contato direto representada por trechos intactos de contato direto. Tamanho da extremidade dos pregos= 0,4 cm. Foto: Amanda Ercília Nascimento.....	16
Figura 6. Manutenção ao longo do experimento no Banco Recifal das Caramuanas de outubro de 2009 a março de 2010. A) Escovação semanal das gaiolas para retirada dos organismos incrustantes. B) Manutenção dos tratamentos do contato direto entre o coral e as algas filamentosas. C) Acesso ao interior da gaiola fechada através da abertura de um dos lados para manutenção dos tratamentos de contato direto. Fotos: Ricardo de Miranda.....	18
Figura 7. Uma das quinze colônias do coral <i>Siderastrea stellata</i> utilizadas no experimento realizado no Banco Recifal das Caramuanas: A) Saudável em novembro de 2009; B) Branqueada em março de 2010. Fotos: Carla Alecrim e Ricardo de Miranda.....	20

Figura 8. Média e desvio padrão da mortalidade do coral *Siderastrea stellata* em milímetros entre os diferentes tratamentos. A- = sem alga (contato ausente); A+ = com alga (contato presente).....23

Figura 9. Média e desvio padrão do crescimento das algas filamentosas em milímetros entre os diferentes tratamentos. C- = sem tecido de coral (contato ausente); C+ = com tecido de coral (contato presente).....25

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. Densidade (média±desvio padrão) de peixes registrados em 03/02/2010 no Banco Recifal das Caramuanas.....	21
Tabela 2. Distribuição de densidade (média±desvio padrão) por classe de tamanho dos peixes carnívoros (Chaetodontidae, Blennidae, Haemulidae, Holocentridae, Gobiidae, Labridae, Labrisomidae, Lutjanidae, Mullidae, Serranidae e Tetraodontidae) e herbívoros (Acanthuridae, Pomacentridae e Scaridae) registrados em 03/02/2010 no Banco Recifal das Caramuanas.....	22
Tabela 3. Parcial dos efeitos da herbivoria (fator interblocos) na mortalidade do coral <i>Siderastrea stellata</i>	23
Tabela 4. Parcial dos efeitos do contato direto com algas filamentosas (fator intrablocos) na mortalidade do coral <i>Siderastrea stellata</i>	23
Tabela 5. Parcial dos efeitos da herbivoria (fator interblocos) no crescimento de algas filamentosas.....	24
Tabela 6. Parcial dos efeitos do contato direto com o coral <i>Siderastrea stellata</i> (fator intrablocos) no crescimento de algas filamentosas.....	24

TEXTO DE DIVULGAÇÃO

Mudanças de fase nos recifes de corais são caracterizadas pela passagem de um estágio de dominância para estágios alternativos de depauperação de corais e aumento da cobertura de algas. Independente das causas e magnitudes, essas mudanças são mediadas pela competição entre estes organismos que pode ser estabilizada pela herbivoria. Segundo um relatório do MMA publicado em 2008, a maioria das espécies de peixes foco da pesca marinha no Brasil está em sobrepesca ou esgotada, situação comum a vários países que exploram economicamente esse recurso. Além disso, o país está inserido em uma província zoogeográfica bem definida para peixes recifais e corais, caracterizada por apresentar pequena área recifal, baixa riqueza de espécies e nível de endemismo estimado entre 12 e 20% para peixes e 30% para corais.

Deste modo, objetivou-se testar, experimentalmente, os efeitos recíprocos da interação do coral maciço *Siderastrea stellata* Verrill, 1868 com algas filamentosas na presença e ausência da herbivoria tipicamente encontrada em recifes costeiros do Brasil. Para isso, um experimento manipulativo de campo com delineamento *Split-Plot* foi realizado de outubro de 2009 a março de 2010. Os blocos foram representados por colônias do coral, o fator interblocos pela herbivoria e o fator intrablocos pelo contato direto entre o coral e algas.

Ao final do experimento, todas as 15 colônias utilizadas estavam branqueadas, provavelmente em decorrência dos efeitos de um El Niño moderado a forte previsto pela *National Oceanic and Atmospheric Administration* (NOAA) para a transição de 2009 para 2010. No presente estudo, após os cinco meses de experimento, não houve crescimento do tecido de *S. stellata* em nenhuma das colônias. É possível que a condição de fragilidade dos corais causada pelo branqueamento tenha proporcionado o sucesso do crescimento das algas filamentosas sobre o tecido do coral e conseqüentemente sua morte. Contudo, houve a detecção de que a mortalidade dos corais não foi afetada significativamente pelos fatores testados. Uma tendência marcante de aumento da mortalidade do coral foi registrada nos tratamentos de interação entre contato com as algas preservado e ausência de herbivoria. Esse é mais um motivo, além da mortalidade do coral também nos tratamentos de remoção

das algas, que aponta para a existência de competição das algas filamentosas com *S. stellata*, sendo as primeiras o competidor mais apto.

O crescimento das algas filamentosas, assim como para a mortalidade dos corais, também não diferiu estatisticamente entre os fatores. A observação de apenas uma tendência de diminuição do crescimento quando na presença da herbivoria deve estar atrelada às características da comunidade de peixes encontrada na área de estudo. É provável que este recife esteja no limiar de manutenção da herbivoria. *Siderastrea stellata* não apresentou influência sobre o crescimento das algas filamentosas. Algumas pesquisas na literatura apontam para uma não ‘agressividade’ apresentada pelo grupo das algas filamentosas na competição com corais. No presente estudo, possivelmente em razão da fragilidade proporcionada pelo branqueamento, esse padrão não foi corroborado.

Os resultados desta pesquisa mostram a importância da manutenção da herbivoria no controle das algas diante da previsão de eventos de branqueamento cada vez mais frequentes e severos, mesmo daquelas que não representariam competidores superiores sobre os corais em condições de normalidade. É importante que os resultados das interações entre corais e algas continuem a ser estudados sob condições de estresse. Este conhecimento pode propiciar previsões mais efetivas das consequências da dinâmica da interação entre corais e algas sob condições variadas no contexto atual de degradação dos recifes de coral.

Efeitos da herbivoria e do contato direto na interação entre o coral maciço *Siderastrea stellata* e algas filamentosas

Carla Alecrim Colaço Ramos^{a,b,c,*}, Ruy Kenji Papa de Kikuchi^{a,b,c}, Fernanda Duarte Amaral^{b,c}

^a Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, R. Barão de Geremoabo, s/n, Ondina, Salvador-BA, Brasil. CEP: 40170-115

^b Recifes de Corais e Mudanças Globais, Departamento de Sedimentologia, Instituto de Geologia, Universidade Federal da Bahia, R. Barão de Jeremoabo, s/n, Ondina, Salvador- BA, Brasil. CEP: 40170-020

^c Laboratório de Ambientes Recifais, Área de Zoologia, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, R. Dom Manoel de Medeiros, s/n, Dois Irmãos, Recife-PE, Brasil. CEP: 52171-900

E-mails: ramos.carla@gmail.com, kikuchi@ufba.br, fdamaral@db.ufrpe.br

* Autor para correspondência

Resumo

Mudanças de fase nos recifes de corais são caracterizadas pela passagem de um estágio de dominância para estágios alternativos de depauperação de corais e aumento da cobertura de algas. Independente das causas e magnitudes, essas mudanças são mediadas pela competição entre estes organismos que pode ser estabilizada pela herbivoria. Deste modo, este estudo objetivou testar os efeitos recíprocos da interação do coral maciço *Siderastrea stellata* com algas filamentosas na presença e ausência da herbivoria tipicamente encontrada nos recifes costeiros do Brasil. Para isso, um experimento manipulativo de campo com delineamento *Split-Plot* foi realizado de outubro de 2009 a março de 2010. Os blocos foram representados por colônias do coral, o fator interblocos pela herbivoria e o fator intrablocos pelo contato direto entre o coral e algas. No período estudado, não foi registrado crescimento do tecido do coral em nenhum dos tratamentos. A mortalidade do coral e o crescimento das algas não foram afetados significativamente pelos fatores. Uma tendência marcante de aumento da mortalidade dos corais foi verificada nos

tratamentos de interação entre contato com as algas e ausência de herbivoria, e de diminuição no crescimento das algas onde a herbivoria esteve presente. Esses resultados e tendências são discutidos levando-se em conta um forte branqueamento verificado nas colônias de coral, a metodologia utilizada no experimento e a manutenção da herbivoria na área estudada.

Palavras-chave: Recife de coral, Competição, Herbivoria, algas filamentosas, branqueamento.

Abstract

Phase shifts in coral reefs are characterized by the passage from a stage of dominance to alternative stages of coral depletion and algal cover increase. Regardless of their causes and magnitudes, these shifts are mediated by the competition between these organisms that can be stabilized by herbivory. This study aimed to test the reciprocal effects of the interaction between the massive coral *Siderastrea stellata* and filamentous algae in the presence and absence of herbivory typically found in the coastal reefs of Brazil. Thus, a split-plot manipulative field experiment was conducted from October 2009 to March 2010. The blocks were represented by coral colonies, the interblocks factor by herbivory, and the intrablocks factor by direct contact between coral and algae. During the studied period coral tissue growth was not recorded in any of the treatments. Coral mortality and algal growth were not affected by the factors. A marked trend of increased coral mortality was observed in the interaction treatments between algal contact and absence of herbivory, as well as reduction in algal growth where herbivory was present. These results and trends are discussed taking into account that an intense bleaching occurred in the coral colonies, the methodology used in the experiment and the maintenance of herbivory in the studied area.

Keywords: Coral reef, Competition, Herbivory, filamentous algae, bleaching.

1. Introdução

Em uma recente publicação do mapa global da extensão geográfica de ameaças antropogênicas, Halpern et al. (2008) argumentaram que os recifes de corais são um dos ecossistemas marinhos mais impactados do mundo. Esta afirmação é condizente com a ocorrência de mudanças de fase ('phase shift' *sensu* Done, 1992) nesses ambientes, reportadas a partir da década de 80, atribuídas em grande parte a ameaças antropogênicas, somadas às naturais (e.g. Hughes, 1994; Jackson et al., 2001; Hughes et al., 2003; Bellwood et al., 2004; McManus e Polsenberg, 2004; Côté et al., 2005; Rogers e Miller, 2006; Bruno e Selig, 2007; Ledlie et al., 2007; Schutte et al., 2010). Essas mudanças são caracterizadas pela passagem de um estágio de dominância para estágios alternativos de depauperação de corais e aumento da cobertura de algas (Done, 1992; Mumby, 2009) e outros organismos não construtores de recifes, como ouriços, esponjas, octocorais e coralimorfários (Norström et al., 2009). Tais estágios alternativos podem se tornar permanentes, ou seja, estáveis, mesmo após a remoção dos fatores de estresse (Norström et al., 2009). Alguns registros de reversão ao estágio inicial já foram reportados e atribuídos a fatores isolados ou em conjunto, como: declínio sazonal do organismo não construtor, complexidade topográfica do recife estudado, taxa de regeneração e habilidade competitiva dos corais remanescentes e proteção efetiva da Unidade de Conservação (Edmunds e Carpenter, 2001; Idjadi et al., 2006; Stimson e Conklin, 2008; Diaz-Pulido et al., 2009).

Bruno et al. (2009) afirmaram que a ausência de abordagens em escala regional ou global do fenômeno das mudanças de fase contribui para o desconhecimento de sua magnitude. Esses autores, baseando-se em seus resultados após análise de 3.581 estudos quantitativos, concluíram que os recifes de coral parecem ser mais resistentes ao predomínio de algas do que o assumido. Independente das causas e magnitudes, o fenômeno é mediado por uma competição de interferência por espaço e de exploração por luz entre corais e algas, com mecanismos de inibição que ocorrem no seu contato direto e/ou indiretamente (McCook et al., 2001; River e Edmunds, 2001; Jompa e McCook, 2003a; Titlyanov e Titlyanova, 2008).

Os mecanismos competitivos atribuídos às algas citados por McCook et al. (2001) em uma revisão sobre o assunto foram: crescimento sobre o coral, causando 'sufocamento'

(e.g. Titlyanov et al., 2007); sombreamento, afetando diretamente as microalgas que vivem em simbiose com os corais, responsáveis por até 90% da sua nutrição (e.g. Hixon, 1997); abrasão dos talos das algas sobre o coral, gerada pelo fluxo oscilatório da água (e.g. River e Edmunds, 2001); alelopatia (e.g. Littler e Littler, 1997); formação de barreira ao assentamento de novos indivíduos de corais; e uma ‘descamação’, considerada um mecanismo de defesa contra colonização epibiótica (e.g. Littler e Littler, 1999). Sebens e Johnson (1991) citaram ainda a modificação do regime hidrodinâmico provocado pelas algas, ocasionando maior deposição de sedimento sobre os corais e menor obtenção de alimento pelos mesmos. Smith et al. (2006) consideraram também como um mecanismo competitivo a atividade microbiana proporcionada pelos componentes difusíveis produzidos pelas algas, causando doenças nos corais. A expressão dos mecanismos descritos depende do grupo funcional que as algas integrem (por exemplo, algas filamentosas costumam causar ‘sufocamento’ ou atingir os corais indiretamente através de alelopatia). Vale ressaltar que a relação entre algas e corais é mutuamente negativa, ou seja, os últimos também apresentam estratégias competitivas potenciais, as mesmas citadas para algas por McCook et al. (2001) e mais a ação pungente dos cnidócitos pelo contato com seus tentáculos (e.g. River e Edmunds, 2001).

Sem evidências experimentais, a presença de algas crescendo em partes mortas de colônias de corais não pode ser atribuída a uma competição em que as primeiras foram ou estão sendo o competidor mais apto. Esta situação pode ser decorrente de fatores não relacionados, como a coralivoria (Francini-Filho et al., 2008) ou branqueamento severo (Diaz-Pulido et al., 2009), que podem causar a morte do coral anteriormente à ocupação das algas (McCook, 2001; McCook et al., 2001). Desta forma, experimentos que manipulam a abundância dos competidores e/ou dos herbívoros, controlando indiretamente a cobertura de algas (e.g. Tanner, 1995; Miller e Hay, 1998; Stachowicz e Hay, 1999; Lirman, 2001; River e Edmunds, 2001; Jompa e McCook, 2002, 2003a; Hughes et al., 2007; Titlyanov et al., 2007), têm documentado os efeitos das interações entre pares de organismos que são abordados como espécies ou grupos funcionais (McCook et al., 2001). Muitos estudos não pretendem testar a natureza competitiva da interação ou mostrar causalidade, mas sim detectar padrões e mudanças na estrutura da comunidade dos recifes, por exemplo, os caribenhos com o acometimento da herbivoria em decorrência da sobrepesca e da

mortalidade em massa do ouriço *Diadema antillarum* Philippi, 1845 no ano de 1983 (e.g. Liddell e Ohlhorst, 1986; Goreau, 1992; Hughes, 1994, 1996; Rogers et al., 1997; Mumby et al., 2006).

O efeito estabilizador de predadores na competição entre suas presas, sendo os primeiros seletivos do competidor mais apto, foi proposto desde a década de 50 (e.g. Connell, 1961; Addicott, 1974). Paine (1966) completou que essas interações resultariam em um incremento no número de espécies na comunidade de presas. Desta forma, por desempenharem papel ecológico-chave similar, independentemente de suas afinidades taxonômicas, os peixes herbívoros e os ouriços integram um grupo funcional crítico (GFC) para a manutenção dos recifes de coral (Done et al., 1996; Bellwood et al., 2004). A diminuição do estoque pesqueiro e conseqüente acometimento do processo ecossistêmico herbivoria têm sido motivo de alerta em várias regiões do mundo (Hughes, 1994; Bellwood et al., 2004). O comprometimento da funcionalidade dos GFCs é mais ameaçado quando esses estão sub-representados em regiões mais depauperadas do ponto de vista taxonômico. Essa falta intrínseca de funcionalidade implica em uma menor chance de resiliência de um ecossistema após distúrbios naturais intensos e/ou impactos antrópicos, uma vez que poucas espécies estarão disponíveis para substituir perdas e manter processos ecológicos-chave (Bellwood et al., 2004; Micheli e Halpern, 2005; Burkepile e Hay, 2010).

O Brasil está inserido em uma província zoogeográfica bem definida para peixes recifais e corais, caracterizada por apresentar pequena área recifal, baixa riqueza de espécies e nível de endemismo estimado entre 12 e 20% para peixes e 30% para corais (Floeter e Gasparini, 2000; Moura e Sazima, 2002; Leão et al., 2003; Neves et al., 2006). Segundo um relatório do MMA publicado em 2008, a maioria das espécies de peixes foco da pesca marinha no Brasil está em sobrepesca ou esgotada, situação comum a vários países que exploram economicamente esse recurso. A baixa cobertura de coral já registrada para os recifes do Brasil por Laborel (1969) parece ter diminuído ainda mais em decorrência da intensificação dos impactos antrópicos e das mudanças globais (Leão e Kikuchi, 2005; Dutra et al., 2006; Ferreira et al., 2006).

Apesar de tais constatações e do quadro alarmante das mudanças de fase na literatura mundial (e.g. Hughes, 1994; Hughes et al., 2003; Pandolfi et al., 2003; Bellwood et al., 2004; McManus e Polsenberg, 2004), não existem estudos publicados sobre as interações

competitivas entre corais e algas mediadas pela herbivoria nos recifes do Brasil. Deste modo, objetivou-se testar, experimentalmente, os efeitos recíprocos da interação do coral maciço *Siderastrea stellata* Verrill, 1868 com algas filamentosas na presença e ausência da herbivoria tipicamente encontrada em recifes costeiros do Brasil. Um experimento foi delineado para testar hipóteses de nulidade de que não haveria variação no crescimento do coral e das algas entre os tratamentos.

2. Material e Métodos

2.1. Área de estudo

O Banco Recifal das Caramuanas situa-se a sudeste da Ilha de Itaparica, Estado da Bahia, Brasil (Figura 1). Este complexo recifal está inserido na Área de Proteção Ambiental (APA) Baía de Todos os Santos (BTS) (Bahia. Decreto nº 7.595/99 de 05 de junho de 1999) de nível estadual e na APA Recife das Pinaúnas (Vera Cruz. Lei nº 467/97 de 20 de outubro de 1997) de nível municipal, ambas sem plano de manejo efetivo até o momento. A praia mais próxima destes recifes é a Praia de Aratuba a 4 km de distância. Essa distância dificulta o acesso de banhistas e mergulhadores, situação importante para a integridade do experimento desenvolvido no presente estudo. Esses recifes são visitados e diretamente explorados com maior frequência por pescadores da região. O local de implantação do experimento encontra-se nas coordenadas 13°08' S e 38°45' W e em profundidade média de três metros.

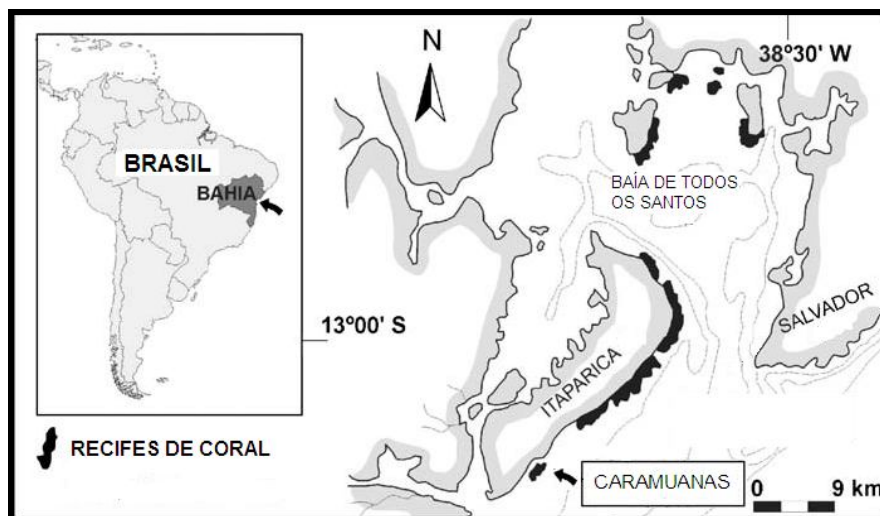


Figura 1. Localização da área de estudo, Banco Recifal das Caramuanas (13°08' S e 38°45' W), Bahia. Adaptada de Ramos et al. (2010).

Os corais encontrados no local são *Agaricia agaricites* (Linnaeus, 1758), *Favia gravida* Verrill, 1868, *Montastraea cavernosa* Linnaeus, 1767, *Mussismilia braziliensis* (Verrill, 1868), *Mussismilia hartti* (Verrill, 1868), *Mussismilia hispida* (Verrill, 1901), *Porites astreoides* Lamarck, 1816, *Porites branneri* Rathbun, 1888, *Siderastrea* spp. e o hidróide calcário *Millepora alcicornis* Linnaeus, 1758. O percentual de cobertura dessas espécies é de 11% em relação à comunidade bentônica. Esta composição e percentual de cobertura são típicos dos recifes do Estado da Bahia (Leão et al., 2003).

2.2. Organismos selecionados

O coral maciço endêmico do Brasil *Siderastrea stellata* é um dos mais comuns em poças de maré e topos de recifes, sendo considerado resistente a variações de temperatura, salinidade e turbidez na água (Leão et al., 2003; Santos et al., 2004). Neves (2004) revisou caracteres diagnósticos do gênero *Siderastrea*, e propôs a ocorrência simpátrica de *Siderastrea radians* (Pallas, 1766) e *S. stellata* na costa do Nordeste. Estas duas últimas espécies foram consideradas sinônimas por algum tempo, contudo o estudo de aspectos morfo-esqueléticos e moleculares mostrou a divergência entre elas (Neves, 2004; Forsman et al., 2005; Neves et al., 2008).

Cruz et al. (2009) caracterizaram os recifes de corais da APA BTS, registrando uma cobertura média 8% de *Siderastrea* spp. e 14% de algas filamentosas em relação à comunidade macrobentônica para o Banco Recifal das Caramuanas. A indicação de possíveis contatos diretos entre estes organismos, dados os percentuais de cobertura de ambos, foi confirmada na área de estudo com a presença das algas filamentosas em partes mortas de colônias de *Siderastrea* spp., formando fronteiras de contato com partes vivas dos corais (Figura 2). Esqueleto de coral ocupado por algas filamentosas é considerado o tipo de substrato predominante em recifes de coral e o mais importante na alimentação dos grandes peixes herbívoros (Wilson et al., 2003; Bonaldo et al., 2006; Ferreira e Gonçalves, 2006; Paddock et al., 2006; Figueiredo et al., 2008; Bonaldo e Bellwood, 2009).



Figura 2. Coral *Siderastrea stellata* em contato direto com algas filamentosas que crescem sobre partes mortas de sua colônia em outubro de 2009 no Banco Recifal das Caramuanas. Foto: Ricardo de Miranda.

2.3. Levantamento da estrutura da comunidade bentônica e de peixes

Para caracterização do local de estudo quanto à cobertura, abundância relativa e densidade de *Siderastrea* spp., algas, ouriços e peixes herbívoros, aplicou-se, no dia 03 de

fevereiro de 2010, o Protocolo *Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment* (AGRRA) versão 3.0 (ver detalhes em Kramer e Lang, 2003). Esta versão em relação às anteriores incorporou adaptações mais condizentes com peculiaridades dos recifes do Brasil, como uma menor cobertura de coral e menor riqueza de corais e peixes (Floeter e Gasparini, 2000; Moura e Sazima, 2002; Leão et al., 2003). Ainda assim, pequenas modificações foram adotadas para este levantamento, como a manutenção da medição do percentual de cobertura das algas filamentosas e o registro de todas as espécies de ouriços e peixes que fossem encontrados.

Para acessar a comunidade bentônica (identificação baseada em Human e Deloach, 2002a), um mergulhador posicionou no entorno do experimento seis transectos em banda de 10 metros de comprimento (registrando abundância e espécie dos corais – mínimo de 10 cm de diâmetro – colônias que contribuem mais efetivamente da cobertura total de coral, percentual de mortalidade e de branqueamento das colônias de coral e abundância e espécie de ouriços) e cinco quadrados de 25x25 cm aleatoriamente em cada um dos transectos (registrando o percentual de algas filamentosas, calcárias articuladas e incrustantes, e frondosas) (Kramer e Lang, 2003). A identificação da comunidade de peixes (baseada em Human e Deloach, 2002b) foi realizada *in locu* por mergulhadores ao longo de 10 transectos em banda de 30 m de comprimento cada (registrando a abundância, espécie e tamanho dos peixes) e do *roving*, um censo de 50 minutos de duração em que o mergulhador nada livremente na área de estudo, buscando o maior número de espécies e sua abundância (Kramer e Lang, 2003).

2.4. Delineamento experimental

O delineamento experimental foi adaptado de Jompa e McCook (2002). Duas hipóteses de interesse foram testadas em um experimento manipulativo com delineamento parcialmente agrupado do tipo *Split-Plot* (*sensu* Fisher, 1925) *in situ*. Os blocos foram representados por colônias do coral *S. stellata*, o fator atuante entre os blocos (interblocos) foi a herbivoria e o fator aplicado dentro dos blocos (intrablocos) foi o contato direto entre o coral e algas filamentosas, ambos fixos e com três níveis (Figura 3). Para testar a hipótese da nulidade de que a herbivoria e o contato direto com algas filamentosas não influenciam

o coral *Siderastrea stellata*, foi medida a retração (morte) do tecido do coral. Já a hipótese da nulidade de que a herbivoria e o contato direto com o tecido do coral *Siderastrea stellata* não influenciam as algas filamentosas foi testada por meio da obtenção de medidas de avanço (crescimento) das algas filamentosas. Todas as medidas foram obtidas com auxílio de paquímetro manual de plástico após cinco meses da instalação do experimento (outubro de 2009 a março de 2010), tempo maior ou similar ao adotado em estudos que objetivaram estudar competição entre corais e algas (e.g. River e Edmunds, 2001; Jompa e McCook, 2002; Titlyanov et al., 2007).

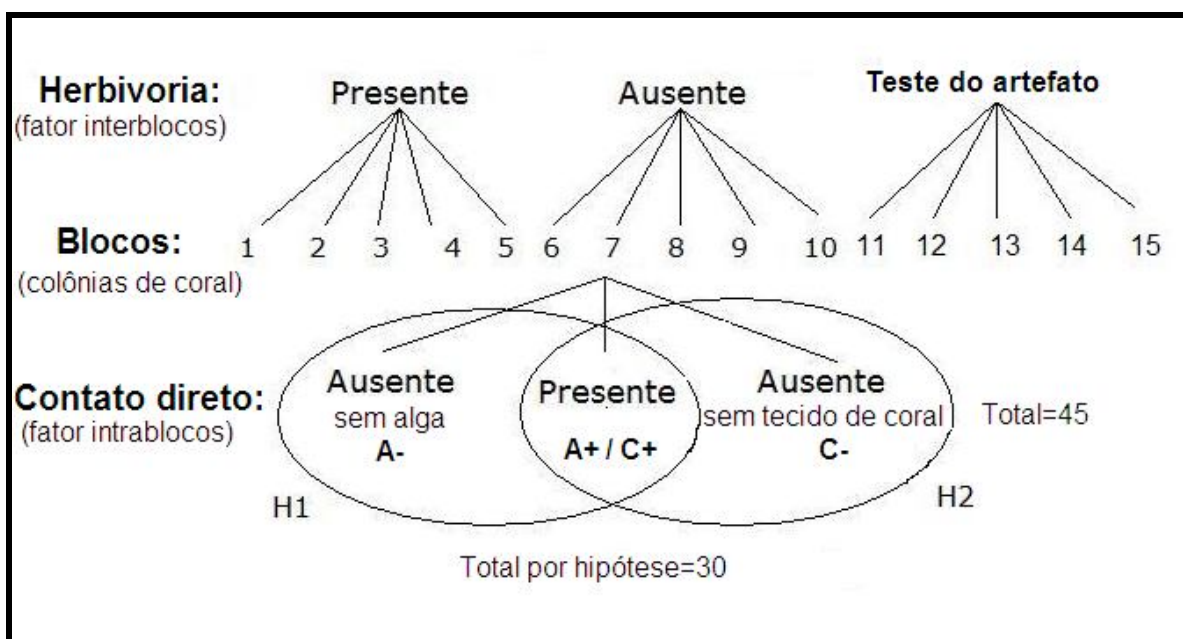


Figura 3. Delineamento experimental parcialmente agrupado do tipo *Split-plot*. H1: Hipótese 1 (A herbivoria e o contato direto com algas filamentosas influenciam o coral *Siderastrea stellata*); H2: Hipótese 2 (A herbivoria e o contato direto com o tecido do coral *Siderastrea stellata* influenciam as algas filamentosas).

2.5. Manipulação da herbivoria

O fator herbivoria foi abordado de forma categórica com os níveis de presença e ausência. A ausência de herbivoria foi proporcionada por uma gaiola fechada com dimensões de 50 cm de comprimento, 40 cm de largura, 30 cm de altura, coberta por uma

tela plástica de 2,5 cm de abertura (Figura 4A). Vergalhões e lacres foram utilizados para fixação das gaiolas. A presença de herbivoria foi garantida pela inexistência de barreiras e apenas marcação das réplicas com vergalhões (Figura 4B). Um terceiro nível foi adicionado com o intuito de testar o efeito do artefato gaiola nos resultados obtidos. Gaiolas semi-abertas com as mesmas dimensões e tela plástica das gaiolas fechadas, porém com abertura em duas faces laterais, possibilitando o acesso dos herbívoros, foram implantadas (Figura 4C). Caso os dados obtidos nesse tratamento diferissem estatisticamente dos obtidos na presença de herbivoria sem barreiras, concluir-se-ia que a gaiola estaria atuando no experimento além da função de excluir os herbívoros, causando, por exemplo, sombreamento e/ou diminuindo a circulação de água, o que não seria desejado.

Cada um dos três níveis citados foi replicado cinco vezes, cada réplica com uma colônia de *S. stellata* com diâmetro máximo de 40 cm, aproximadamente, em contato direto com as algas filamentosas. Após a finalização do experimento, amostras das 15 colônias foram coletadas para estudo de caracteres morfo-esqueléticos (diâmetro dos coralitos e número de septos – Neves, 2004), e confirmação da espécie *S. stellata*, a qual foi obtida (MZUFBA690-cni). Os blocos receberam placas de PVC com numeração de um a 15 para facilitar seu acompanhamento, manutenção e coleta dos dados.

2.6. Manipulação do contato direto

Três níveis do fator contato direto foram manipulados em cada um dos 15 blocos, totalizando 45 réplicas (Figura 3). Os dois níveis de ausência do contato direto, sendo um causado pela remoção de algas filamentosas e o segundo pela remoção de tecido do coral, foram utilizados para dois testes de hipótese distintos, e o nível de presença do contato direto foi compartilhado entre os mesmos. Dessa maneira, cada um dos testes continha 30 réplicas (Figura 3). No primeiro teste, medidas da retração do tecido do coral na ausência e na presença das algas filamentosas e de herbivoria foram comparadas. No segundo, medidas de avanço das algas filamentosas na ausência e na presença do tecido do coral e de herbivoria foram confrontadas.

A remoção de três centímetros de tecido de coral foi feita com uma escova de fios de aço. Posteriormente, um prego galvanizado foi fixado marcando a antiga fronteira entre

as algas e o tecido do coral (Figuras 5A e 5B1). Para a remoção de três centímetros de algas, a mesma escova foi utilizada. Em seguida, um prego diferenciado com um lacre na extremidade foi fixado na antiga fronteira (Figuras 5A e 5B2). A remoção de apenas três centímetros dos concorrentes foi escolhida para evitar o assentamento de organismos incrustantes nas faixas raspadas. Os tratamentos com presença do contato direto foram representados por trechos intactos de contato direto marcados por dois pregos, um na fronteira e outro sobre as algas, apenas para diferenciar do tratamento de remoção do coral (Figuras 5A e 5B3).

Marcações distintas com os pregos nas fronteiras dos três níveis foram estabelecidas para evitar que os mesmos fossem confundidos no retorno ao campo, em virtude do possível avanço das algas e/ou recuperação do tecido do coral. Para todas as réplicas, um prego adicional foi colocado ao lado do que marcava a fronteira natural inicial entre os organismos (Figura 5A), de forma que a perpendicular à reta imaginária traçada entre eles indicasse o sentido do avanço ou retração das algas e do tecido do coral e, conseqüentemente, da medição.

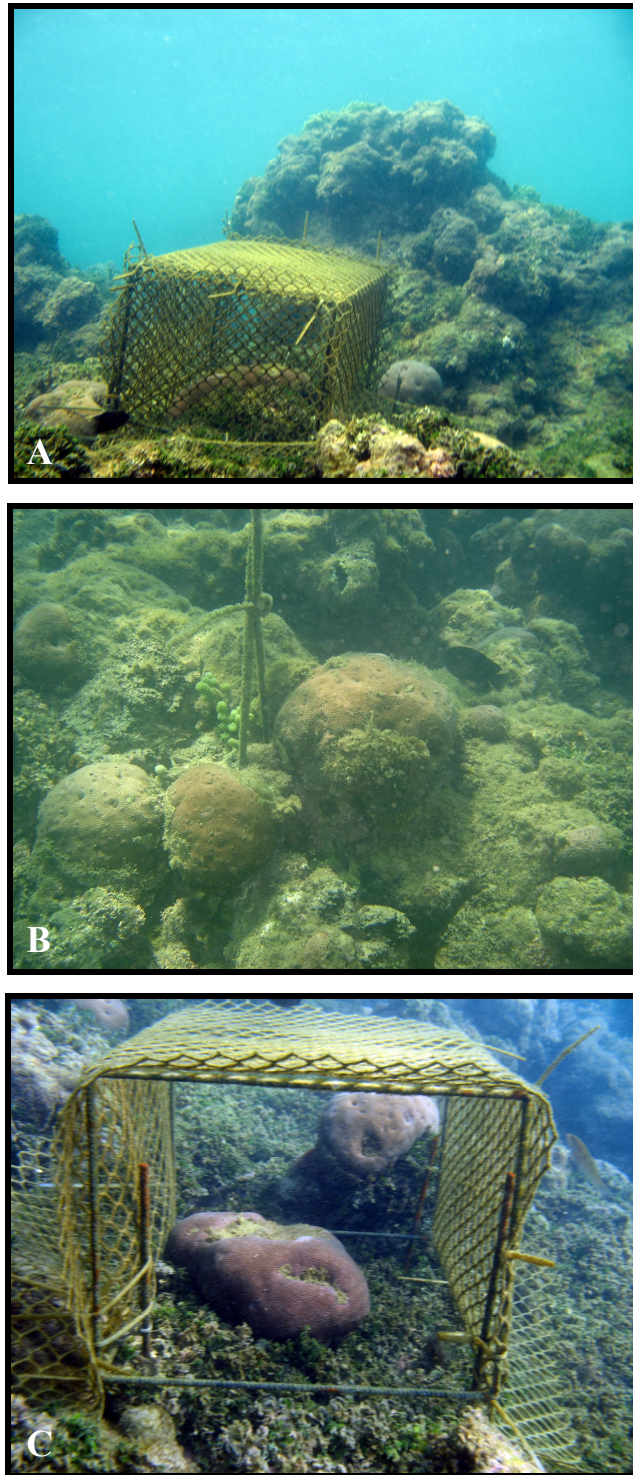


Figura 4. Níveis do fator herbivoria do experimento realizado no Banco Recifal de Caramuanas, fotografados em outubro de 2010. A) Ausência de herbivoria proporcionada pela gaiola fechada. B) Presença de herbivoria garantida pela inexistência de barreiras. C) Teste do artefato com gaiola semi-aberta permitindo o acesso dos herbívoros. Fotos: Ricardo de Miranda.

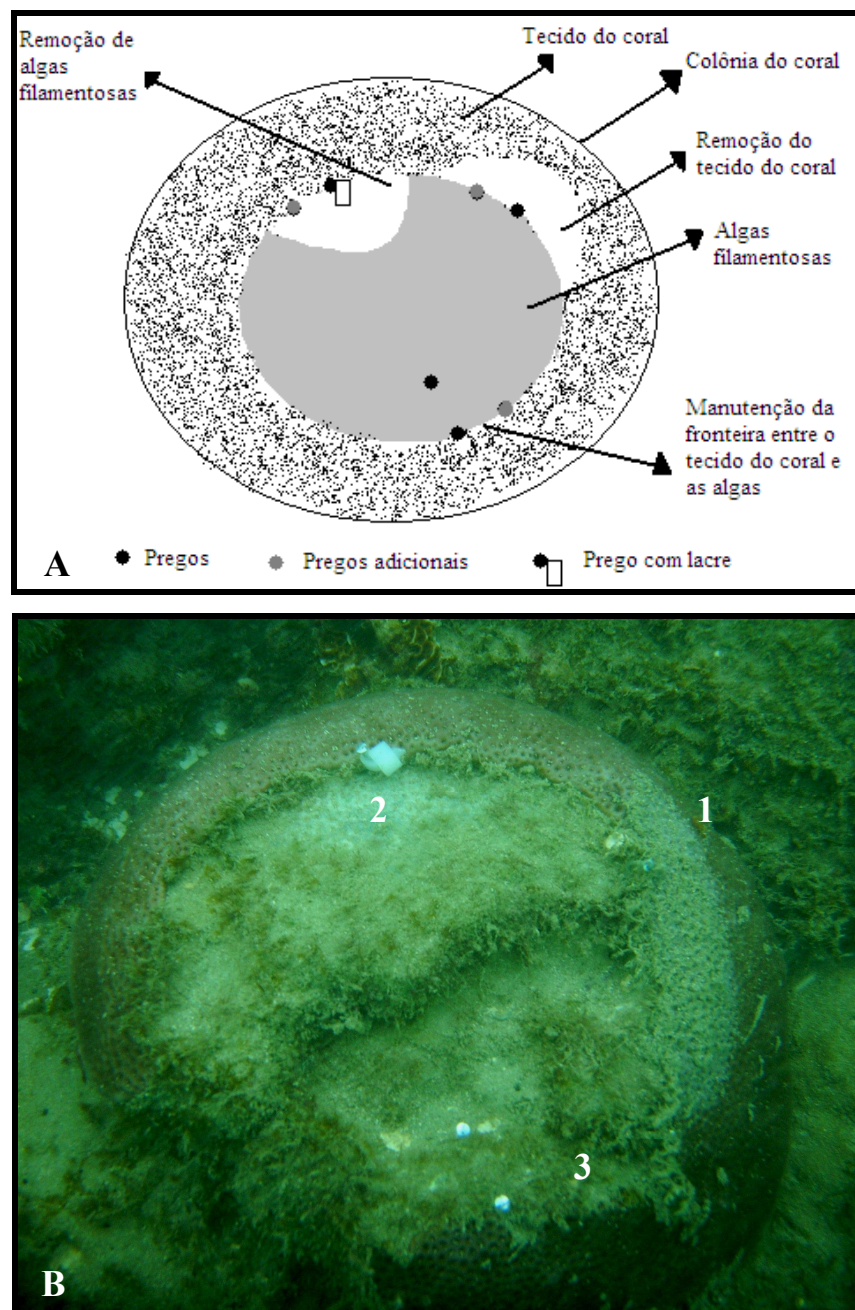


Figura 5. Níveis do fator contato direto. A) Esquema ilustrativo. B) Aplicados a uma colônia de *Siderastrea stellata*, fotografada no dia da instalação do experimento, 01 de outubro de 2009, no Banco Recifal das Caramuanas: 1) Ausência do contato direto com a remoção de tecido do coral; 2) Ausência do contato direto com a remoção das algas filamentosas; 3) Presença do contato direto representada por trechos intactos de contato direto. Tamanho da extremidade dos pregos= 0,4 cm. Foto: Amanda Ercília Nascimento.

2.7. Manutenção do experimento e coletas dos dados

A manutenção dos tratamentos de herbivoria e de contato direto foi realizada semanalmente. A manutenção das gaiolas consistiu em assegurar a fixação das mesmas no recife, a exclusão dos herbívoros para os tratamentos correspondentes com o reposicionamento das telas plásticas e escovação para retirada dos organismos incrustantes (Figura 6A). A manutenção dos tratamentos do contato direto foi realizada vistoriando-se a fixação dos pregos e, se necessário, recolocando os mesmos. Em seguida, era realizada a re-escovação com escova de nylon das algas filamentosas (Figura 6B) e do tecido do coral que se recuperavam nos tratamentos com remoção de algas e de tecido de coral, respectivamente. O intervalo de uma semana até a re-escovação seguinte nos tratamentos de remoção de algas foi adotado para permitir a atuação dos níveis de ausência e presença de herbivoria na recuperação das algas filamentosas. Para acessar as colônias dos tratamentos com ausência de herbivoria, um dos lados das gaiolas fechadas era aberto, cortando-se os lacres (Figura 6C). Após a manutenção, a gaiola era novamente fechada com a colocação de novos lacres.

Após cinco meses de instalação do experimento, no dia 05 de março de 2010, foram realizadas as medições com o auxílio de um paquímetro desde os pregos fixados no início do experimento nas antigas fronteiras naturais entre organismos até o limite do avanço ou retração das algas filamentosas e do tecido de *S. stellata*.

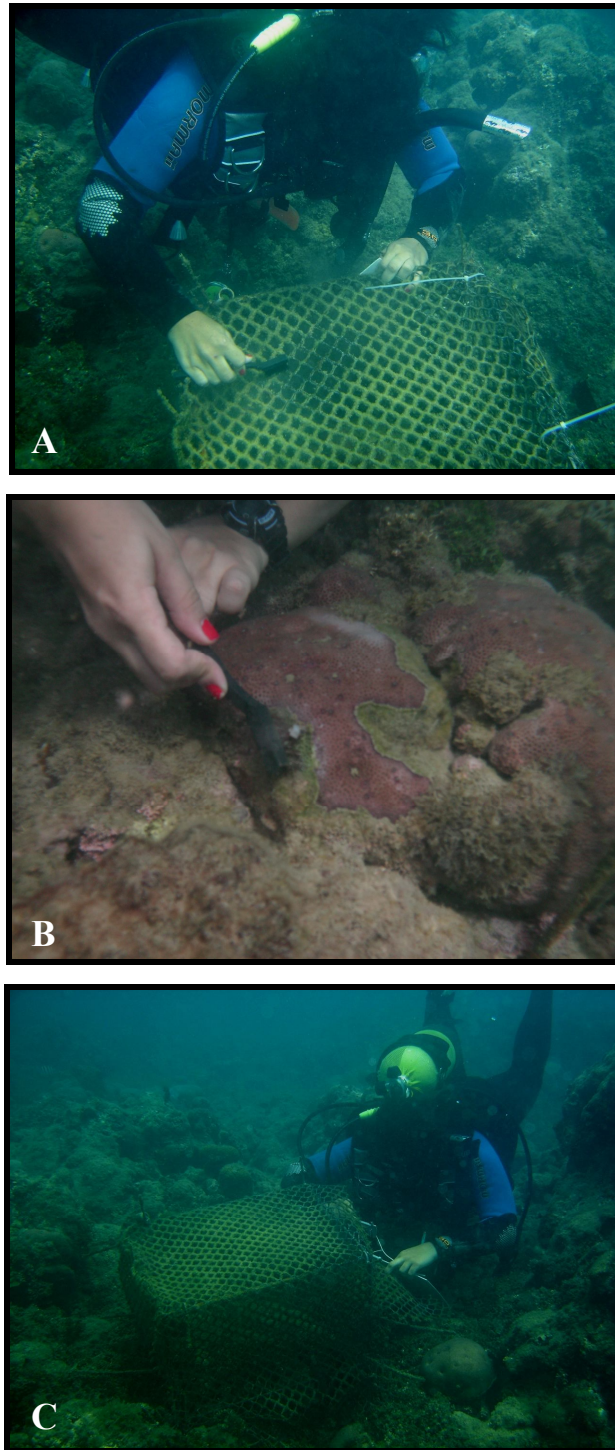


Figura 6. Manutenção ao longo do experimento no Banco Recifal das Caramuanas de outubro de 2009 a março de 2010. A) Escovação semanal das gaiolas para retirada dos organismos incrustantes. B) Manutenção dos tratamentos do contato direto entre o coral e as algas filamentosas. C) Acesso ao interior da gaiola fechada através da abertura de um dos lados para manutenção dos tratamentos de contato direto. Fotos: Ricardo de Miranda.

2.8. Análises estatísticas

Os dados foram testados quanto à normalidade dos dados (Teste de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0.05$), esfericidade ou homogeneidade das matrizes de covariância (Teste de Mauchly, $p < 0.05$) e homogeneidade das intercorrelações (Teste M de Box, $p > 0,01$). Para o último, Pallant (2001) recomenda a utilização de um nível de significância de 0,01 por possuir uma estatística de grande sensibilidade, o qual foi adotado. A Correção de Huynh-Feldt foi aplicada pelo não atendimento da esfericidade e pelo valor de ϵ ser maior que 0,75 (Girden, 1992). Utilizou-se um modelo linear misto SPANOVA (*Split-Plot ANOVA*) de dois fatores (ver Quinn e Keough, 2002) para comparar as medidas de retração (morte) do tecido do coral para testar a primeira hipótese e de avanço (crescimento) das algas filamentosas para testar a segunda hipótese entre os níveis de contato direto (fator fixo), entre os níveis de herbivoria (fator fixo) e sua interação. O nível de significância utilizado foi de 0,05, considerado razoável ao analisar os riscos teóricos de se incorrer nos erros dos tipos I e II. Desta forma, apesar do compartilhamento de dados para teste das duas hipóteses, optou-se por não ajustar o valor citado. Todos os procedimentos foram realizados no programa SPSS versão 11.5.

3. Resultados

3.1. Estrutura da comunidade bentônica e de peixes

O complexo *Siderastrea* foi majoritariamente dominante, representando 83,4% de todas as 228 colônias de corais registradas, sendo que 13,1% apresentaram mortalidade parcial e 5,8% estavam branqueadas. Este último percentual estava visivelmente aumentado ao final do experimento com todas as espécies decorais apresentando algum grau de branqueamento. Todas as 15 colônias utilizadas no experimento branquearam (Figura 7). *Halimeda* sp. apresentou o maior percentual de cobertura ($44,2 \pm 36,2$), seguida por outras calcárias articuladas ($30,0 \pm 0,3$) e pelas calcárias incrustantes ($8,5 \pm 13,3$). Algas filamentosas ($5,0 \pm 0,1$) e frondosas ($1,2 \pm 5,5$) foram relativamente pouco abundantes.

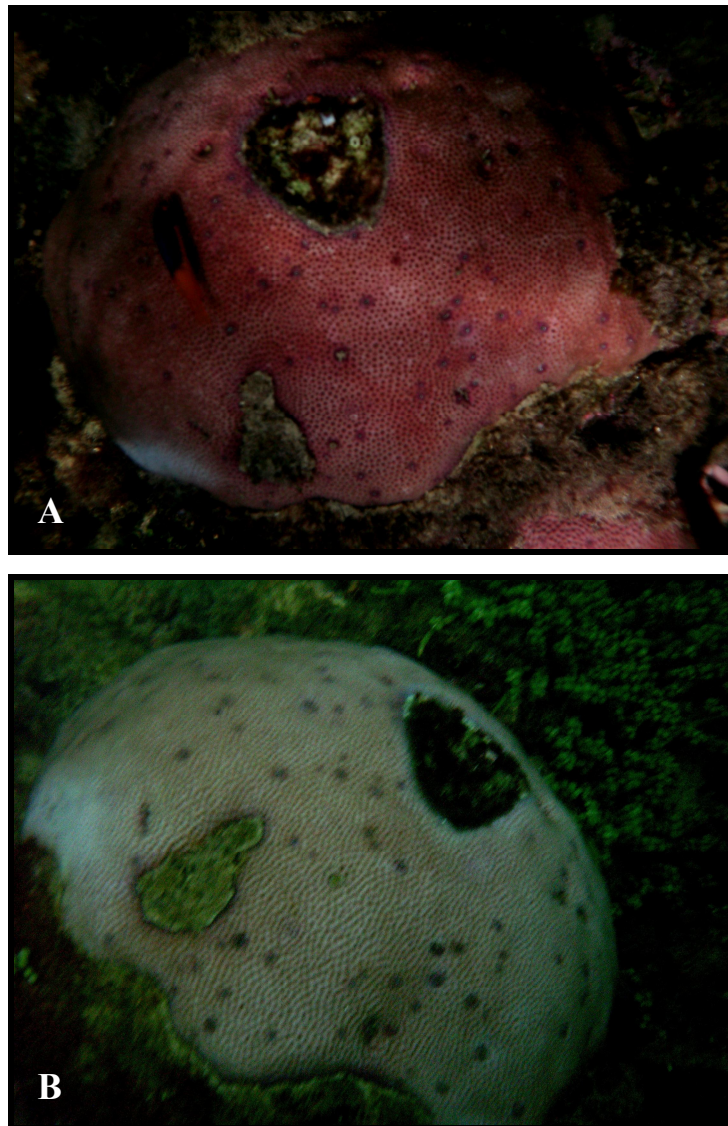


Figura 7. Uma das quinze colônias do coral *Siderastrea stellata* utilizadas no experimento realizado no Banco Recifal das Caramuanas: A) Saudável em novembro de 2009; B) Branqueada em março de 2010. Fotos: Carla Alecrim e Ricardo de Miranda.

Nenhum ouriço foi observado durante a avaliação, característica importante para a manutenção dos tratamentos de herbivoria durante o experimento, já que a contenção desses organismos pode ser mais difícil. Dessa maneira, a herbivoria manipulada no experimento em níveis de presença e ausência foi atribuída aos peixes.

Durante a avaliação, 35 espécies de peixes foram registradas ao longo dos transectos em banda e durante o *roving*. As espécies de herbívoros registradas estão listadas na Tabela 1. O peixe-donzela *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) apresentou a maior densidade entre os herbívoros. *Sparisoma axillare* (Steindachner, 1878) e *Sparisoma radians* (Valenciennes, 1840) foram os budiões mais representativos (Tabela 1).

Tabela 1. Densidade (média \pm desvio padrão) de peixes herbívoros registrados em 03/02/2010 no Banco Recifal das Caramuanas.

Espécie	Família	Densidade (N/60m²)
<i>Acanthurus bahianus</i> Castelnau, 1855	Acanthuridae	3,2 \pm 5,3
<i>Acanthurus chirurgus</i> (Bloch, 1787)	Acanthuridae	0,4 \pm 1,3
<i>Acanthurus coeruleus</i> Bloch e Schneider, 1801	Acanthuridae	0,8 \pm 1,4
<i>Stegastes fuscus</i> (Cuvier, 1830)	Pomacentridae	22,8 \pm 14,2
<i>Stegastes variabilis</i> (Castelnau, 1855)	Pomacentridae	5,9 \pm 3,7
<i>Scarus trispinosus</i> Valenciennes, 1840	Scaridae	1,5 \pm 1,9
<i>Scarus zelindae</i> Moura, Figueiredo e Sazima, 2001	Scaridae	1,9 \pm 2,0
<i>Sparisoma axillare</i> (Steindachner, 1878)	Scaridae	7,5 \pm 6,6
<i>Sparisoma frondosum</i> (Agassiz, 1831)	Scaridae	0,4 \pm 1,7
<i>Sparisoma radians</i> (Valenciennes, 1840)	Scaridae	5,9 \pm 4,9

A distribuição de densidade por classe de tamanho dos carnívoros (Blennidae, Chaetodontidae, Gobiidae, Haemulidae, Holocentridae, Labridae, Labrisomidae, Lutjanidae, Mullidae, Serranidae e Tetraodontidae) e dos herbívoros (Acanthuridae, Pomacentridae e Scaridae) demonstrou que a classe de comprimento mais frequente é a de 6-10 cm para ambas as categorias tróficas (Tabela 2). O tamanho dos carnívoros e os herbívoros ficaram concentrados nas primeiras classes de tamanho (Tabela 2).

Tabela 2. Distribuição de densidade (média \pm desvio padrão) por classe de tamanho dos peixes carnívoros (Chaetodontidae, Blennidae, Haemulidae, Holocentridae, Gobiidae, Labridae, Labrisomidae, Lutjanidae, Mullidae, Serranidae e Tetraodontidae) e herbívoros (Acanthuridae, Pomacentridae e Scaridae) registrados em 03/02/2010 no Banco Recifal das Caramuanas.

Classe de tamanho (cm)	Densidade (N/60m ²)	
	Carnívoros	Herbívoros
0-5	13,7 \pm 11,7	18,1 \pm 6,0
6-10	24,0 \pm 6,9	27,1 \pm 12,5
11-20	10,6 \pm 5,1	4,5 \pm 6,6
21-30	1,0 \pm 1,9	0,5 \pm 0,8
31-40	0	0
>40	0	0

3.2. Efeito da herbivoria e das algas filamentosas na mortalidade de *Siderastrea stellata*

No período estudado, não foi registrado crescimento do tecido do coral sobre nenhuma das fronteiras com as algas filamentosas e nos tratamentos onde essas estavam ausentes. Em algumas réplicas, as fronteiras iniciais não foram deslocadas, ou seja, também não houve avanço das algas. A medida mensurada para testar o efeito da herbivoria e do contato direto com as algas filamentosas em *Siderastrea stellata* foi de mortalidade do seu tecido.

Esta condição não diferiu significativamente entre os tratamentos sem gaiolas e com gaiolas semi-abertas (Tabela 3). Desta maneira, é possível afirmar que o artefato gaiola não atuou no experimento além da função de excluir os herbívoros. Contudo, a mortalidade do coral não foi afetada estatisticamente pela herbivoria (Tabela 3) e nem pelo contato direto com as algas, bem como na interação entre esses dois fatores (Tabela 4). Todavia, uma tendência marcante de aumento na mortalidade do coral foi observada nos tratamentos de interação de contato direto com algas e ausência de herbivoria. A média da mortalidade nesses tratamentos foi quase cinco vezes maior em relação à média dos valores apresentados pelos demais tratamentos com presença de algas (Figura 8).

Tabela 3. Parcial dos efeitos da herbivoria (fator interblocos) na mortalidade do coral *Siderastrea stellata*.

Fonte	Soma dos quadrados	Grau de liberdade	Variância	F	p
Intercepto	3,387	1	3,387	13,275	0,003
Herbivoria	0,622	2	0,311	1,219	0,330
Erro	3,061	12	0,255		

Tabela 4. Parcial dos efeitos do contato direto com algas filamentosas (fator intrablocos) na mortalidade do coral *Siderastrea stellata*.

Fonte	Soma dos quadrados	Grau de liberdade	Variância	F	p
Contato	5,333E-05	1	5,333E-05	0,001	0,980
Contato * Herbivoria	0,489	2	0,245	3,050	0,085
Erro(Contato)	0,962	12	0,080		

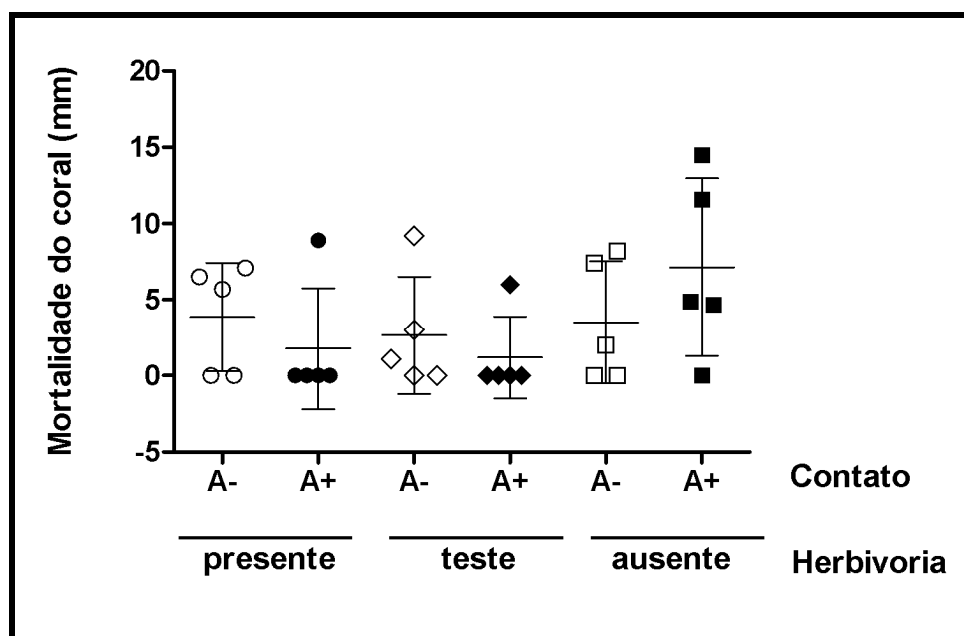


Figura 8. Média e desvio padrão da mortalidade do coral *Siderastrea stellata* em milímetros entre os diferentes tratamentos. A- = sem alga (contato ausente); A+ = com alga (contato presente).

3.3. Efeito da herbivoria e de *Siderastrea stellata* no crescimento das algas filamentosas

O crescimento das algas filamentosas também não diferiu significativamente entre os tratamentos sem gaiolas e com gaiolas semi-abertas (Tabela 5), confirmando a não atuação desse artefato como variável de confusão no experimento. Tal crescimento não sofreu influência significativa da herbivoria (Tabela 5) e do contato direto com *S. stellata*, assim como da interação entre esses fatores (Tabela 6). Porém, uma tendência de aumento no crescimento das algas foi observada para os dois tratamentos com ausência de herbivoria. A média dos valores apresentados por esses tratamentos foi duas vezes maior em relação à média geral de todos os tratamentos (Figura 9).

Tabela 5. Parcial dos efeitos da herbivoria (fator interblocos) no crescimento de algas filamentosas.

Fonte	Soma dos quadrados	Grau de liberdade	Variância	F	p
Intercepto	3,400	1	3,400	9,387	0,010
Herbivoria	1,230	2	0,615	1,698	0,224
Erro	4,347	12	0,362		

Tabela 6. Parcial dos efeitos do contato direto com o coral *Siderastrea stellata* (fator intrablocos) no crescimento de algas filamentosas.

Fonte	Soma dos quadrados	Grau de liberdade	Variância	F	p
Contato	1,333E-05	1	1,333E-05	0,000	0,987
Contato * Herbivoria	0,201	2	0,100	1,946	0,185
Erro(Contato)	0,619	12	0,052		

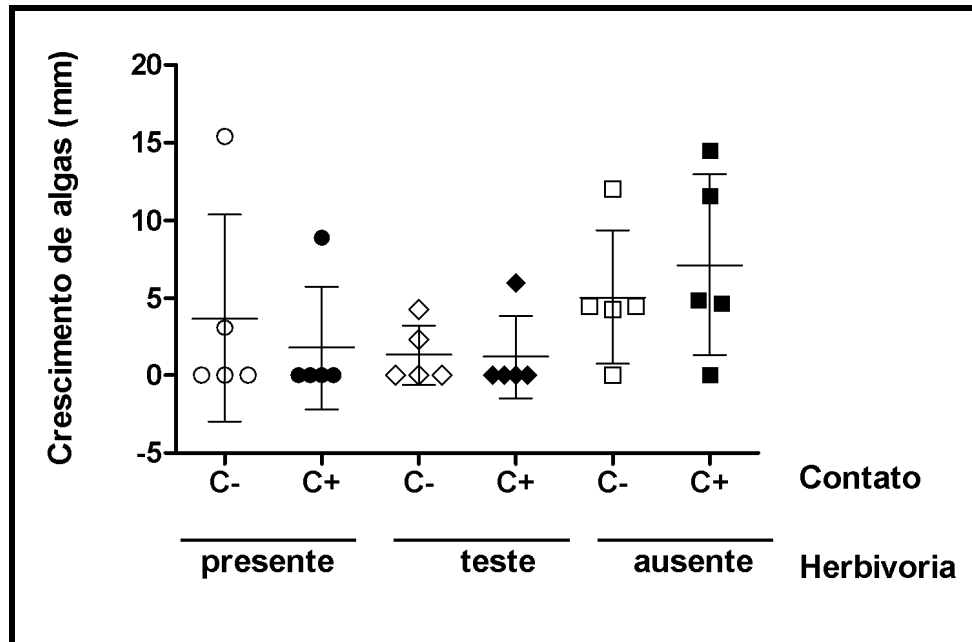


Figura 9. Média e desvio padrão do crescimento das algas filamentosas em milímetros entre os diferentes tratamentos. C- = sem tecido de coral (contato ausente); C+ = com tecido de coral (contato presente).

4. Discussão

O alto percentual de abundância do complexo *Siderastrea* (83,4%) foi também relatado por Cruz et al. (2009) para o Banco Recifal das Caramuanas. Em razão deste alto percentual, *Siderastrea* spp. estiveram mais frequentemente em contato com as algas do que outros corais. Treze por cento de suas colônias apresentavam mortalidade parcial, na maioria das vezes com esqueleto recoberto por algas filamentosas, situação utilizada como modelo no experimento. Do total de colônias de *Siderastrea* spp. relatado, 6% estavam branqueadas na data da avaliação. Contudo, esse percentual já era visivelmente maior no mês de março e todas as colônias utilizadas no experimento se encontravam branqueadas. É possível que essa situação tenha sido decorrente dos efeitos de um El Niño moderado a forte previsto pela *National Oceanic and Atmospheric Administration* (NOAA) para a transição de 2009 para 2010.

Desde 1993, vários eventos de branqueamento de corais foram reportados no Brasil e foram relacionados a anomalias de temperatura das águas superficiais do mar (Leão et al.,

2008). Um aumento relativamente pequeno da temperatura já pode provocar a ocorrência do branqueamento, devido a um desequilíbrio causado à relação simbiótica vital com microalgas fotossintetizantes (Fautin e Buddemeier, 2004). A incidência e a severidade do fenômeno de branqueamento podem provocar mudanças substanciais na estrutura das comunidades do ecossistema recifal, principalmente pelo acometimento das funções fisiológicas dos corais (Glynn, 1993; Brown, 1997). Desta forma, a ocorrência desses eventos pode funcionar como gatilho para mudanças de fase nos recifes (Diaz-Pulido et al., 2009).

No presente estudo, após os cinco meses de experimento, não houve crescimento do tecido de *S. stellata* em nenhuma das colônias. É possível que a mortalidade do tecido registrada em algumas dessas colônias tenha sido causada pela condição de fragilidade em virtude do branqueamento dos corais (Glynn, 1993; Brown, 1997), proporcionando o sucesso do crescimento das algas filamentosas. O sucesso na colonização de *S. stellata* no recife estudado e na costa do Brasil reforça a idéia dessa mortalidade como consequência do branqueamento verificado (Leão et al., 2003; Santos et al., 2004).

Contudo, houve a detecção de que a mortalidade dos corais não foi afetada significativamente pelos fatores testados (Tabelas 3 e 4). Em relação ao contato direto com as algas filamentosas, é possível que o intervalo semanal para re-escovação dos tratamentos de remoção de algas tenha sido suficiente para causar mortalidade do tecido dos corais. Uma vez que a presença de herbivoria não apresentou efeito, as algas podem ter se recuperado até atingirem o contato direto com o tecido do coral antes da re-escovação. Também existe a possibilidade de atuação das algas na mortalidade do coral à distância, através de alelopatia. Seja por uma razão ou por outra, uma tendência marcante de aumento da mortalidade do coral foi registrada nos tratamentos de interação entre contato preservado com as algas e ausência de herbivoria (Figura 8). Esse é mais um motivo, além da mortalidade do coral também nos tratamentos de remoção das algas, que aponta para a existência de competição das algas filamentosas com *S. stellata*, sendo as primeiras o competidor mais apto.

Em relação à comunidade de peixes, a riqueza específica (35 espécies) e a composição descritas (Tabela 1) apresentaram similaridades com a apresentada por Kikuchi et al. (2003) para os recifes rasos que bordejam a Ilha de Santa Bárbara no Parque Nacional

Marinho de Abrolhos, também do Estado da Bahia. Contudo, esses autores encontraram classe dominante de tamanho de 11 a 20 cm para carnívoros e herbívoros, com as demais classes também com registros, formando uma distribuição normal para os primeiros e desviada para os maiores tamanhos para os últimos. No presente estudo, houve maior concentração dos peixes na classe de tamanho de 6 a 10 cm (Tabela 2), bem como menores densidades de espécies registradas em relação ao estudo de Kikuchi et al. (2003). Esses achados são reflexos, dentre outros fatores, de um recife extremamente explorado pela pesca, ainda que artesanal, e exposto a outras ameaças, em contraposição a recifes de unidades de conservação (Mumby et al., 2006). Ainda assim, budiões da Família Scaridae estiveram relativamente bem representados e juntamente com os *Stegastes* spp. devem ser os principais herbívoros (Ferreira et al., 1998; Bonaldo e Bellwood, 2009), já que os ouriços não foram registrados para o local.

O crescimento das algas filamentosas, assim como para a mortalidade dos corais, também não diferiu estatisticamente entre os fatores (Tabelas 5 e 6). A observação de apenas uma tendência de diminuição do crescimento quando na presença da herbivoria (Figura 9) deve estar atrelada às características já descritas da comunidade de peixes encontrada na área de estudo. É provável que este recife esteja no limiar de manutenção da herbivoria. Sugere-se, então, que os planos de manejo das APAs em que o local de estudo está inserida, abordem essa problemática, através de um controle mais efetivo da pesca e/ou da criação de áreas intangíveis.

Siderastrea stellata não apresentou influência sobre o crescimento das algas filamentosas, possivelmente em razão da fragilidade proporcionada pelo branqueamento. Em condições de normalidade de saúde, os mecanismos competitivos e de defesa do coral juntamente com a atuação da herbivoria escassa devem agir e controlar o crescimento das algas filamentosas. McCook (2001), que mostrou através de experimentação que corais inibiram o crescimento de espécies de algas filamentosas e que o contrário não foi observado, apresentou a não ‘agressividade’ desse grupo na competição com corais como razão. Jompa e McCook (2003a), estudando os efeitos de duas espécies de algas filamentosas separadas e em conjunto sobre corais, interpretaram seus resultados à luz das propriedades das algas e suas habilidades em competir com os corais. Os autores encontraram variação nos resultados destas diferentes interações. O conjunto de algas

filamentosas e a espécie de alga verde não causaram danos consideráveis em relação ao efeito ocasionado pela alga vermelha, atribuído à alelopatia. A não ‘agressividade’ na competição com corais parece ser um padrão para o grupo funcional das algas filamentosas, com exceção de algumas algas que podem provocar alelopatia, principalmente as vermelhas (McCook, 2001; McCook et al., 2001; Jompa e McCook, 2003a, b; Titlyanov et al., 2007). Todavia, em situações atípicas de fragilidade dos corais, por exemplo, em razão do branqueamento, como discutido no presente estudo, esse grupo de algas pode obter vantagem na competição mesmo com uma espécie de coral considerada bastante resistente às condições abióticas adversas.

Em relação à resiliência dos recifes após impactos, Diaz-Pulido et al. (2009) retratam um exemplo interessante sobre a recuperação recente de um recife da Grande Barreira da Austrália. Após alta taxa de mortalidade decorrente de um evento de branqueamento, o recife se recuperou inesperadamente em menos de um ano sem o *input* de recrutas ou aumento de herbivoria. Os autores narram que a mortalidade foi sucedida por um *bloom* de uma macroalga considerada pouco palatável, colonizando os esqueletos dos corais. Os mecanismos envolvidos na recuperação foram altas taxas de regeneração e habilidade competitiva dos corais sobre a alga, um declínio sazonal da espécie de alga dominante e a efetividade da Área Marinha Protegida em que a observação foi feita. A ineficácia das APAs em que o recife abordado no presente estudo se encontra, poderá dificultar a sua recuperação caso venha a ser acometido por um evento extremo de mortalidade dos corais, como o narrado por Diaz-Pulido et al. (2009).

Os resultados deste estudo apontam para a importância da manutenção da herbivoria no controle das algas diante da previsão de eventos de branqueamento cada vez mais frequentes e severos, mesmo daquelas que não representariam competidores superiores sobre os corais em condições de normalidade. É importante que os resultados das interações entre corais e algas continuem a ser estudados sob condições de estresse. Este conhecimento pode propiciar previsões mais efetivas das consequências da dinâmica da interação entre corais e algas sob condições variadas no contexto atual de degradação dos recifes de coral.

5. Agradecimentos

A primeira autora é grata à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de uma Bolsa de Mestrado e R.K.P. Kikuchi e F.D. Amaral são gratos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas Bolsas de Produtividade e Pesquisa. Agradecemos aos integrantes do Grupo de Pesquisa Recifes de Corais e Mudanças globais pela valiosa ajuda no campo, ao Laboratório de Invertebrados Marinhos: Crustacea, Cnidaria e Fauna Associada e a N.M. Menezes pela confirmação da espécie *Siderastrea stellata* para as colônias utilizadas no experimento, a G.B.G Souza e M.A.A. Costa pelas elucidações sobre as análises estatísticas. A Fundação Boticário de Proteção à Natureza patrocinou este estudo (no. 0807_20082) e a Fundação de Apoio à Pesquisa e à Extensão (FAPEX) auxiliou nos trâmites burocráticos para obtenção do patrocínio.

6. Referências Bibliográficas

Addicott, J.F., 1974. Predation and prey community structure: an experimental study of the effect of mosquito larvae on the protozoan communities of pitcher plants. *Ecology* 55(3): 475-492.

Bahia. Decreto Nº 7.595, de 05 de junho de 1999. Cria a Área de Proteção Ambiental - APA da Baía de Todos os Santos e dá outras providências. Publicado no Diário Oficial do Estado em 09.06.99, Salvador, BA, Brasil. (disponível em: <http://www.meioambiente.ba.gov.br/DecretosUnidadesdeConservacao/Dec7595.pdf>).

Bellwood, D.R, Hughes, T.P., Folke, C., Nyström, M., 2004. Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429: 827-833.

Bonaldo, R.M., Bellwood, D.R., 2009. Dynamics of parrot fish grazing scars. *Mar. Biol.* 156: 771–777.

Bonaldo, R.M., Krajewski, J.P., Sazima, C., Sazima, I., 2006. Foraging activity and resource use by three parrot fish species at Fernando de Noronha Archipelago, tropical West Atlantic. *Mar. Biol.* 149: 423–433.

Brown, B.E., 1997. Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reefs* 16(2): 129-138.

- Bruno, J.F., Selig, E.R., 2007. Regional decline of coral cover in the Indo-Pacific: timing, extent, and subregional Comparisons. PLoS ONE 2(8): e711.
- Bruno, J.F., Sweatman, H., Precht, W.F., Selig, E.R., Schutte, V.G.W., 2009. Assessing evidence of phase shifts from coral to macroalgal dominance on coral reefs. Ecology 90(6): 1478–1484.
- Burkepile, D.E., Hay, M.E., 2010. Impact of herbivore identity on algal succession and coral growth on a Caribbean reef. PLoS ONE 5(1): e8963.
- Connell, J.H., 1961. Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. Ecol. Monogr. 31: 61-104.
- Côté, I.M, Gill, J.A., Gardner, T.A., Watkinson, A.R., 2005. Measuring coral reef decline through meta-analyses. Philos. Trans. R. Soc. Lond., B 360: 385–395.
- Cruz, I.C.S., Kikuchi, R.K.P., Leão, Z.M.A.N., 2009. Caracterização dos Recifes de Corais da Unidade de Conservação Baía de Todos os Santos para fins de manejo, Bahia, Brasil. JICZM 9: 16-36.
- Diaz-Pulido, G., McCook, L.J., Dove, S., Berkelmans, R., Roff, G., Kline, D.I., Weeks, S., Evans, R.D., Williamson, D.H., Hoegh-Guldberg, O., 2009. Doom and boom on a resilient reef: climate change, algal overgrowth and coral recovery. PLoS ONE 4(4): e5239.
- Done, T.J., 1992. Phase shift in coral reef communities and their ecological significance. Hydrobiologia 247: 121–132.
- Done, T.J., Ogden, J.C., Wiebe, W.J., Rosen, B.R., 1996. Biodiversity and ecosystem function of coral reefs. In: Mooney, J.H., Cushman, E., Medina, E., Sala, O. E., Schulze, E.D. (eds.), Functional roles of biodiversity: a global perspective. John Wiley and Sons, New York, pp. 393-429.
- Dutra, L.X.C., Kikuchi, R.K.P., Leão, Z.M.A.N., 2006. Todos os Santos Bay coral reef, Eastern Brazil, revisited after 40 years. In: International coral reef symposium, 10, Okinawa. Proceedings. Okinawa: International Society for Reef Studies (CD-ROM).
- Edmunds, P.J., Carpenter, R.C., 2001. Recovery of *Diadema antillarum* reduced macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. Proc. Natl. Acad. Sci. 98: 5067e5071.
- Fautin, D.G., Buddemeier, R.W., 2004. Adaptive bleaching: a general phenomenon. Hydrobiologia 530/531(1-3): 459-467.

- Ferreira, B.P., Maida, M., Castro, C.B., Pires, D.O., D'Amico, T.M., Prates, A.P.L., Marx, D., 2006. The status of coral reefs in Brazil. In: International coral reef symposium, 10, Okinawa. Proceedings. Okinawa: International Society for Reef Studies (CD-ROM).
- Ferreira, C.E.L., Gonçalves, J.E.A., Coutinho, R., Peret, A.C., 1998. Herbivory by the dusky damselfish *Stegastes fuscus* (Cuvier, 1830) in a tropical rocky shore: effects on the benthic community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 229: 241-264.
- Ferreira, C.E.L., Gonçalves, J.E.A., 2006. Community structure and diet of roving herbivorous reef fishes in the Abrolhos Archipelago, South-western Atlantic. *J. Fish Biol.* 69: 1533–1551.
- Figueiredo, M.A.O., Horta, P.A., Pedrini, A.G., Nunes, J.M.C., 2008. Benthic marine algae of the coral reefs of Brazil: a literature review. *Oecol. Bras.* 12(2): 258-269.
- Fisher, R.A., 1925. *Statistical Methods for Research Workers*. Edinburgh: Oliver and Boyd. 239p.
- Floeter, S.R., Gasparini, J.L., 2000. The southwestern Atlantic reef fish fauna: composition and zoogeographic patterns. *J. Fish Biol.* 56(5): 1115-1128.
- Forsman, Z.H., Guzman, H.M., Chen, C.A., Fox, G.E., Wellington, G.M., 2005. An ITS region phylogeny of *Siderastrea* (Cnidaria: Anthozoa): is *S. glynni* endangered or introduced? *Coral Reefs* 24: 343–347.
- Francini-Filho, R.B., Moura, R.L., Ferreira, C.M., Coni, E.O.C., 2008. Live coral predation by parrotfishes (Perciformes: Scaridae) in the Abrolhos Bank, eastern Brazil, with comments on the classification of species into functional groups. *Neotrop. ichthyol.* 6(2): 191-200.
- Girden, E.R., 1992. *ANOVA: repeated measures*. Sage University Papers Series on Quantitative Applications in the Social Sciences, 84. Thousand Oaks, CA: Sage.
- Glynn, P.W., 1993. Coral reef bleaching: ecological perspective. *Coral Reefs* 12(1): 1-17.
- Goreau, T.J., 1992. Bleaching and reef community change in Jamaica: 1951-1991. *Am. Zool.* 32: 683-685.
- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2008. A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* 319: 948-952.

- Hixon, M.A., 1997. The effects of reef fishes on corals and algae. In: Birkeland, C. (Ed.), *Life and death of coral reefs*. Chapman and Hall, New York, pp. 230-248.
- Hughes, T. 1994. Catastrophes, phase shifts and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265: 1547–1551.
- Hughes, T. 1996. Demographic approaches to community dynamics: a coral reef example. *Ecology* 77: 2256-2260.
- Hughes, T.P., Baird, A.H., Bellwood, D.R., Card, M., Connolly, S.R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J.B.C., Kleypas, J., Lough, J.M., Marshall, P., Nyström, M., Palumbi, S.R., Pandolfi, J.M., Rosen, B., Roughgarden, J., 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301: 929-933.
- Hughes, T.P., Rodrigues, M.J., Bellwood, D.R., Ceccarelli, D., Hoegh-Guldberg, O., McCook, L., Moltschaniwskyi, N., Pratchett, M.S., Steneck, R.S., Willis, B., 2007. Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Curr. Biol.* 17(4): 360-365.
- Humann, P., Deloach, N., 2002a. Reef coral identification: Florida, Caribbean, Bahamas. Third Edition. New World Publications. Jacksonville. 272p.
- Humann, P., Deloach, N., 2002b. Reef fish identification: Florida, Caribbean, Bahamas. Third Edition. New World Publications. Jacksonville. 512p.
- Idjadi, J.A., Lee, S.C., Bruno, J.F., Precht, W.F., Allen-Requa, L., Edmunds, P.J., 2006. Rapid phase-shift reversal on a Jamaican coral reef. *Coral Reefs* 25: 209–211.
- Jackson, J.B.C., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.A., Hughes, T.P., Kidwell, S., Lange, C.B., Lenihan, H.S., Pandolfi, J.M., Peterson, C.H., Steneck, R.S., Tegner, M.J., Warner, R.R., 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293: 629-637.
- Jompa, J., McCook, L.J., 2002. Effects of competition and herbivory on interactions between a hard coral and a brown alga. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 271: 25-39.
- Jompa, J., McCook, L.J., 2003a. Coral–algal competition: macroalgae with different properties have different effects on corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 258: 87–95.

- Jompa, J., McCook, L.J., 2003b. Contrasting effects of turf algae on corals: massive *Porites* spp. are unaffected by mixed species turfs, but killed by the red alga *Anotrichium tenue*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 258: 79–86.
- Kikuchi, R.K.P., Leão, Z.M.A.N., Sampaio, C.L.S., Telles, M.D., 2003. Rapid assessment of the Abrolhos Reefs, eastern Brazil (Part 2: fish communities). Atoll Res. Bull. 496: 189-204.
- Kramer, P.R., Lang, J.C., 2003. The Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) Protocols: former version 2.2. Atoll Res. Bull. 496: 611-624.
- Laborel, J.L., 1969. Les cotes de l'état de Bahia et les Abrolhos. In: Laborel, J.L. Les peuplements de madréporaires des côtes tropicales du Brésil. Annales de l'Université D'Abidjan Serie E- II, Abidjan (3): 116-142.
- Leão, Z.M.A.N., Kikuchi, R.K.P., 2005. A relic coral fauna threatened by global changes and human activities, Eastern Brazil. Mar. Pollut. Bull. 51(5-7): 599-611.
- Leão, Z.M.A.N., Kikuchi, R.K.P., Oliveira, M.D.M., 2008. Branqueamento de corais nos recifes da Bahia e sua relação com eventos de anomalias térmicas nas águas superficiais do oceano. Biota Neotrop. 8(3): 69-83.
- Leão, Z.M.A.N., Kikuchi, R.K.P., Testa, V., 2003. Corals and coral reefs of Brazil. In: Cortés, J. (Ed.), Latin American coral reefs. Elsevier, Amsterdam, pp. 9-52.
- Ledlie, M.H., Graham, N.A.J., Bythell, J.C., Wilson, S.K., Jennings, S., Polunin, N.V.C., Hardcastle, J., 2007. Phase shifts and the role of herbivory in the resilience of coral reefs. Coral Reefs 26: 641–653.
- Liddell, W.D., Ohlhorst, S.L., 1986. Changes in benthic community composition following the mass mortality of *Diadema* at Jamaica. Journal J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 95: 271-278.
- Lirman, D., 2001. Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. Coral Reefs 19: 392–399.
- Littler, D.S., Littler, M.M., 1997. Epizoic red alga allelopathic (?) to a Caribbean coral. Coral Reefs 16: 168.
- Littler, M.M., Littler, D.S., 1999. Epithallus sloughing: a self-cleaning mechanism for coralline algae. Coral Reefs 18: 204.

- McManus, J.W., Polsenberg, J.F., 2004. Coral–algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects. *Prog. Oceanogr.* 60: 263–279.
- McCook, L.J., 2001. Competition between coral and algal turfs along a gradient of terrestrial runoff in the nearshore central Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 19: 400-417.
- McCook, L.J., Jompa, J., Diaz-Pulido, G., 2001. Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs* 19: 400-417.
- Micheli, F., Halpern, B.S., 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecol. Lett.* 8: 391-400.
- Miller, M.W., Hay, M.E., 1998. Effects of fish predation and seaweed competition on the survival and growth of corals. *Oecologia* 113: 231-238.
- MMA, 2006. Programa REVIZEE: avaliação do potencial sustentável de recursos vivos na zona econômica exclusiva: relatório executivo/MMA, Secretaria de Qualidade Ambiental – Brasília. 280p.
- Moura, R.L., Sazima, I., 2002. Species richness and endemism levels of the Southwestern Atlantic reef fish fauna. In: International coral reef symposium, 10, Okinawa. Proceedings. Okinawa: International Society for Reef Studies (CD-ROM).
- Mumby, P.J., 2009. Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs* 28: 761–773.
- Mumby, P.J., Dahlgren, C.P., Harborne, A.R., Kappel, C.V., Micheli, F., Brumbaugh, D.R., Holmes, K.E., Mendes, J.M., Broad, K., Sanchirico, J.N., Buch, K., Box, S., Stoffle, R.W., Gill, A.B., 2006. Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science* 311: 98–101.
- Neves, E. G. 2004. Complexo *Siderastrea*: espécies distintas? Significado da variabilidade do gênero *Siderastrea* de Blainville, 1830 (Anthozoa, Scleractinia) no Brasil. 458 f. Tese de Doutorado - Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Neves, E.G., Andrade, S.C.S., Silveira, F.L., Solferini, V.N., 2008. Genetic variation and population structuring in two brooding coral species (*Siderastrea stellata* and *Siderastrea radians*) from Brazil. *Genetica* 132(3): 243-254.
- Neves, E.G., Johnsson, R., Sampaio, C., Pichon, M., 2006. The occurrence of *Scolymia cubensis* in Brazil: revising the problem of the Caribbean solitary mussids. *Zootaxa* 1366: 45-54.

- Norström, A.V., Nyström, M., Lokrantz, J., Folke, C., 2009. Alternative states on coral reefs: beyond coral–macroalgal phase shifts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 376: 295–306.
- Paine, R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100: 65-75.
- Paddack, M.J., Cowen, R.K., Sponaugle, S., 2006. Grazing pressure of herbivorous coral reef fishes on coral reefs. *Coral Reefs* 25: 461–472.
- Pallant, J., 2001. SPSS survival manual. A step by step guide to data analysis using SPSS for Windows. (Versions 10 and 11). Open University Press, Buckingham.
- Pandolfi, J.M., Bradbury, R.H., Sala, E., Hughes, T.P., Bjorndal, K.A., Cooke, R.G., Mcardle, D., McClenachan, L., Newman, M.J.H., Paredes, G., Warner, R.R., Jackson, J.B.C., 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science* 301: 955-958.
- Quinn, G.P., Keough, M.J., 2002. Split-plot and repeated measures designs: partly nested analyses of variance. In: Quinn, G.P., Keough, M.J. (eds.), *Experimental design and data analysis for biologists*. UK Cambridge University Press, Cambridge, pp. 301-338.
- Ramos, C.A.C., Amaral, F.M.D., Kikuchi, R.K.P., Chaves, E.M., Melo, G.R., 2010. Quantification of reef benthos communities and variability inherent to the video transect method. *Environ. Monit. Assess.* 162(1):95-101.
- River, G.F., Edmunds, P.J., 2001. Mechanisms of interaction between macroalgae and scleractinians on a coral reef in Jamaica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 26: 159–172.
- Rogers, C.S., Garrison, V., Grober-Dunsmore, R., 1997. A fish story about hurricanes and herbivory: seven years of research on a reef in St. John, US Virgin Islands. In: *International coral reef symposium, 8, Panama. Proceedings*. Panama: International Society for Reef Studies. Pp. 555-560.
- Rogers, C.S., Miller, J., 2006. Permanent 'phase shifts' or reversible declines in coral cover? Lack of recovery of two coral reefs in St. John, US Virgin Islands. *Mar. Ecol.* 306: 103-114.
- Santos, M.G., Amaral, F.M.D., Sá, F.B., Lima, M.G.A., 2004. Morphological variation of *Montastrea cavernosa* and *Siderastrea stellata* (Cnidaria: Scleractinia) from the states of Maranhão, Paraíba and Pernambuco, Brasil. *Biol. Geral Exp.* 5(1): 5-11.
- Schutte, V.G.W., Selig, E.R., Bruno, J.F., 2010. Regional spatio-temporal trends in Caribbean coral reef benthic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 402: 115–122.

- Sebens, K.P., Johnson, A.S., 1991. The effect of water movement on prey capture and distribution of reef corals. *Hydrobiologia* 226: 91–101.
- Smith, J.E., Shaw, M., Edwards, R.A., Obura, D., Pantos, O., Sala, E., Sandin, S.A., Smriga, S., Hatay, M., Rohwer, F.L., 2006. Indirect effects of algae on coral: algae-mediated microbe-induced coral mortality. *Ecol. Lett.* 9: 835-845.
- Stachowicz, J.J., Hay, M.E., 1999. Mutualism and coral persistence: the role of herbivore resistance to algal chemical defense. *Ecology* 80: 2085-2101.
- Stimson, J., Conklin, E., 2008. Potential reversal of a phase shift: the rapid decrease in the cover of the invasive green macroalga *Dictyosphaeria cavernosa* Forsskål on coral reefs in Kāneʻohe Bay, Oahu, Hawai‘i. 2008. *Coral Reefs* 27:717–726.
- Tanner, J.E., 1995. Competition between scleractinian corals and macroalgae: an experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 190: 151-168.
- Titlyanov, E.A., Titlyanova, T.V., 2008. Coral–Algal Competition on Damaged Reefs. *Russ. J. Mar. Biol.* 34(4): 199–219.
- Titlyanov, E.A., Yakovleva I.M., Titlyanova T.V., 2007. Interaction between benthic algae (*Lyngbya bouillonii*, *Dictyota dichotoma*) and scleractinian coral *Porites lutea* in direct contact. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 342: 282–291.
- Vera Cruz. Lei Nº 467/97, 20 de outubro de 1997. Cria no Município de Vera Cruz, a Área de Proteção Ambiental do Recife das Pinaúnas e dá outras providências. Publicada no Diário Oficial do Município em 20.10.97, Vera Cruz, BA, Brasil.
- Wilson, S.K., Bellwood, D.R., Choat, J.H., Furnas, M.J., 2003. Detritus in the epilithic algal matrix and its use by coral reef fishes. *Oceanogr. Mar. Biol., Annu. Rev.* 41:279–309.