

ROSANA MOREIRA DA ROCHA 582/n/n

COMUNIDADE INCRUSTANTE EM SUBSTRATO DURO NÃO ESTABILIZADO
NA ZONA ENTREMARÊS (SÃO SEBASTIÃO, SP)

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual
de Campinas para obtenção do título de
Doutor em Ciências Biológicas - Ecologia.

Orientadora: Prof. Dra. A. Cecília Z. Amaral

Amaral, A. Cecília Z. (Antônia
Cecília Z.) f

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)

Rosana Moreira da Rocha

e aprovada pela Comissão Julgadora 23/8/93

Antônia Cecília Z. Amaral

CONTEÚDO

AGRADECIMENTOS.....	3
RESUMO.....	6
SUMMARY.....	8
INTRODUÇÃO.....	10
LOCAL DE ESTUDO.....	19
MATERIAL E MÉTODOS.....	20
1. Período de Estudo.....	20
2. Variáveis Ambientais.....	21
2.1. Temperatura e Salinidade.....	21
2.2. Hidrodinamismo.....	21
2.3. Capacidade de Abrasão da Areia.....	22
2.4. Heterogeneidade Ambiental.....	23
2.5. Horário das Marés.....	24
2.6. Tamanho das Pedras.....	24
2.7. Porosidade das Pedras.....	25
2.8. Deslocamento e Rolamento das Pedras.....	26
3. Amostragem da Comunidade.....	27
4. Experimentos.....	29
4.1. Estabilização das Pedras.....	29
4.2. Recrutamento.....	30
4.3. Transposição das Pedras.....	32
RESULTADOS.....	34
1. Condições Ambientais.....	34
1.1. Temperatura e Salinidade.....	34
1.2. Hidrodinamismo.....	35
1.3. Porosidade das Pedras e Abrasão.....	35
1.4. Heterogeneidade Ambiental.....	35
1.5. Horário das Marés.....	36
1.6. Distância de Deslocamento das Pedras.....	37
1.7. Taxa e Frequência de Rolamento das Pedras.....	38
2. Comunidade.....	38
2.1. Composição Específica.....	38
2.2. Ocorrência das Espécies.....	48
2.3. Porcentagem de Cobertura.....	51
2.4. Associação entre Espécies.....	57
2.5. Diversidade.....	59
2.6. Dominância.....	61
2.7. Curva Espécie-Área.....	62
2.8. Organismos Vágeis.....	63
3. Experimentos.....	64
3.1. Estabilização das Pedras.....	64
3.2. Recrutamento.....	66
3.3. Transposição das Pedras.....	67
DISCUSSÃO.....	70
CONCLUSÕES.....	93
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	97

AGRADECIMENTOS

Como não poderia deixar de ser, esta tese é o resultado do trabalho de inúmeras pessoas às quais gostaria de agradecer o esforço e o tempo dedicados. Cito nominalmente algumas destas pessoas e, como o espaço é restrito, espero que aqueles não incluídos nesta lista não se sintam injustiçados e tenham a certeza de que reconheço a importância e agradeço todas as colaborações que recebi.

Dra. A. Cecília Z. Amaral mostrou uma enorme confiança no meu trabalho, ao aceitar orientar-me, mesmo que o tema desta tese não estivesse diretamente ligado à sua linha de pesquisa. Esta confiança foi fundamental em diversas etapas do trabalho, quando meu ânimo esteve em baixa. A sua postura enquanto pesquisadora e docente também tem-me servido de exemplo, orientando a minha formação profissional, pelo quê só tenho a agradecê-la.

Dr. Sérgio de Almeida Rodrigues tem sido um estimulador constante do meu trabalho e seu entusiasmo pelas ascídias me contagiou totalmente. A ele agradeço a ajuda para conseguir o estágio no Museu de História Natural de Paris e ter-me colocado em contato com um campo de trabalho novo no Brasil e extremamente interessante.

Dra. Fosca Pedini Pereira Leite acompanhou grande parte deste trabalho e de outras atividades que realizei neste período, em longas conversas, nas inúmeras viagens que fizemos juntas entre São Paulo e Campinas, fornecendo apoio e conselhos valiosos.

MSc. Paulo de Marco Jr. foi responsável pela minha entrada no mundo dos computadores; seu entusiasmo por eles e a inestimável ajuda com os "pepinos" estatísticos, criados pela quantidade de dados e pela enorme variabilidade da natureza, foram fundamentais

para a obtenção dos resultados aqui apresentados. Ao Paulo e à Priscila ainda devo muito pela hospitalidade com que me receberam várias vezes em sua casa e pela amizade que daí resultou.

Msc. Eduardo Hajdu e Dr. Guilherme Muricy da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Dra. Solange Peixinho da Universidade Federal da Bahia, Dra. Beatriz Motte do Museu de História Natural da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul foram responsáveis pela árdua tarefa de identificar os Porifera.

Dr. Alvaro E. Migotto do Centro de Biologia Marinha da Universidade de São Paulo identificou os Hydrozoa e sempre me acolheu muito bem no CEBIMar, fornecendo todo apoio necessário no laboratório.

Dra. Cecília Amaral do Departamento de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas identificou os Polychaeta.

Msc. Fábio Costa identificou os Gastropoda e Dra. Sonia Lopes do Departamento de Zoologia da Universidade de São Paulo identificou os Bivalvia.

Dr. Gustavo Augusto S. de Melo do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo identificou os Decapoda.

Srta. Izabel Cristina Arantes identificou os Anomura Paguridea

Dra. Françoise Monniot e Dr. Claude Monniot do Museum National d'Histoire Naturelle, Paris gentilmente me receberam para um estágio de 3 meses em seu laboratório, onde me auxiliaram na identificação dos Ascidiacea e me ensinaram toda a metodologia de trabalho desenvolvida por eles. Esta experiência foi crucial para a continuidade do meu trabalho com este grupo.

Dr. Jean-Loup d'Hondt do Museum National d'Histoire Naturelle, Paris também me recebeu muito gentilmente por um mês em seu labora-

tório, me auxiliou na identificação dos Bryozoa e me introduziu no estudo da sistemática deste grupo.

O Departamento de Zoologia do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas ofereceu-me local de trabalho e o uso dos computadores.

O Departamento de Ecologia Geral da Universidade de São Paulo, na pessoa da Dra. Gisela Shimizu, colocou-me à disposição a sala de microscopia para triagem e identificação do material coletado.

O Centro de Biologia Marinha da USP - CEBIMar, na pessoa de seu diretor, Dr. João Lunetta, e seus funcionários ofereceu-me excelente acolhida nos períodos em que lá estive para desenvolver o trabalho de campo e forneceu o apoio logístico necessário: hospedagem, alimentação, fabricação de instrumentos de amostragem e coleta, transporte aos locais de coleta, empréstimo de material, etc...

O CNPq forneceu uma bolsa de estudos para a realização deste trabalho e a CAPES, através do Programa de Doutorado com Estágio no Exterior, forneceu a passagem aérea e bolsa de estudos para o estágio realizado na França.

RESUMO

Em São Sebastião, litoral norte do Estado de São Paulo, foram monitorados dois ambientes de pedras soltas em costões rochosos, Praia Grande e Ponta do Baleeiro, mensalmente ao longo de 1990 e 1991. Durante as visitas, procedeu-se à caracterização do meio ambiente: temperatura e salinidade da água, hidrodinamismo, capacidade de abrasão da areia e heterogeneidade ambiental. As pedras foram caracterizadas quanto à área da face inferior (pequenas: 20-30 cm² e grandes: 160-220 cm²), posição (nível médio ou inferior da zona entremarés), porosidade e taxa de perturbação causada por ondas (deslocamento e rolamento). Dez pedras de cada tamanho, em cada um dos dois estratos nos dois costões, foram marcadas para avaliação da composição específica e porcentagem de cobertura da comunidade.

O hidrodinamismo foi ligeiramente maior na Praia Grande, assim como a distância de deslocamento das pedras; porosidade e capacidade de abrasão da areia foram iguais nos dois costões. Pedras pequenas se deslocaram e rolaram mais que as grandes, independentemente no estrato em que estavam localizadas.

As comunidades incrustantes sob pedras soltas na zona entremarés constituem-se principalmente por organismos sésseis coloniais (Bryozoa, Ascidiacea, Porifera, Cnidaria) ou solitários (Polychaeta e Bivalvia). Todos os grupos, com exceção dos serpulídeos (Polychaeta), apresentaram maior porcentagem de cobertura nos estratos inferiores e nas pedras grandes. A abundância de Ascidiacea e Serpulidae foi semelhante nos dois costões, Bryozoa e Porifera foram mais abundantes na Ponta do Baleeiro e Bivalvia na Praia Grande.

A diversidade foi maior na Ponta do Baleeiro, nos estratos

inferiores e em pedras grandes dos dois costões. A observação do recrutamento em placas de cerâmica mostrou que este é mais intenso no estrato inferior e em pedras que ficam apoiadas sobre outras pedras. A estabilização experimental de pedras pequenas levou à ligeira elevação da diversidade, mostrando que o fator movimentação da pedra pode ser importante na estruturação destas comunidades. A transposição de pedras entre costões e entre estratos resultou em comunidades mais semelhantes àquelas do local-destino, indicando a importância do microambiente. A característica mais importante do microambiente foi a sua posição em relação à altura das marés, sendo os locais por mais tempo expostos em maré baixa, menos diversos e com menor abundância das espécies.

Conclui-se que esta comunidade é muito influenciada pelas condições abióticas. A origem da variabilidade de associações de espécies sob cada pedra está no carácter estocástico do recrutamento, incrementado pela heterogeneidade de microambientes encontrados sob as pedras. A localização da pedra em relação ao nível da maré condiciona a intensidade do recrutamento e, por consequência, seu efeito diversificador. A perturbação causada por ondas é responsável pela redução de diversidade nas pedras pequenas. A grande quantidade de rocha nua indica a pouca importância de competição por espaço.

Esta comunidade se aproxima mais do conceito de Gleason, como uma coleção de espécies com necessidades ecológicas semelhantes, sem um alto grau de integração entre elas. Entretanto, somente uma parcela da comunidade foi estudada e outros níveis de interação poderiam ser encontrados com o estudo da fase larval planctônica das espécies envolvidas e da influência da perturbação biótica.

SUMMARY

In São Sebastião, northern coast of São Paulo State, two boulder fields (Praia Grande and Ponta do Baleeiro) were monitored monthly during 1990 and 1991. Characterization of environmental conditions was performed. The following parameters were studied: water temperature and salinity, hydrodynamics, abrasion power of sand and habitat heterogeneity.

The boulder features studied were: underside area (small - 20-30 cm² and large - 160-220 cm²), location (medium or low intertidal), porosity and the intensity of disturbance caused by waves (displacement and overturning). Ten boulders of each size, on both tide levels and rocky shores were permanently labeled and the specific composition and percentage cover of community evaluated.

Hydrodynamics was higher in Praia Grande as well as the distance boulders were dislodged; boulder porosity and sand abrasion were similar in both rocky shores. Small rocks were displaced and overturned more frequently than large ones, regardless of the tide level they were placed.

Encrusting communities under the boulders were composed mainly by sessile organisms either compound (Bryozoa, Ascidiacea, Porifera, Cnidaria) or simple (Polychaeta e Bivalvia). All groups, except by serpulids, had higher percentage cover in the low intertide and on large boulders. Abundances of Ascidiacea and Serpulidea were similar in both shores, Bryozoa and Porifera were more abundant in Ponta do Baleeiro and Bivalvia in Praia Grande.

Diversity was higher in Ponta do Baleeiro, in the low intertide, and on large boulders in both shores. Recruitment on

ceramic plates was more intensive in the low intertide and when they were lying on other boulders. Experimental stabilization of the small boulders slightly increased diversity, indicating that the displacement of boulders is important in structuring the community. The experimental transport of boulders between shores and tide levels resulted in communities more similar to the ones in the new location, showing the importance of microenvironment. The most important feature of the microenvironment was its position in relation to the tide level, the places longer emerged were less diverse with less abundant species.

The general conclusion is that this community is highly influenced by the abiotic environment. The origin of high variability in the species assemblages from boulder to boulder can be found in the stochastic aspect of recruitment increased by microhabitat heterogeneity under the boulders. Location of the boulder in relation to the tide level determines recruitment intensity and, consequently, controls its diversifying effect. Disturbing caused by waves reduces diversity on small boulders. The high amount of bare space is an evidence of little influence of competitive interactions for space in this community.

This community conforms best to the Gleasonian concept of communities, as an assembly of species with similar ecological requirements and loose interactions between them. Nevertheless, only the adult component of the community was studied and, perhaps, higher levels of species integration could be found studying the planktonic larval phase of the species and the biotic interactions with the vagile organisms.

INTRODUÇÃO

A discussão do conceito de comunidade tem levado à realização de diversos debates e simpósios (Cody & Diamond 1975, Strong *et al.* 1984, Diamond & Case 1986, Gee & Giller 1987, Roughgarden *et al.* 1989), nos quais fica evidente a dificuldade em encontrar um corpo teórico globalmente aceito para caracterizar as diversas comunidades encontradas na natureza.

Uma das polêmicas mais antigas está na ênfase dada ora ao aspecto organizacional, ora ao de localização para o conjunto de indivíduos que constituem a comunidade (Southwood 1987). Defendendo o primeiro aspecto, F. E. Clements* e A. G. Tansley* consideravam a comunidade como um superorganismo de subunidades integradas, com uma evolução e propriedades emergentes características deste nível de organização (Krebs 1972). Do outro lado, H. A. Gleason* acreditava que as comunidades não passavam de uma coleção de populações com necessidades ambientais semelhantes e que, portanto, as comunidades seriam delimitadas para conveniência do observador e não constituíam uma unidade fundamental da natureza (Krebs 1972).

Apesar dos estudos que se realizaram em várias comunidades desde então, mostrarem que muitas delas são realmente estruturadas por coleções previsíveis de espécies, associadas através de determinadas regras, as diferentes comunidades se encaixam ao longo de

* Trabalhos clássicos citados nas revisões sobre o estudo de comunidades ecológicas, mencionadas acima.

um eixo "Clements-Gleason", no que diz respeito ao seu grau de organização interno (Cody 1989).

O conceito Hutchinsoniano de nicho permitiu a construção de um modelo que assumia as comunidades como em equilíbrio, devido à saturação do espaço preenchido com nichos que se sobrepunham até o limite imposto por interações competitivas (Giller & Gee 1987). Assumir a condição de que as comunidades estariam num equilíbrio competitivo proporcionou o desenvolvimento de um rico corpo teórico matemático. No entanto, com o aporte acumulativo de novos dados, os modelos baseados em conceitos de equilíbrio não se mostraram particularmente úteis, pois os sistemas naturais estão longe de apresentarem equilíbrio (Connell 1978, Huston 1979, Connell & Sousa 1983).

Um outro fator que cada vez mais tem sido reconhecido como de grande influência na interpretação dos resultados obtidos em estudos de comunidade é a escala de estudo, tanto na dimensão espacial como temporal (O'Neil 1989). De acordo com Giller & Gee (1987), a escala de tempo e espaço em que a comunidade é analisada pode inclusive determinar sua posição no "continuum" equilíbrio/não-equilíbrio.

A escala também afeta o estudo de comunidades na definição do nível de associação que as espécies deverão apresentar para serem incluídas no estudo. Uma revisão da literatura ecológica revela que os critérios usados na definição dos limites da comunidade abrangem o organizacional, de localização, taxonômico, trófico e de utilização de recursos (Giller & Gee 1987, Drake 1990).

Segundo Menge & Sutherland (1987), a estrutura da comunidade, formada pela distribuição, abundância, interações tróficas e diversidade das espécies que a compõem, seria o resultado de um conjunto

integrado de variáveis bióticas e abióticas. Um dos objetivos dos estudos de ecologia de comunidades é o de determinar as causas da variação de sua estrutura no espaço e no tempo, através da quantificação da importância relativa de cada um dos fatores envolvidos, isto é, da determinação da proporção da variância de cada um dos componentes estruturais da comunidade que pode ser atribuída a cada um dos processos físicos ou biológicos envolvidos (Menge & Sutherland 1987).

A zona entremarés tem sido um dos ambientes de maior destaque no estudo das comunidades marinhas, devido principalmente à facilidade de acesso. Por ser habitada por organismos que ficam expostos diariamente nas marés baixas, a zona entremarés permite não somente a coleta dos mesmos, mas também seu estudo em ambiente natural. Em substrato duro, como é o caso de costões rochosos, uma grande quantidade dos organismos que vivem nesta zona são sésseis ou sedentários. Esta característica oferece uma oportunidade única de estudar o comportamento de um mesmo indivíduo por um longo período, observando seu ciclo de vida, assim como estudar os processos que atuam na organização da comunidade a que este indivíduo pertence.

Vários modelos existem para explicar a organização das comunidades de substrato duro (revisões em Connell 1972, 1975, Menge & Sutherland 1976, 1987, Paine 1977). O modelo considerado como o paradigma da organização de comunidades de substrato duro surgiu com os trabalhos de Connell (1961a, b), Paine (1966, 1974) e Dayton (1971). Segundo este modelo, o limite superior das faixas de zonação encontradas em um costão é controlado pelo ambiente físico (exposição ao ar, dessecação, congelamento), enquanto que o limite inferior seria controlado por interações biológicas (predação e

competição). A existência de uma hierarquia bem definida na capacidade de competição entre as espécies levaria à formação de monopólios espaciais (Paine 1984) pelas espécies mais altas na hierarquia, monopólio este evitado por predação ou por um fator externo do ambiente físico, incidindo principalmente sobre os organismos com maior capacidade de competição (Menge 1976, Connell 1976, 1978, Lubchenco 1978).

Nos últimos anos tem-se encontrado mais e mais exemplos de comunidades que não se encaixam perfeitamente no modelo apresentado acima (Underwood & Denley 1984) onde os mecanismos de regulação diferem em sua importância relativa, isto é, predação nem sempre é o fator chave na manutenção da diversidade, ou mesmo onde outros mecanismos foram identificados como grandes responsáveis pelos padrões observados, como é o caso do recrutamento larval que, em alguns casos, pode explicar por si só a distribuição de uma espécie (Grosberg 1982, Gaines & Roughgarden 1985, Sutherland 1987).

Verifica-se ainda que as variações a partir do paradigma ocorrem também em função do acúmulo de informações provenientes de estudos em diferentes países, condições climáticas e de microambientes dentro da zona entremarés. Os estudos que deram origem ao modelo descrito acima e os que posteriormente o corroboraram foram realizados em paredes de rocha mais ou menos verticais ou em grandes matacões, isto é, substrato bem estabilizado, em regiões temperadas do hemisfério norte. Underwood & Denley (1984) foram os primeiros a apresentar uma revisão detalhada de trabalhos realizados em outras condições ambientais, cujos resultados nem sempre estavam de acordo com as previsões do modelo.

Um destes ambientes estudados, com condições ambientais um

pouco diferentes daquelas das paredes verticais, é formado por blocos de rocha soltos de vários tamanhos em frente a costões rochosos e que podem ocupar área extensa. Estes blocos abrigam uma comunidade constituída principalmente por algas, em sua face superior, e de invertebrados sésseis ou sedentários na face inferior. Herbívoros ou predadores vágéis também fazem parte desta comunidade (Littler & Littler 1981, 1984, McGuinness & Underwood 1986, Sousa 1979a, b).

Este ambiente é formado por manchas discretas de substrato que variam em tamanho, mas não tanto em estrutura. Perturbações são frequentes devido à movimentação das pedras dependendo das condições do tempo e do mar. Esta movimentação pode causar a abrasão dos organismos, o recobrimento das pedras por areia, o deslocamento e rolamento das mesmas. Este último expõe os organismos da face inferior à predação ou dessecação em maré baixa e os da face superior ao sufocamento e à falta de luz necessária à fotossíntese no caso das algas (Littler & Littler 1981, 1984, Sousa 1979a, b, McGuinness 1987a, b).

Osman (1977) investigou a importância relativa de 5 parâmetros na diversidade e composição específica de pedras soltas no sublitoral, na costa leste dos Estados Unidos (Massachusetts): seletividade das larvas pelo substrato de fixação, interações biológicas, tamanho do substrato, sazonalidade e perturbação física. O autor chegou à conclusão de que perturbação física seria o mais importante dentre eles por influenciar a história individual de cada substrato e de modo geral por determinar a extensão da influência de outros fatores.

Sousa (1979b) estudou a comunidade de algas que ocorria sobre pedras soltas no litoral da Califórnia e verificou que o rolamento

das pedras, provocado por ondas, era a causa de mortalidade mais importante e que tinha como consequência a liberação de espaço ao recrutamento. Como a probabilidade de cada pedra rolar era inversamente proporcional ao seu tamanho, pedras de vários tamanhos apresentavam diferentes estágios de sucessão em função do tempo decorrido desde a última perturbação. O autor chegou à conclusão de que a máxima diversidade nesta comunidade era mantida por um nível intermediário de perturbação associado a pedras de tamanho médio.

Littler & Littler (1981, 1984) também estudaram a comunidade de macroalgas sobre matacões, analisando sua biomassa e produtividade primária. Concluíram que perturbações anuais mantêm esta comunidade numa condição de subclimax.

Por outro lado, McGuinness (1984, 1987a, b) verificou que a hipótese de perturbação intermediária para explicar a diversidade de uma comunidade (Connell 1978) não se aplica a todas as comunidades de pedras soltas. No sudeste da Austrália, perturbações causadas por ondas também são importantes não só por virarem as pedras, mas também por causarem grande movimentação de areia sob a qual as pedras podem ficar enterradas. No entanto, a diversidade da comunidade pode ter uma explicação mais parcimoniosa, relacionada a um simples efeito de amostragem, isto é, pedras maiores apresentam maior diversidade em função do acúmulo de espécies em uma maior área (McGuinness 1984).

O litoral norte do Estado de São Paulo é formado por praias arenosas que se alternam com costões rochosos mais ou menos extensos. É frequente a presença de blocos de rocha soltos junto a estes costões, desde a zona entremarés até o sublitoral. As comunidades incrustantes que ocorrem na face inferior destas pedras, na

zona entremarés, são formadas principalmente por animais coloniais como tunicados, esponjas, celenterados e briozoários, mas também ocorrem poliquetas, crustáceos, bivalves e outros animais vágéis (observação pessoal).

Trabalhos anteriormente realizados com comunidades de substrato duro da zona entremarés no litoral do Estado de São Paulo são, em sua maioria, descritivos e relatam a zonation de determinado costão ou a distribuição de espécies em diferentes locais, tentando correlacioná-la às condições ambientais. Entre eles podemos citar os de Nonato & Pérès (1961), Oliveira Filho & Mayal (1976), Oliveira Filho & Paula (1983), Petersen *et al.* (1986), Rosso *et al.* (1986), Guerazzi (1987), Jacobi (1987), Kadekar *et al.* (1987), Paula (1987), Quarentei-Sousa & Johnscher-Fornasaro (1987), Nalesso (1988), Johnscher-Fornasaro *et al.* (1990), Rosso (1990) e Traldi & Schlenz (1990). Eston *et al.* (1986) aplicaram um modelo estocástico para descrever a distribuição de duas espécies em costões rochosos. Estudos de natureza experimental têm-se tornado mais numerosos recentemente, como por exemplo os de Paula & Oliveira Filho (1982) que realizaram transposições de *Sargassum cymosum* na tentativa de explicar sua variação fenotípica entre costões protegidos e expostos, de Duarte & Holler (1987) e Duarte (1990) que realizaram experimentos para verificar a importância do predador *Thais haemastoma* para a comunidade incrustante da Praia do Rio Verde, litoral sul de São Paulo e de Jacobi (1992) que utilizou substratos artificiais no estudo da influência da heterogeneidade ambiental na colonização de substratos por anfípodos.

No Brasil, ainda não foi efetuado um estudo abrangente sobre a comunidade existente em substrato duro não estabilizado da zona en-

tremarés. Não existem também estudos descritivos desta comunidade, como por exemplo, uma listagem de espécies mais comuns, padrões de zonação em relação à maré ou padrões de variação geográfica. Recentemente foram publicados dois trabalhos contendo as primeiras informações sobre organismos vágéis que formam a comunidade da interface pedras soltas/areia (Shimizu & Rodrigues 1988, Rodrigues & Shimizu 1988). Nestes trabalhos, as pedras foram consideradas como unidades de abrigo utilizadas em uma situação específica (maré baixa) e não foi feito um estudo das comunidades incrustantes que vivem permanentemente sob estas pedras.

Por se encontrar em uma região costeira rasa, diretamente em contato com o continente, este ambiente está sujeito às alterações provocadas pelo homem na costa, como o aumento do aporte de material particulado na água com consequente aumento da turbidez e sedimentação, modificação da circulação da água local causada por aterros ou erosão, além de poluição orgânica e química. Na região de São Sebastião, onde este trabalho foi realizado, a existência de um terminal petrolífero faz com que as praias sejam frequentemente atingidas por manchas de óleo que ficam depositadas na zona entre-marés. O conhecimento das comunidades existentes em regiões sujeitas à poluição, o estudo dos principais mecanismos de regulação destas comunidades e de sua capacidade de resistir ou absorver perturbações tem sido constantemente aclamado como de necessidade urgente para um melhor manejo do ambiente (Kadekaru *et al.* 1987, Quarentei-Sousa & Johnscher-Fornasaro 1987).

Dentro deste contexto, este trabalho teve por objetivo estudar o ambiente de pedras soltas, no que diz respeito à:

. Caracterização da fauna existente na face inferior dos blocos de

rocha não estabilizados da zona entremarés, em termos de composição e abundância de espécies;

. Caracterização do ambiente físico, considerando os seguintes fatores: grau de exposição à movimentação de água, intensidade e frequência das perturbações, exposição à dessecação em maré baixa, variação sazonal da temperatura e salinidade da água, heterogeneidade ambiental e tamanho do substrato;

. Avaliação da importância de fatores abióticos como determinantes da organização desta comunidade, verificando se os modelos existentes para explicar a organização de comunidades marinhas de substrato duro se aplicam a este ambiente.

Finalmente é preciso enfatizar que somente uma fração da comunidade foi realmente estudada. Uma compreensão completa dos mecanismos que originam os padrões observados deveria envolver os processos que ocorrem na fase larval, como dispersão, mortalidade, e seleção de substrato, e as interações da comunidade adulta sésil com os organismos vágéis. Drake (1990) argumenta que o estudo de "componentes" da comunidade é um primeiro passo apropriado na análise de comunidades que pode ajudar na compreensão de sua estrutura, mas que, por outro lado, dificulta o encontro de princípios gerais.

LOCAL DE ESTUDO

Este trabalho foi realizado no litoral norte do Estado de São Paulo, mais especificamente na região do Canal de São Sebastião (lat. $23^{\circ}43'S$ e $23^{\circ}53'S$ e long. $45^{\circ}20'W$ e $45^{\circ}27'W$) (Fig. 1).

Uma descrição física, geográfica e sedimentológica desta região pode ser encontrada em Emilsson (1962), Kvinge (1967) e Furtado (1978). Giordano (1986) apresenta uma caracterização do costão da Ponta do Baleeiro, adjacente ao Centro de Biologia Marinha da Universidade de São Paulo.

Para este estudo foram escolhidos dois costões, com orientações semelhantes em relação ao canal e que apresentavam uma área mais ou menos extensa de pequenos blocos de rocha soltos (pedras).

Um dos costões está localizado junto ao Centro de Biologia Marinha da USP (CEBIMar) e, portanto, menos sujeito à ação antrópica. Este costão situa-se na Ponta do Baleeiro e está voltado para a Praia do Segredo, protegido da ação direta das ondas (designado nas figuras e tabelas por BAL). A zona de pedras soltas apresenta 18 m de extensão (eixo paralelo ao costão) por 7 m de largura (eixo perpendicular ao costão) (Fig. 2 e 3A).

O outro costão localiza-se na Praia Grande e é mais exposto à ação das ondas (designado nas figuras e tabelas por PG). No estrato superior da zona entremarés sua extensão é de apenas 10 m, mas este valor sobe para mais de 20 m em direção ao sublitoral. A largura da faixa de pedras soltas é de aproximadamente 10 m. Esta praia é intensamente frequentada por banhistas que têm fácil acesso ao local

de estudo durante as marés baixas (Fig. 2 e 3B).

Inicialmente estes costões foram escolhidas por apresentarem diferentes graus de exposição às ondas (Moisés da Motta - técnico do Centro de Biologia Marinha, comun. pessoal). Posteriormente foram observadas outras diferenças marcantes, como o tipo e a forma das pedras e a granulometria da areia acumulada entre as mesmas. Na Ponta do Baleeiro, as pedras são geralmente redondas ou ovaladas com diversos graus de achatamento. Geologicamente podem ser classificadas como rochas granitoides ou gnaissicas de origem continental. Já na Praia Grande, além de uma pequena quantidade de pedras iguais às anteriores, existem outras mais angulares classificadas como rochas subvulcânicas, alcalinas, provavelmente micro-sienito-fonolitos (comun. pessoal - Dr. Rainer A. S. Gutter, Depto Mineralogia e Petrologia, Inst. Geociências, USP). Na Ponta do Baleeiro acumula-se areia média, moderadamente selecionada, enquanto que na Praia Grande acumula-se areia grossa, moderadamente selecionada, segundo a classificação de Folk & Ward (1957).

MATERIAL E MÉTODOS

1. PERÍODO DE ESTUDO

Durante o período de janeiro/1990 a novembro/1991 foram feitas visitas mensais aos locais de coleta, com exceção dos meses de março, julho, setembro e outubro de 1991.

2. VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Com o objetivo de caracterizar os locais de estudo foram avaliadas as seguintes variáveis ambientais: temperatura, salinidade, hidrodinamismo, capacidade de abrasão da areia acumulada em cada um dos costões e heterogeneidade ambiental.

As pedras foram caracterizadas conforme a posição que ocupavam em relação ao nível da maré, tamanho, porosidade e taxas de deslocamento e rolamento.

2.1. Temperatura e Salinidade

Os valores de temperatura e salinidade da água de superfície, medidos diariamente no Centro de Biologia Marinha da USP (CEBIMar), foram agrupados em períodos de 30 dias imediatamente anteriores ao dia de coleta, em cada mês, e calculada a média.

2.2. Hidrodinamismo

O hidrodinamismo local foi comparado entre os costões através do método de dissolução de blocos de gesso, também utilizado por Giordano (1986), Jacobi (1987) e Magalhães (1988). Este método, idealizado por Muus (1968) e posteriormente modificado pelos autores acima mencionados, tem se mostrado eficiente para comparar diferentes graus de exposição entre praias próximas. O método se baseia no princípio de que a dissolução de blocos de gesso imersos na água é maior, para um mesmo período de tempo, em

locais onde há maior agitação da água.

Foram utilizados blocos de mesma forma, tamanho e peso (meia esfera com 6 cm de diâmetro e $54,7 \pm 0,44$ g de peso), distribuídos em número de 5 em cada um dos estratos do costão: níveis médio (estrato superior - ES) e inferior (estrato inferior - EI) da zona entre-marés. Os blocos tinham uma perfuração no centro da meia esfera por onde foi passado um fio de nylon para prendê-los sobre as pedras, juntamente com uma etiqueta de PVC identificando o bloco. Após uma imersão de aproximadamente 24 h, os blocos foram retirados da água, secos em estufa a $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ e a diferença dos pesos obtidos antes e após a imersão forneceu uma estimativa do grau de movimentação da água. A comparação entre os dois costões foi feita através do teste estatístico de análise de covariância, considerando o peso inicial dos blocos como covariável e os costões como um tratamento com 2 níveis. As comparações foram feitas mês a mês para se detectar uma possível influência das condições do tempo no resultado (programa estatístico SYSTAT)

2.3. Capacidade de Abrasão da Areia

Como mencionado durante a descrição dos locais de estudo, verificou-se que a areia acumulada entre as pedras nos dois costões tinha uma granulometria diferente. Este fator deve ser importante para o estabelecimento dos organismos em função do grau de abrasão sofrido pela superfície das pedras (Daly & Mathieson 1977, Seapy & Littler 1982). A comparação do grau de abrasão entre os dois locais foi feita através da avaliação do desgaste de blocos de gesso

colocados individualmente em beckers com 100 ml de areia e 400 ml de água, sobre agitador magnético durante uma hora. Este processo foi repetido 7 vezes com a areia de cada um dos costões. Os pesos finais dos blocos de gesso, tomados após secagem em estufa, foram comparados através de análise estatística de covariância utilizando o peso inicial como covariante (programa estatístico SYSTAT).

2.4. Heterogeneidade Ambiental

As pedras estudadas foram encontradas ora sobre outras pedras, ora sobre areia. Outras vezes, ainda, estavam presas sob outras pedras ou enterradas na areia. Estas diferentes condições provocam a existência de uma maior diversidade de microambientes para as populações que vivem sob as pedras. Esta variabilidade de microambientes foi considerada como uma fonte de heterogeneidade ambiental e foi estimada através do registro mensal da condição em que se encontrava cada pedra na ocasião da coleta. O desvio padrão da distribuição das pedras entre as quatro situações possíveis (usando os valores de porcentagem em relação ao número total de pedras) foi calculado, como uma estimativa da heterogeneidade no local. Assim, se as pedras estivessem igualmente distribuídas nas 4 situações (alta heterogeneidade), o desvio padrão seria próximo a zero e, pelo contrário, se todas as pedras estivessem em uma só situação (baixa heterogeneidade) o desvio seria de 50.

2.5. Horário das Marés

O tempo de exposição do substrato em condições de maré baixa é um fator diretamente relacionado com a posição das pedras em relação à altura das marés. Para estudar a influência deste fator nos organismos foram também definidos 2 estratos horizontais nos costões, um no nível médio da zona entremarés (estrato superior - ES) e outro no nível inferior (estrato inferior - EI).

Através de consulta às Tabuas das Marés - previsões para o Canal de São Sebastião (DHN, 1990 e 1991), montou-se uma tabela com os horários das marés baixas a fim de observar possíveis diferenças sazonais e entre os níveis de maré considerados.

2.6. Tamanho das Pedras

As pedras no costão constituem um substrato discreto, de tamanho definido, o quê propicia o estudo da influência da área disponível para a comunidade. Como área disponível, foi considerada somente a área da face inferior de cada pedra, sendo esta a medida do "tamanho" da pedra. Neste trabalho foram considerados 2 tamanhos de pedras, que receberam a denominação geral de "pedras pequenas" (20-30 cm²) e "pedras grandes" (160-220 cm²). Estes foram escolhidos por serem semelhantes aos utilizados em outros trabalhos (McGuinness 1984, 1987a, b) e se encontrarem disponíveis nos locais de estudo.

Para verificar se o número de espécies presentes sob um determinado tamanho de pedra refletia somente uma amostragem ao acaso

(hipótese nula), isto é, áreas menores receberiam menor número de colonizadores e, conseqüentemente, menor número de espécies (Connor & McCoy 1979, Coleman *et al.* 1982) ou se haveria influência de outros fatores (McGuinness 1984) na curva espécie-área, foi utilizado um método de amostragem delineado por Simberloff (1976) e também utilizado por McGuinness (1984). Nos dois costões estudados, foram amostradas 5 pedras de cada um dos seguintes tamanhos: 30, 150, 300, 600 e > 800 cm². Para cada uma das pedras fez-se uma listagem de todas as macroespécies (com diâmetro maior que 1 mm) sésseis que pudessem ser individualizadas pelo menos no nível de morfoespécie. O número de espécies sob cada pedras foi utilizado para gerar a curva espécie-área observada. A fim de gerar a curva espécie-área esperada, anéis de arame com as mesmas áreas anteriormente citadas foram utilizados para fazer uma subamostragem das pedras maiores de 800 cm², com 5 réplicas de cada tamanho. Caso o número de espécies encontrado nas subamostragens fosse semelhante aquele encontrado nas pedras, então a hipótese nula de amostragem ao acaso não poderia ser descartada (Simberloff 1976, McGuinness 1984). Os dados foram transformados em $\ln(X)$ para garantir homogeneidade de variâncias e a comparação do número de espécies encontrado em cada tipo de amostragem foi feita por meio do teste estatístico T de Student (programa estatístico SYSTAT).

2.7. Porosidade das Pedras

Como as pedras encontradas em cada um dos costões não tinham exatamente a mesma estrutura geológica, foi verificada se a

porosidade era equivalente. Pedras de maior porosidade devem reter maior quantidade de água durante as marés baixas e esta maior umidade poderia favorecer a instalação e sobrevivência de organismos mais sensíveis à dessecação (McGuinness & Underwood 1986). A porosidade foi estimada coletando-se pedras de diferentes tamanhos nos locais de estudo, submetendo-as à submersão em água durante algumas horas e pesagem, posteriormente à secagem superficial com papel toalha. Após este procedimento as pedras foram secas completamente em estufa e pesadas novamente. O peso final das pedras foi comparado entre os dois costões através de análise estatística de covariância, utilizando o peso inicial como covariante (programa estatístico SYSTAT).

2.8. Deslocamento e Rolamento das Pedras

A movimentação das pedras, causada pela ação das ondas, é um fator que merece atenção neste ambiente. Em duas ocasiões, inverno de 1990 e verão de 1991, foram feitas 5 visitas quinzenais aos 2 costões, quando a posição das pedras foi checada e calculada a distância que cada uma se deslocou em relação à última posição observada (taxa de deslocamento). A avaliação do deslocamento e da probabilidade de ficarem viradas com a face inferior voltada para cima, foi feita com auxílio de pedras limpas do supralitoral (de mesmo tamanho das utilizadas no estudo da comunidade), marcadas individualmente em cada uma das faces. A marcação foi feita com números moldados em massa "epoxi" e fixados em posição natural à leitura em uma das faces e na outra, a imagem espectral do mesmo

número. Estas pedras foram espalhadas pelo local de estudo e a posição de cada uma medida em relação a dois pontos fixos determinados por 2 ganchos de fio de cobre encapado, fixos no costão (supralitoral).

A cada observação mensal, foi registrada a face das pedras que estava voltada para cima. A porcentagem de vezes (em relação ao número total de observações) em que cada pedra foi encontrada com uma face voltada para cima diferente da observação anterior também foi calculada (taxa de rolamento). A frequência de rolamento foi expressa em termos do intervalo, em meses, necessário para que uma mesma pedra sofresse um novo rolamento.

3. AMOSTRAGEM DA COMUNIDADE

Para o estudo da abundância e composição específica da comunidade incrustante da face inferior das pedras, foi utilizado sempre o mesmo conjunto de pedras. Aros de metal, com áreas pré-determinadas, auxiliaram na escolha destas pedras que foram marcadas permanentemente com massa "epoxi" com um número desenhado em baixo relevo, sendo utilizadas as primeiras pedras encontradas para cada tamanho, sem o conhecimento prévio da comunidade presente em sua face inferior. Inicialmente foram marcadas 10 pedras de cada tamanho, mas devido à dificuldade de reencontrá-las, novas pedras foram marcadas (principalmente pequenas) para aumentar a probabilidade de encontrar pelo menos 10 a cada visita.

Para observação, as pedras foram colocadas individualmente em uma cuba com água do mar de modo a cobri-las totalmente e com a face inferior voltada para cima. Em seguida, uma malha de fios de nylon espaçados 1cm, montada em uma moldura de PVC, foi colocada sobre a pedra. Inicialmente a avaliação da cobertura foi feita anotando-se a espécie presente sob cada um dos pontos definidos pelo cruzamento dos fios de nylon. Verificou-se que este tipo de amostragem não refletia com precisão o grau de cobertura, especialmente de espécies não coloniais ou de baixa porcentagem de cobertura. Optou-se então por avaliar a área ocupada por cada espécie através da contagem do número de quadrados ocupados pela espécie. Este mesmo método foi usado para os organismos solitários, considerando a mancha de ocupação formada por indivíduos fixados lado a lado. Dividindo-se o número de quadrados ocupados por cada espécie pela área total (cm^2) de cada pedra, obteve-se a porcentagem de cobertura. Outros organismos presentes, de ocorrência ocasional, também foram registrados, assim como a fauna vágil.

A análise dos dados foi feita inicialmente considerando-se a porcentagem de cobertura por cm^2 e diversidade em cada pedra para cada um dos grupos taxonômicos mais abundantes: Bryozoa, Ascidiacea, Porifera, Polychaeta e Bivalvia. Estes dois parâmetros foram utilizados para comparar as comunidades dos costões, estratos e tamanhos das pedras. O índice de diversidade utilizado foi o de Brillouin, pois as pedras representam universos discretos de espécies que foram totalmente amostrados e este índice é mais adequado para estes casos, onde se conhece o universo de espécies

(Magurran 1988).

Foram montadas tabelas de dominância para as diferentes situações estudadas, considerando como dominante a espécie que apresentasse uma porcentagem de cobertura igual ou maior que 30% da porcentagem de cobertura total da fauna.

Para as espécies com frequência superior a 10% das pedras grandes amostradas, foram montadas tabelas de contingência 2x2 de presença/ausência entre pares de espécies. Para cada tabela foi calculado o valor de Qui-quadrado corrigido de Yates (programa estatístico SYSTAT) para verificar a existência de interação (associação ou dissociação) significativa entre as espécies. Para esta análise foram consideradas apenas as pedras grandes e, após a data do experimento de transposição, foram consideradas apenas as pedras mantidas em seus locais originais.

4. EXPERIMENTOS

4.1. Estabilização das Pedras

Para verificar a influência do deslocamento e rolamento das pedras na comunidade, algumas pedras pequenas foram estabilizadas (pedras de sucessão = S) e a comunidade que se desenvolveu em sua face inferior foi comparada à comunidade de pedras livres (PL) colocadas no ambiente na mesma data. As pedras foram

fixadas em canos de PVC com o auxílio de braçadeiras plásticas coladas nas mesmas com massa "epoxi". Os canos foram amarrados em pedras grandes com cordas de nylon, dois canos em cada estrato. Foram colocadas 18 pedras em cada estrato, sendo 6 delas retiradas mensalmente para observação sob lupa. Após a observação, 3 destas pedras eram limpas e recolocadas nos canos para controle do recrutamento entre duas observações subsequentes (pedras de recrutamento = R) e as outras 3, descartadas. Este experimento se iniciou em julho/1990 e terminou em fevereiro/1991. Na Praia Grande o experimento foi precocemente danificado por turistas e os dados foram insuficientes para uma análise.

Foi calculado o índice de diversidade de Brillouin para cada uma das pedras observadas e os valores obtidos foram comparados através de testes não paramétricos, considerando nível de maré e condição da pedra (de sucessão, de recrutamento ou pedra livre) como tratamentos. Os testes não paramétricos utilizados foram os de Mann-Whitney para comparação de tratamento com dois níveis (estratos) e a análise de variância de Kruskal-Wallis para comparação de tratamento com mais de dois níveis, condição da pedra (programa estatístico SYSTAT).

4.2. Recrutamento

Como as pedras, tanto grandes como pequenas, apresentavam uma alta variabilidade em termos de composição específica da comu-

nidade e considerando-se que em ambientes de substrato duro o histórico de colonização das pedras é quem determina esta variabilidade devido ao caráter estocástico do recrutamento (Keough 1983), decidiu-se observar o recrutamento das espécies que ocorrem neste ambiente.

Foram utilizadas como substrato, placas de cerâmica não vitrificada, com 10 cm de lado, distribuídas em 4 tratamentos: diretamente em contato com areia (A), apoiada sobre pedras (P) e placas superior (S) e inferior (I). As duas últimas eram placas justapostas horizontalmente através de massa "epoxi" colada nos cantos e mantendo um vão de aproximadamente 0.5 cm entre elas; somente as superfícies internas das placas, voltadas para o vão é que foram analisadas. Estes tratamentos pretenderam simular os microambientes existentes sob as pedras no costão: estas pedras eram encontradas diretamente apoiadas sobre areia ou sobre outras pedras com diferentes espaços entre elas, onde ocorria a circulação da água.

Três placas de cada tipo de tratamento foram fixadas em canos de PVC em cada um dos estratos do mesmo modo descrito para o experimento de estabilização das pedras pequenas. Estas placas foram observadas sob microscópio estereoscópico após um mês de imersão.

O experimento foi realizado 4 vezes, somente na Ponta do Baleeiro, devido à dificuldade de manter experimentos na Praia

Grande sem que fossem inutilizados por turistas. Para cada placa foi calculado o índice de diversidade de Brillouin e as comparações entre estratos e entre tipos de placas foram feitas através de análise de variância, pois os valores de diversidade encontrados tinham distribuição normal e homogeneidade de variâncias (programa estatístico SYSTAT).

4.3. Transposição das Pedras

Após o acompanhamento mensal da comunidade, por aproximadamente um ano, procedeu-se à transposição das pedras para verificar qual a importância relativa entre o histórico de colonização das pedras e o microambiente local. Caso o primeiro fosse mais importante, as pedras transportadas deveriam permanecer com uma comunidade mais semelhante àquela das pedras que ficaram no local de origem do que à das pedras do novo local. Caso contrário, isto é, o microambiente sendo mais importante, a comunidade das pedras transportadas deveria se tornar mais semelhante à das pedras do novo local.

As transposições foram feitas entre estratos no mesmo costão, para testar a influência da posição da pedra em relação à altura da maré, e entre costões no mesmo estrato, para testar a influência das características do costão (exposição às ondas, granulometria da areia acumulada).

A tabela abaixo mostra como ficaram distribuídas as pedras

após a transposição (ES = Estrato Superior; EI = Estrato Inferior):

PONTA DO BALEEIRO

- ES 3 pedras grandes originais
- 3 pedras grandes provenientes do EI
- 3 pedras grandes provenientes do ES da P. Grande
- 2 pedras pequenas originais
- 4 pedras pequenas provenientes do EI
- 3 pedras pequenas provenientes do ES da P. Grande
- EI 3 pedras grandes originais
- 3 pedras grandes provenientes do ES
- 3 pedras grandes provenientes do EI da P. Grande
- 4 pedras pequenas originais
- 3 pedras pequenas provenientes do ES
- 3 pedras pequenas provenientes do EI da P. Grande

PRAIA GRANDE

- ES 4 pedras grandes originais
- 3 pedras grandes provenientes do EI
- 3 pedras grandes provenientes do ES do Baleeiro
- 4 pedras pequenas originais
- 3 pedras pequenas provenientes do EI
- EI 4 pedras grandes originais
- 3 pedras grandes provenientes do ES
- 3 Pedras grandes provenientes do EI do Baleeiro
- 5 pedras pequenas originais
- 2 pedras pequenas provenientes do ES

Após a transposição, realizada em outubro/1990, a comunidade incrustante das pedras continuou a ser examinada da mesma forma e mensalmente durante um ano.

A diversidade nas pedras transpostas foi calculada através do índice de Brillouin. Calculou-se também o índice de similaridade de Morisita-Horn entre as comunidades das pedras transpostas, das pedras que permaneceram no local de origem e daquelas do novo local, para verificar a influência relativa do microambiente e do histórico de colonização na comunidade incrustante. Os resultados foram agrupados na forma de dendrogramas, calculados através do método de médias aritméticas para a união dos pares (UPGMA) utilizando a distância euclidiana dos índices de similaridade (Krebs 1989).

RESULTADOS

1. CONDIÇÕES AMBIENTAIS

1.1. Temperatura e Salinidade

Os valores médios da temperatura e salinidade da água nos 30 dias anteriores a cada coleta podem ser observados na figura 4. A salinidade não variou muito entre julho de 1989 e dezembro de 1991, mantendo-se entre 33 e 35‰. A temperatura da água de superfície variou entre 20 (setembro de 1990 e outubro de 1991) e 26,5 °C (maio de 1990 e abril de 1991).

1.2. Hidrodinamismo

O grau de movimentação da água foi maior na Praia Grande em 6 ocasiões dentre as 12 nas quais foi avaliado; uma única vez a movimentação da água foi maior na Ponta do Baleeiro e em 5 vezes não houve diferença significativa entre os dois costões (Tab. I). Não foi observada influência da estação do ano nestes resultados.

No Centro de Biologia Marinha é observada diariamente a condição de agitação do mar de acordo com uma tabela com escala de zero a quatro, onde zero significa que o mar está espelhado e sem ondas e quatro, que o mar está bastante revolto, geralmente em meio a uma tempestade. Durante os anos de 1990 e 1991, ocasiões de mar 3 ou mais agitado ocorreram ao longo de todo o ano, ressacas fortes, com duração de 2-3 dias, foram mais raras. Em 1990 elas ocorreram principalmente em abril, maio, junho e setembro, sendo mais intensas em maio e setembro. Em 1991, elas foram mais frequentes entre setembro e outubro.

1.3. Porosidade das Pedras e Abrasão

Não foi constatada diferença significativa entre os dois costões estudados para nenhuma destas características.

1.4. Heterogeneidade Ambiental

Somente no estrato superior na Ponta do Baleeiro foi

observado um maior número de pedras sobre substrato composto por outras pedras (Tab. II). Em todos os outros locais, tanto pedras grandes como pequenas foram encontradas, na maioria das vezes, sobre areia.

Comparando os desvios padrão entre costões, constatou-se que a Praia Grande apresentou maior heterogeneidade ambiental que a Ponta do Baleeiro. A comparação entre estratos indicou que o superior tendeu a ser mais heterogêneo que o inferior, enquanto que a comparação entre tamanhos de pedras mostrou que as pequenas foram mais heterogêneas que as grandes. Apenas as pedras pequenas ficaram presas sob outras pedras, principalmente no estrato superior da Praia Grande; estas foram também encontradas enterradas em um maior número de vezes.

1.5. Horário das Marés

O horário das marés baixas pode ser crítico quando ele coincide com os períodos do dia de maior calor e, conseqüentemente, maior possibilidade de dessecação dos organismos então expostos. Na tabela III, o dia foi dividido em períodos de 4 h e, para cada mês, foi registrado o número de vezes em que estavam previstas marés baixas para cada um destes períodos. Como era de se esperar, devido ao eixo inclinado de rotação da Terra, nos dois anos analisados, as marés mais baixas (0,2 e inferiores) ocorreram principalmente à noite (entre 18 e 2 h) durante os meses mais quentes (outubro a março) e durante o dia (6 a 14 h) nos meses mais frios (maio a setembro), horários mais favoráveis para a fauna incrustante duran-

te estes meses. Considerando que nas marés 0,3 e 0,4 geralmente só o estrato superior ficava descoberto, verifica-se que este estrato ficou exposto grande número de vezes durante o dia, no verão, e no início da noite, entre junho e outubro (principalmente em 1991), horários mais desfavoráveis para a fauna nestes meses.

1.6. Distância de Deslocamento das Pedras

A distância de deslocamento máximo das pedras teve ordem de grandeza semelhante nos dois costões para pedras na mesma situação, com um único valor isolado de 8,7 m para uma pedra pequena na Praia Grande, o qual poderia ser explicado pela ação antrópica frequentemente observada neste local (Tab. IV). De uma maneira geral, o deslocamento foi significativamente maior para pedras pequenas e na Praia Grande e a altura em relação à maré não influenciou na distância de deslocamento das pedras, como pode ser observado nos dados a seguir:

	Mann-Whitney (U)	p	Relação
entre costões	153,0	0,004	PG > BAL
entre estratos	18179,5	0,076	N.S.
entre tamanhos	19850,0	0,001	P > G

Obs.: p = probabilidade de ocorrência do evento, PG = Praia Grande, BAL = Ponta do Baleeiro, P = pedras pequenas, G = pedras grandes, N.S. = não significativo.

1.7. Taxa e Frequência de Rolamento das Pedras

A taxa de rolamento das pedras foi semelhante nos dois estratos e costões, ligeiramente maior na Ponta do Baleeiro. Comparando os dois tamanhos de pedra, as pequenas apresentaram maior taxa de rolamento do que as grandes (Tab. V).

Quanto à frequência do rolamento (Tab. VI), não houve diferença entre os costões e os estratos nem no intervalo médio entre dois rolamentos (entre dois e cinco meses) nem no intervalo mais longo alcançado que foi de mais de 12 meses (seis ocasiões na Ponta do Baleeiro, contra duas na Praia Grande). Pedras grandes e pequenas se diferenciaram justamente no intervalo máximo observado que foi de 6 a 10 meses para as pequenas e de 11 ou mais meses para as grandes.

2. COMUNIDADE

2.1. Composição Específica

A comunidade de invertebrados incrustantes encontrada nas pedras da região entremarés da Praia Grande e Ponta do Baleeiro é constituída por: Bryozoa, Tunicata (Ascidiacea), Porifera, Cnidaria (Hydrozoa), Annelida (Polychaeta), Mollusca (Bivalvia) e Crustacea (Cirripedia e Amphipoda). Entre organismos vágéis foram observados principalmente Mollusca (Gastropoda) e Crustacea (Decapoda), além

de Echinodermata (Echinoidea e Ophiuroidea).

A seguir é apresentada uma lista das espécies, por ordem de abundância dos grupos. As espécies precedidas por um asterisco (*) são ocorrências novas para o Brasil e por um ponto de interrogação (?) consistem em identificação duvidosa. Diante da dificuldade de identificação, durante o trabalho de campo, algumas espécies foram incluídas em um mesmo grupo e receberam uma denominação única. Estes grupos serão especificados ao final da listagem de espécies de cada grupo.

BRYOZOA

Ordem CHEILOSTOMIDA

Sub-Ordem ANASCINA

Familia Aeteidae

Aetea anguinea (Linné, 1758)

Familia Calloporidae

? *Antropora minus* (Hincks, 1880)

* *Crassimarginatella tuberosa* (Canu et Bassler, 1928)

Familia Membraniporidae

Acanthodesia savartii (Audouin, 1826)

Acanthodesia tenuis (Desor, 1848)

Conopeum reticulum (Linné, 1767)

? *Conopeum commensale* Kirkpatrick et Metzelaar, 1922

Familia Steginoporellidae

Steginoporella buskii Harmer, 1900

* *Labioporella sinuosa* Osburn, 1940

Familia Beanidae

Beania australis Busk, 1852

Beania hirtissima (Heller, 1867)

Beania intermedia (Hincks, 1881)

Familia Cabereidae

? *Scrupocellaria cornigera* (Smitt, 1872)

Familia Bicellariellidae

Bicellariella ciliata (Linné, 1758)

Sub-Ordem ASCOPHORINA

Familia Exechonellidae

Exechonella antillea (Osburn, 1927)

Familia Schizoporellidae

Stylopoma spongites (Pallas, 1766)

Schizoporella unicornis (Johnston, 1847)

? *Dakaria vaginata* (Canu et Bassler, 1928)

Arthropoma cecilii (Audouin, 1826)

Hippodiplosia americana (Verrill, 1875)

Familia Hippoporinidae

Calyptotheca sp.

Familia Watersiporidae

Watersipora subtorquata (d'Orbigny, 1852)

Familia Smittinidae

Parasmittina trispinosa Johnston, 1838

Familia Sertellidae

Cleidochasma porcellanum (Busk, 1860)

Familia Catenicellidae

Catenicella contei (Audouin, 1826)

Familia Savignyellidae

Savignyella lafontii (Audouin, 1826)

Familia Celleporariidae

Celleporaria mordax (Marcus, 1937)

Celleporaria atlantica (Busk, 1884)

Familia Phidoloporidae

Rhynchozoon verruculatum (Smitt, 1873)

Ordem CTENOSTOMIDA

Familia Arachnidiidae

Nolella gigantea (Busk, 1856)

Familia Vesicularriidae

* *Amathia vidovici* (Heller, 1867)

Ordem CYCLOSTOMIDA

Familia Crisiidae

Crisia ficulnea Buge, 1979

As famílias Calloporidae e Membraniporidae foram consideradas juntas na análise de dados como "Bryozoa em rede"; as espécies *Stylopoma spongites*, *Schizoporella unicornis* e *Hipodiplosia*

americana também foram consideradas juntas como Schizoporellidae 1.; o grupo "briozoários arborescentes" agrupou as seguintes espécies: *Beania australia*, *Beania intermedia*, *Scrupocellaria cornigera*, *Bicellariella ciliata*, *Savygniella lafontii* e *Amathia vidovici*.

ASCIDIACEA

Ordem APLOUSOBRANCHIA

Familia Polyclinidae

Polyclinum constellatum Savigny, 1816

Aplidium sp

Familia Didemnidae

**Didemnum ahu* Monniot, 1987

**Didemnum granulatum* Tokioka, 1954

**Didemnum lutarium* Van Name, 1924

**Didemnum perlucidum* Monniot, 1983

Didemnum speciosum (Herdman, 1886)

Didemnum vanderhorsti Van Name, 1924

Trididemnum orbiculatum (Van Name, 1902)

Diplosoma listerianum (Milne-Edwards, 1841)

Lissoclinum fragile (Van Name, 1902)

Familia Polycitoridae

Eudistoma sp.

Clavelina oblonga Herdman, 1880

Distaplia bermudensis Van Name, 1902

Ordem PHLEBOBRANCHIA**Familia Cionidae**

Ciona intestinalis (Linnaeus, 1767)

Familia Ascidiidae

Ascidia curvata (Traustedt, 1882)

Ascidia sydneyensis Stimpson, 1855

Phallusia nigra Savigny, 1816

Ordem STOLIDOBRANCHIA**Familia Styelidae**

Botryllus niger (Herdman, 1886)

Botryllus tabori Rodrigues, 1962

Botryllus giganteus Aron & Sole Cava, 1991

Eusynstyela tinctoria (Van Name, 1902)

Symplegma brakenhielmi (Michaelsen, 1904)

As espécies *Didemnum speciosum* e *Lissoclinum fragile* foram agrupadas sob a denominação Didemnidae 1.

PORIFERA**Classe DEMOSPONGIAE****Ordem DICTYOCERATIDA****Familia Spongiidae**

Especie 1 (rosa)

Especie 2 (esférica bege)

Ordem HAPLOSCLERIDA

Familia Haliclonidae

Adocia carbonara Lamarck, 1814

Adocia sp. (bege de crescimento linear)

Reniera sp.

Espécie 4 (bege incrustante) (grupo Haliclona)

Espécie 5 (marrom ou cinza escuro) (grupo Haliclona)

Espécie 6 (amarela) (grupo Haliclona)

Espécie 7 (preta) (grupo Haliclona)

Familia Niphatidae

Amphimedon viridis Duchassaing e Michelotti, 1864

Familia Callyspongiidae

Callyspongia sp.

Ordem POECILOSCLERIDA

Familia Mycalidae

Mycale (*Aegogropila*) *americana* Van Soest, 1984 (amarela, muito fina)

Mycale (*Carmia*) *microsigmatosa* Arndt, 1927 (vermelha manchada com laranja ou azul)

Espécie 10 (marrom ou vinho)

Familia Myxillidae

Myxilla sp.

Myxilla mucronata Pulitzer-Finali, 1986

Familia Clathriidae

Clathria sp.

aff. Fam. Desmacellidae

Espécie 11 (vermelha fina, lisa)

aff. Fam. Microcionidae

Espécie 12 (vermelha amarronzada)

Familia Ophlitaspongiidae

Artemisina aff. melana

Ordem HADROMERIDA

Familia Suberitidae

Espécie 13 (amarela, espessura de 2-3 mm, com ósculos e canais evidentes)

Espécie 14 (preta, lisa, sem ósculos aparentes)

Espécie 15 (laranja, fina, lisa)

Espécie 16 (amarela ou laranja, muito fina e lisa)

Ordem CHONDROSIDA

Familia Chondrosiidae

Chondrilla nucula Schmidt, 1870

Classe CALCAREA

Ordem SYCETIIDA

Familia Sycettidae

? Sycon sp.

Não foi possível a identificação de diversos espécimens deste grupo devido à insuficiência de material coletado. As colônias encontradas eram geralmente pequenas e extremamente finas, sendo

muito difícil retirá-las do substrato sem destruir totalmente sua estrutura. Encontram-se nesta categoria 10 espécimens que foram incluídos nas análises de porcentagem de cobertura, frequência de ocorrência e diversidade como "não identificado". Das espécies anteriormente listadas, *Reniera* sp., *Amphimedon viridis*, *Callyspongia* sp., *Myxilla mucronata*, *Clathria* sp. e *Chondrilla nucula* foram encontradas no local de estudo, mas não entraram nas análises por não estarem incrustando as pedras marcadas para as observações. As espécies 13, 15 e 16 da família Suberitidae foram consideradas em conjunto como espécie 16.

POLYCHAETA

Família Serpulidae

Spirorbis moerchi Levinsen, 1883

Spirorbis (*Paralaeospira*) *calypso* Zibrowius, 1969

Hydroides brachyacantha Rioja, 1941

Pomatoceros minutus Rioja, 1942

Família Sabellariidae

Phragmatopoma lapidosa Kinberg, 1867

Família Terebellidae

Polycirrus sp.

Família Eunicidae

Eunice tubifex Crossland, 1904.

Família Cirratulidae

Família Sabellidae

As duas espécies de *Spirorbis* (Serpulidae) foram consideradas juntas nas análises. Além das espécies apresentadas, duas outras morfoespécies não identificadas foram chamadas Serpulideo 1 e 2.

MOLLUSCA

Classe Bivalvia

Família Ostreidae

Ostrea puelchana Orb., 1841

Família Chamidae

Chama congregata Conrad, 1833

Frequentemente foram encontrados restos de conchas de bivalves mortos e ainda não recobertos por outros organismos. A sua área de cobertura foi registrada na categoria "conchas" que, por sua vez, foi utilizada nas análises de porcentagem de cobertura total de bivalvia.

CNIDARIA

Classe Hydrozoa

Subclasse Athecatae

Família Eudendriidae

Eudendrium sp.

Subclasse Thecatae

Familia Halopteriidae

Halopteris diaphana (Heller, 1868)

Familia Kirchenpaueriidae

Kirchenpaueria halecioides (Alder, 1859)

Familia Campanulariidae

Clytia sp.

Obelia dichotoma (Linnaeus, 1758)

As espécies de Cnidaria apareceram esporadicamente e foram pouco abundantes. Estes fatores, associados à dificuldade de distinção das mesmas em campo foram responsáveis pela não inclusão deste grupo nas análises subsequentes.

Entre os grupos identificados, briozoários, ascídias, esponjas, serpulídeos e bivalves foram os melhores representados nesta comunidade, tanto em frequência como em abundância.

2.2. Ocorrência das Espécies

A figura 5 mostra as 19 espécies mais abundantes em termos de sua frequência em relação ao número total de pedras examinadas, para os dois costões, estratos e tamanhos de pedra. Analisando os resultados apresentados na figura 5, pode-se notar que todas as espécies foram mais frequentes na Ponta do Baleeiro (exceção de *Spirorbis* spp., *Serpulideo* 2, *Ostrea puelchana*), no

estrato inferior (exceção de *Spirorbis* spp. e Serpulideo 1) e nas pedras grandes.

BRYOZOA

Das espécies anteriormente mencionadas, *Exechonella antillea*, *Cleidochasma porcellanum*, *Celleporaria atlantica* e *Rhynchozoon verruculatum* ocorreram somente na Ponta do Baleeiro, enquanto que o grupo das espécies arborescentes ocorreu somente na Praia Grande. Todas as espécies ocorreram com maior frequência no estrato inferior e nas pedras grandes, sendo que *Steginoporella buskii*, *Beania hirtissima*, *Exechonella antillea*, *Dakaria vaginata*, *Arthropoma cecilii*, *Parasmittina trispinosa*, *Cleidochasma porcellanum*, *Celleporaria atlantica*, *Nolella gigantea* e as arborescentes ocorreram apenas no estrato inferior; *Exechonella antillea*, *Arthropoma cecilii*, *Parasmittina trispinosa*, *Cleidochasma porcellanum*, *Celleporaria atlantica*, *Rhynchozoon verruculatum* e as arborescentes ocorreram somente nas pedras grandes.

ASCIDIACEA

Entre as espécies de ascídias, a exemplo do que foi observado para briozoários, a grande maioria ocorreu no estrato inferior da Ponta do Baleeiro e nas pedras grandes. Exceção feita a *Aplidium* sp., *Botryllus niger* e *Symplegma brakenhielmi*, que foram mais frequentes na Praia Grande. O grupo Didemnidae 1, *Didemnum lutarium*, *Didemnum ahu*, *Trididemnum orbiculatum*, *Polysyncraton amethysteum*, *Distaplia bermudensis*, *Clavelina oblonga*, *Polyclinum constellatum*, *Aplidium* sp., *Botryllus giganteus*, *Eusynstyela tinctoria* e *Phallusia*

nigra ocorreram somente no estrato inferior. *Didemnum vanderhorsti*, *Didemnum ahu*, *Polysyncraton amethysteum*, *Distaplia bermudensis*, *Clavelina oblonga*, *Polyclinum constellatum*, *Aplidium* sp., *Botryllus giganteus* e *Phallusia nigra* ocorreram somente nas pedras grandes.

PORIFERA

A maioria das espécies de Porifera ocorreram na Ponta do Baleeiro, com exceção de *Adocia* sp. que foi mais frequente na Praia Grande, e de *Sycon* sp. que ocorreu igualmente nos dois costões. Todas as espécies ocorreram com maior frequência no estrato inferior e em pedras grandes, sendo que, para a maioria, estas foram as únicas situações encontradas.

POLYCHAETA

As espécies, em geral, foram mais frequentes na Ponta do Baleeiro, no estrato inferior e nas pedras grandes. *Eunice tubifex* ocorreu somente na Ponta do Baleeiro e Sabellidae somente na Praia Grande, enquanto que Serpulideo 2 e *Phragmatopoma lapidosa* ocorreram com maior frequência na Praia Grande. Em relação ao nível de maré, *Spirorbis* spp. e Serpulideo 1 ocorreram praticamente com a mesma frequência nos dois estratos, Cirratulidae foi mais frequente no estrato superior e *Eunice tubifex* e Sabellidae ocorreram apenas no estrato inferior. Cirratulidae e Sabellidae foram encontrados somente nas pedras grandes.

BIVALVIA

Ostrea puelchana foi mais frequente na Praia Grande enquanto que *Chama congregata* na Ponta do Baleeiro. As duas espécies ocorreram com maior frequência no estrato inferior e em pedras grandes, sendo que *C. congregata* ocorreu exclusivamente no estrato inferior.

2.3. Porcentagem de Cobertura

Considerando a fauna incrustante como um todo (Figs. 6 a 9), podemos observar que a maior porcentagem de cobertura ocorreu nas pedras grandes localizadas nos estratos inferiores de ambos os costões. Considerando apenas as pedras pequenas, a maior porcentagem de cobertura também ocorreu nos estratos inferiores. Nos estratos superiores a porcentagem de cobertura foi mínima.

A flora representou boa porcentagem da comunidade, especialmente nos estratos superiores e pedras pequenas (Figs. 6 e 8). Composta principalmente por cianofíceas e, em menor abundância, por algas não incrustantes de talo mole. Nos estratos inferiores e nas pedras grandes, algas vermelhas calcáreas constituíram a flora, com baixa porcentagem de cobertura.

Em todas as pedras e nas 8 situações analisadas (são 8 as combinações possíveis entre tamanhos de pedra, estratos e costões) foi encontrada uma grande quantidade de superfície de rocha nua. Nas pedras pequenas esta superfície foi geralmente maior que nas grandes. Entre as pedras grandes, aquelas localizadas nos estratos superiores apresentaram maior quantidade de superfície não recoberto.

ta e, entre as pequenas, as da Praia Grande é que apresentaram os maiores valores (Figs. 6 a 9).

BRYOZOA

A figura 10 mostra a evolução da porcentagem de cobertura ao longo de 1990 e 1991 para as diferentes situações estudadas. Na Ponta do Baleeiro, tanto pedras grandes como pequenas apresentaram porcentagem de cobertura de briozoários próxima a zero no estrato superior. Já no estrato inferior, a porcentagem de cobertura das pedras grandes aumentou desde o início do experimento até dezembro de 1990 (valor máximo de 45%), sofreu uma queda durante o verão e voltou a aumentar depois do inverno de 1991 até atingir, em novembro de 1991, valores semelhantes a novembro e dezembro de 1990. As pedras pequenas deste mesmo estrato apresentaram cobertura de briozoários sempre pequena, com valores máximos entre 3 e 4,5%.

No estrato superior da Praia Grande o padrão de cobertura, tanto para pedras grandes como para as pequenas foi semelhante ao da Ponta do Baleeiro, isto é, com valores todos próximos a zero. Já no estrato inferior, a cobertura das pedras grandes foi bem menor do que a da Ponta do Baleeiro, somente atingindo valores superiores a 10% após agosto de 1991. Não foi constatado o mesmo padrão de aumento da cobertura ao longo de 1990 como aconteceu na Ponta do Baleeiro. Neste estrato as pedras pequenas foram pouco colonizadas por briozoários apresentando um único pico de 14% em fevereiro de 1991.

De modo geral, houve cobertura significativa de briozoários apenas nas pedras grandes do estrato inferior da Ponta do Baleeiro

e, em segundo lugar, nas pedras grandes do estrato inferior da Praia Grande. Pedras pequenas e os estratos superiores praticamente não foram colonizados por briozoários.

ASCIDIACEA

Na figura 11 pode-se observar que a cobertura foi muito pequena no estrato superior da Ponta do Baleeiro, não atingindo 5%. Houve um único pico de cobertura nas pedras grandes em fevereiro de 1991 (9%). Já no estrato inferior deste mesmo costão, as pedras grandes tiveram inicialmente 15% de cobertura com tendência à diminuição deste valor durante 1990 e mantendo valores relativamente estáveis e por volta de 5% após outubro de 1990, com ligeiro aumento em novembro de 1991 (9,4%). O decréscimo observado não foi proporcional ao aumento da cobertura de briozoários neste mesmo local e para estas mesmas pedras. As pedras pequenas, no estrato inferior da Ponta do Baleeiro apresentaram cobertura mínima de ascídias, próxima a zero, com exceção de janeiro de 1990 (6%).

No estrato superior da Praia Grande a cobertura das pedras grandes foi praticamente nula e não houve colonização alguma em pedras pequenas. Já no estrato inferior, a cobertura de ascídias das pedras grandes foi semelhante àquela observada na Ponta do Baleeiro, por volta de 20%, com tendência a decrescer ao longo de 1990. Este valor chegou a zero em novembro e dezembro deste mesmo ano e voltou a crescer até atingir valores de 15,5% em abril e 16,5% em maio de 1991 para depois decrescer novamente. As pedras pequenas tiveram cobertura muito próxima a zero durante os dois anos, com exceção de janeiro de 1990 (9%).

De um modo geral a maior cobertura de ascídias ocorreu nas pedras grandes situadas no estrato inferior de ambos os costões, com valores semelhantes entre eles e a mesma tendência à diminuição destes valores ao longo de 1990. Da mesma forma que para os briozoários, pedras pequenas e estratos superiores foram pouco colonizados por ascídias.

PORIFERA

De acordo com a figura 12, a porcentagem de cobertura foi muito pequena, tanto nas pedras grandes como nas pequenas situadas no estrato superior da Ponta do Baleeiro, com valores sempre iguais ou próximos a zero. No estrato inferior deste costão, as pedras grandes apresentaram 4 a 10% de cobertura de esponjas. Já as pedras pequenas tiveram cobertura praticamente nula com exceção de maio de 1990, quando alcançou 5%.

No estrato superior da Praia Grande, a exemplo do que ocorreu na Ponta do Baleeiro, a cobertura foi próxima a zero com um pico de 5% para pedras pequenas em janeiro de 1991. No estrato inferior deste costão a cobertura nas pedras grandes também foi próxima a zero e o aparecimento de esponjas ocorreu apenas nas pedras pequenas em abril (7,5%) e junho (1,6%) de 1991.

De um modo geral, como para os outros grupos, somente as pedras grandes situadas no estrato inferior dos costões tiveram alguma cobertura significativa de esponjas. Assim como para os briozoários, a abundância de esponjas foi maior na Ponta do Baleeiro.

CNIDARIA

Em ambos os costões e em todas as situações a cobertura de cnidários foi muito pequena ou nula. O maior valor foi observado em maio de 1991 (4,5%) para pedras pequenas, no estrato superior da Ponta do Baleeiro.

POLYCHAETA

Na figura 13, pode-se observar que no estrato superior da Ponta do Baleeiro, houve grande variação mensal na porcentagem de cobertura das pedras grandes, com valores entre 7 e 15% e ligeira tendência a um aumento destes valores até fevereiro de 1991 e depois uma queda contínua até novembro de 1991. Pedras pequenas também apresentaram muita variação na porcentagem de cobertura até abril de 1991. A cobertura de poliquetas nestas pedras foi geralmente muito pequena com um pico de 4,2% em fevereiro de 1991 que corresponde a um aumento de cobertura nas pedras grandes. Já no estrato inferior, tanto pedras grandes como pequenas apresentaram pequena porcentagem de cobertura com tendência à ligeira elevação nas pedras grandes entre janeiro de 1990 e abril de 1991 (6%).

No estrato superior da Praia Grande (Fig. 13B), a porcentagem de cobertura das pedras grandes foi próxima a zero até julho de 1990, ocorrendo após um pequeno aumento até 4,2% em fevereiro de 1991 e um máximo de 12,7% em novembro de 1991. As pedras pequenas não apresentaram poliquetas com exceção de maio, agosto e novembro de 1991. Já no estrato inferior deste costão a cobertura das pedras grandes variou entre 6 e 17%, com picos em maio e junho de 1990 e janeiro de 1991. Nas pedras pequenas o recobrimento foi próximo a

zero com exceção de abril e setembro de 1990 e fevereiro e agosto de 1991, isto é, os picos de cobertura foram um pouco defasados daqueles das pedras grandes.

De um modo geral, ocorreu uma inversão do padrão observado para os três primeiros grupos nas pedras grandes da Ponta do Baleeiro, com maior porcentagem de cobertura no estrato superior do que no inferior. Pedras pequenas continuaram a ser menos recobertas do que pedras grandes.

BIVALVIA

Tanto no estrato superior como no inferior da Ponta do Baleeiro, a porcentagem de cobertura de pedras grandes e pequenas foi muito pequena e próxima a zero (Fig. 14A).

No estrato superior da Praia Grande (Fig. 14B), os valores de porcentagem de cobertura também foram baixos com máximos de 5% em fevereiro e dezembro de 1990 e entre abril e junho de 1991 para pedras grandes. Nas pedras pequenas o valor máximo foi de 6,8% em maio de 1991. No estrato inferior deste costão a cobertura das pedras grandes por bivalves foi maior com valores entre 8 e 19% entre janeiro e dezembro de 1990, seguidos por uma queda constante destes valores até agosto de 1991. Nas pedras pequenas a cobertura foi relativamente constante entre 4-7% com um pico de 16,5% em junho de 1990 e outros dois menores em fevereiro e agosto de 1991.

De um modo geral, os bivalves apresentaram maior porcentagem de cobertura nas pedras grandes situadas no estrato inferior da Praia Grande, acompanhando o padrão dos outros grupos neste costão.

2.4. Associação entre Espécies

As espécies mais frequentes foram estudadas: *Steginoporella buskii*, *Labioporella sinuosa*, *Beania hirtissima*, *Celloporaria mordax*, o grupo em "rede" e o grupo *Schizoporellidae* 1, entre os briozoários; *Didemnum perlucidum*, *Didemnum vanderhorsti*, *Didemnum psammathodes* e o grupo *Didemnidae* 1 entre as ascídias; *Spirorbis* spp., *Pomatocerus minutus*, *Hydroides brachyacantha* e *Serpulideo* 1 e 2, entre os poliquetas; *Mycale* (*Aegogropila*) *americana* e *Suberetidae* - Esp. 16 entre os poríferos; *Ostrea puelchana* e *Chama congregata* entre os bivalves.

No estrato superior da Ponta do Baleeiro, a maioria das espécies não apresentou a frequência mínima necessária para realizar os testes. Os pares *Spirorbis* spp./*Pomatocerus minutus* e *Serpulideo* 1/*P. minutus* apresentaram associação significativa devido à grande frequência de pedras sem nenhuma das espécies do par testado. No par *Spirorbis* spp./*Serpulideo* 1, ambas as espécies ocorreram com mais frequência na presença da outra (Fig. 15).

No estrato inferior da Ponta do Baleeiro, foram realizados testes para 122 pares de espécies, sendo que 93 deles foram não significativos. Para os pares *Didemnidae* 1/*Beania hirtissima*, *Steginoporella buskii*/rede, *Labioporella sinuosa*/rede, *L. sinuosa* /*Schizoporellidae* 1, rede/*Celloporaria mordax* e *Schizoporellidae* 1/*C. mordax* houve associação positiva, isto é, pedras com ambas as espécies foram as mais frequentes. Nos pares *Didemnum perlucidum*/*Didemnidae* 1, *D. perlucidum*/*Beania hirtissima*, *Didemnum*

psammathodes/Beania hirtissima, Mycale americana/Serpulideo 1, Chama congregata/Schizoporellidae 1 e C. congregata/Celleporaria mordax houve dissociação, isto é, ambas as espécies foram mais frequentes na ausência da outra. A figura 15 mostra as relações observadas entre os demais pares para os quais o teste de associação foi significativo.

No estrato superior da Praia Grande, a baixa frequência das espécies só permitiu a realização de dois testes com os pares *Spirorbis* spp./*Pomatocerus minutus* e *Spirorbis* spp./*Hydroides brachyacantha*, cujos resultados mostraram associação significativa devido ao grande número de pedras sem ambas as espécies. Nos dois casos, *Spirorbis* spp. foi mais frequente na ausência da outra espécie do par, enquanto que a segunda espécie era mais frequente na presença de *Spirorbis* spp. (Fig. 16).

No estrato inferior da Praia Grande, foram realizados 33 testes dos quais 26 foram não significativos. Entre os 7 pares com relação significativa, nunca houve associação ou dissociação para as duas espécies do par, mas sim, enquanto que a presença de uma era favorecida pela presença da outra, o inverso acontecia com esta última ou vice-versa (Fig. 16).

De um modo geral, observou-se nos pares estudados uma tendência à dissociação entre as espécies, isto é, a espécie foi mais frequente na ausência da outra do par; o segundo padrão mais observado foi a associação entre espécies, principalmente envolvendo briozoários e poliquetas. O número de vezes em que uma interação foi observada entre espécies do mesmo grupo ou de grupos diferentes é apresentado na tabela a seguir:

	BRxBR	BRx	AxA	Ax	PxP	Px	PQxPQ	PQx	BIxBI	BIx
	Outros		Outros		Outros		Outros		Outros	
A	14	7	1	5	0	3	8	1	1	1
D	3	16	3	8	0	7	5	3	1	7
I	1	7	0	3	0	5	5	2	0	2

Obs.: BR = Bryozoa, A = Ascidiacea, P = Porifera, PQ = Polychaeta, BI = Bivalvia; A = associação, D = dissociação, I = indiferença

2.5. Diversidade

De maneira geral, a diversidade da comunidade nas pedras da Ponta do Baleeiro foi maior do que na Praia Grande, sendo a maior diferença encontrada no estrato inferior para pedras grandes. A diversidade nestas pedras tendeu a aumentar ao longo do período de estudo. No estrato superior, a diferença entre os dois costões não foi tão acentuada. Para as pedras pequenas, a diversidade foi sempre muito baixa nos dois costões (Fig. 17).

A diversidade variou mensalmente, mas não apresentou qualquer padrão sazonal característico. Os valores máximos e mínimos observados na figura 17 não aconteceram na mesma época nos dois anos de estudo.

Em termos da variação entre as pedras grandes observadas a cada mês (barras de erro da figura 17), para o estrato superior ela foi semelhante nos dois costões, mas para o inferior ela foi maior na Praia Grande. Para as pedras pequenas, por outro lado, a varia-

ção foi maior na Praia Grande para os dois estratos.

Uma análise de variância foi realizada para comparar a diversidade entre estratos e costões, somente em relação às pedras grandes, já que o grande número de pedras pequenas com diversidade igual a zero impossibilitou a realização da análise para as mesmas. Nos meses de julho, agosto e setembro de 1990 não houve homogeneidade de variâncias entre os tratamentos e a análise também não foi realizada. Na tabela VII verifica-se que houve diferença significativa entre os costões na maioria dos meses e entre os estratos em todos os meses. A interação entre estratos e costões não foi significativa na maioria dos meses, isto é, a relação de maior ou menor diversidade entre os dois estratos foi a mesma nos dois costões.

Pedras com diversidade semelhante podem apresentar uma composição específica bastante diversa, conforme a tabela VIII, onde pode-se observar que a maioria das espécies ocorreram em pequeno número de pedras, fazendo com que a assembléia de espécies fosse diferente de pedra para pedra. Esta tabela refere-se somente às 19 espécies mais abundantes (ver Fig. 5) e a três meses representativos de cada estação do ano em 1990, antes que o experimento de transposição fosse realizado.

A figura 18 apresenta a relação existente entre diversidade e porcentagem de cobertura total da fauna para as pedras grandes. A tendência geral é de aumento de diversidade com o aumento da porcentagem de cobertura.

2.6. Dominância

Na tabela IX estão registradas as espécies que se tornaram dominantes em algumas das pedras nos oito meses escolhidos para representar as quatro estações do ano, nos dois anos de estudo. Somente pedras não transpostas entre costões ou estratos foram analisadas.

Pedras pequenas apresentaram porcentagem de cobertura muito baixa e raramente foram dominadas por uma espécie, a não ser no estrato inferior da Praia Grande, onde 9 espécies diferentes apareceram como dominantes. As pedras grandes foram geralmente dominadas por poliquetas e bivalves (conchas mortas na maioria das vezes) nos estratos superiores dos dois costões. Já no estrato inferior da Ponta do Baleeiro, estas pedras foram dominadas por briozoários, enquanto que na Praia Grande por bivalves (conchas mortas) e briozoários. Eventualmente, ascídias, esponjas e poliquetas também dominaram nos estratos inferiores. O número total de diferentes espécies dominando foi maior no estrato inferior e nas pedras grandes.

Considerando o número de pedras com uma espécie dominante, a tabela X mostra novamente que poucas pedras pequenas apresentaram espécies dominantes. Na Ponta do Baleeiro, quase todas as pedras grandes do estrato superior e somente 25 a 50% das pedras do inferior tinham uma espécie dominante. Na Praia Grande a situação se inverte, sendo que é no estrato inferior que quase todas as pedras grandes têm uma espécie dominante, enquanto que no superior somente metade delas.

2.7. Curva Espécie-Área

Nos dois costões houve uma relação positiva entre o número de espécies e a área, tanto das pedras como das subamostragens (Fig. 19).

Na Ponta do Baleeiro foram obtidas as seguintes retas de regressão: $\text{LnNE} = -0,08 + 0,49 \text{ LnA}$ para as subamostragens e $\text{LnNE} = -0,66 + 0,60 \text{ LnA}$ para as pedras, onde NE = número de espécies e A = área da pedra ou da subamostra. Neste local o número de espécies encontrado sob as pedras foi igual ao esperado ($t = -0,268$, $p = 0,79$).

Na Praia Grande, as equações de regressão foram as seguintes: $\text{LnNE} = 0,60 + 0,33 \text{ LnA}$ para as pedras e $\text{LnNE} = 0,26 + 0,33 \text{ LnA}$ para as subamostragens. Neste local, o número de espécies encontrados sob as pedras foi maior do que o esperado ($T = 2,053$, $p = 0,047$).

As retas de regressão também indicam que a taxa de incremento do número de espécies com a área da face inferior da pedra foi maior na Ponta do Baleeiro. O número médio de espécies encontrado em cada situação (desvio padrão entre parêntesis) também mostra este fato, sendo que o número médio de espécies foi ligeiramente maior na Praia Grande para os dois tamanhos menores de pedras, mas foi maior na Ponta do Baleeiro para as pedras maiores:

		30 cm ²	150 cm ²	300 cm ²	600 cm ²
Ponta do	Pedras	4,2(1,9)	11,0(2,9)	15,8(6,2)	23,6(4,6)
Baleeiro	Subamostra	5,2(2,5)	11,8(2,4)	16,8(5,6)	20,6(5,0)
Praia	Pedras	5,4(1,8)	11,2(3,3)	14,4(3,4)	13,2(4,5)
Grande	Subamostra	4,2(0,8)	6,4(1,3)	9,8(2,9)	11,8(5,4)

2.8. Organismos Vágeis

Organismos vágeis foram registrados ao longo do estudo e as espécies carnívoras ou raspadoras, cuja atividade poderia constituir uma fonte de perturbação para a comunidade incrustante, foram contabilizadas na tabela XI.

Gastropoda foi o grupo mais abundante e frequente, formado pelas espécies: *Tricolia affinis*, *Bittium varium*, *Anachis lyrata*, *Cosioanachis sertulariarum*, *C. catenata*, *Morula nodulosa*, *Tegula viridula*, *Siphonaria pectinata*, *Seila adamsi*, *Fissurella clenchi*, *Mitrella argus*, *Diodora cayenensis*, *Thais haemastoma* e *Pisania pusio*. Dentre estas, *Tegula viridula* foi a mais abundante e, tratando-se de uma espécie herbívora, seu principal efeito seria de abrir espaço para a fauna através da predação das algas, mas por outro lado, sua locomoção poderia causar a mortalidade de jovens recrutas. A espécie de Polyplacophora encontrada foi *Ischnochiton striolatus*.

Entre os Crustacea, apareceram: *Eurypanopeus abbreviatus*,

Pachygrapsus transversus, *Hexapanopeus schmitti* e *Petrolisthes armatus* e ermitões da família Diogenidae. Entre os Echinodermata: *Echinometra lucunter*, *Arbacia lixula*, *Lytechinus variegatus* e Ophiuroidea. Os Turbellaria não foram identificados.

Nas pedras pequenas foram encontrados sempre poucos indivíduos. Os gastrópodos e crustáceos apresentaram o mesmo padrão: na Ponta do Baleeiro foram as pedras grandes localizadas no estrato superior que apresentaram maior número de indivíduos, distribuídos em maior número de pedras, em praticamente todos os meses; já na Praia Grande, as pedras grandes apresentaram maior quantidade de indivíduos, tanto no estrato superior como inferior. Polyplacophora e Echinodermata foram mais abundantes no estrato inferior tanto na Ponta do Baleeiro como na Praia Grande, sendo que os primeiros também foram abundantes no estrato superior da Praia Grande.

3. EXPERIMENTOS

3.1. Estabilização das Pedras Pequenas

A figura 20 apresenta os valores de diversidade encontrados para cada uma das combinações entre os dois tratamentos analisados (estrato e condição da pedra: sucessão (S), recrutamento (R) ou pedra livre (PL)) nas três fases do experimento realizado na Ponta do Baleeiro.

Os dados a seguir mostram os resultados obtidos a partir dos

testes estatísticos realizados:

		Ago-Set/90	Out-Nov/90	Jan-Fev/91
Comparação entre estratos		U=29,5 p=0,54	U=64,5 p=0,003	U=25,0 p=0,00
Comparação entre as condições	ES	KW=5,54 p=0,06	KW=2,96 p=0,23	KW=10,38 p=0,00
	EI	U=6,0 p 0,51	KW=10,19 p=0,006	KW=9,78 p=0,008

Obs.: U = Teste de Mann-Whitney, KW = Teste de Kruskal-Wallis, ES = estrato superior, EI = estrato inferior

No início do experimento (agosto/setembro-1990) não houve diferença significativa na diversidade nem entre os estratos nem entre as condições da pedra. No entanto, no estrato superior, a estabilização das pedras teve um efeito de aumentar a diversidade.

Nas fases seguintes do experimento (outubro/novembro-1990 e janeiro/fevereiro-1991) ocorreu uma diferença significativa da diversidade entre os dois estratos e, no estrato inferior, entre as condições (Fig. 20). O recrutamento de espécies foi maior no estrato inferior, elevando a diversidade tanto de pedras de sucessão como de recrutamento em relação às suas correspondentes do estrato superior.

No estrato superior a diversidade das pedras de sucessão e de recrutamento se manteve praticamente constante ao longo do experimento, enquanto que a das pedras livres variou, provavelmente porque o número de pedras analisadas não foi constante (como estas

pedras estavam livres, em alguns meses não foi possível encontrá-las). Já no estrato inferior, a partir de outubro/novembro-1990, o seguinte padrão se manteve: pedras de sucessão e de recrutamento com diversidade em elevação e maior que a das pedras livres.

Os resultados deste experimento indicam que houve um efeito de aumento da diversidade em função da estabilização das pedras no estrato inferior, onde as pedras foram rapidamente colonizadas. No estrato superior, onde a colonização foi mais lenta, talvez o mesmo efeito pudesse ser observado em um experimento de maior duração.

3.2. Recrutamento

A figura 21 apresenta os valores médios de abundância de indivíduos e diversidade para cada tipo de placa, nos dois estratos da Ponta do Baleeiro. O recrutamento foi mais intenso nas placas sobre pedras (P) e placas superiores (S) do estrato inferior e a variabilidade entre as placas nos diversos meses de observação foi grande (barras de erro padrão na Fig. 21A e B).

A análise de variância (Tab. XII) mostrou uma diferença significativa entre estratos e entre tipos de placa, assim como uma interação significativa entre estes tratamentos, isto é, o padrão de recrutamento nas placas foi diferente em cada um dos estratos (Fig. 21B). No estrato superior não houve diferença significativa da diversidade entre as placas, ao contrário do que se verificou no estrato inferior, onde a diversidade nas placas sobre pedra e superior foi bem maior do que das outras duas placas. Neste

estrato, as placas apoiadas sobre areia (A) apresentaram a menor diversidade, mas uma grande variação entre elas (ver barras de erro padrão na Fig. 21B), enquanto que as placas superiores (S) foram as que tiveram maior diversidade, acompanhada de menor variação.

De uma maneira geral, as placas do estrato superior apresentaram menor diversidade, acompanhando a menor taxa de recrutamento neste local. Neste estrato percebe-se uma tendência à maior colonização das placas sobre pedra e superior, como foi observado para o estrato inferior, mas a baixa taxa de recrutamento provavelmente está mascarando uma possível diferença entre elas.

Os resultados obtidos no estrato inferior mostram que, em relação ao recrutamento, as pedras colocadas sobre areia ou enterradas (simuladas pelas placas A) apresentam um microambiente bastante diferente daquelas colocadas sobre outras pedras e que mantêm diferentes vãos permitindo a circulação de água (simuladas pelas placas P e S). Do mesmo modo, a face superior das pedras (simulada pelas placas I) foi menos favorável ao recrutamento do que as superfícies voltadas para baixo (placas P e S).

3.3. Transposição das Pedras

A figura 22 (A e B) mostra a evolução da diversidade da fauna incrustante nas pedras que foram trocadas de estrato em um mesmo costão, isto é, uma pedra que aparece na figura como sendo do estrato inferior estava originalmente no estrato superior e vice-versa. Nos dois costões, pedras grandes transpostas do estrato

superior para o inferior, aumentaram a diversidade e vice-versa, sendo que na Praia Grande houve uma queda da diversidade do estrato inferior em junho. As pedras pequenas, na Ponta do Baleeiro, mantiveram os mesmos valores de diversidade do estrato original e, na Praia Grande, elas foram perdidas e não puderam ser analisadas.

A figura 23 (A e B) mostra a evolução da diversidade nas pedras que foram trocadas de costão, mas que permaneceram no mesmo estrato. Pedras grandes do estrato inferior que estavam na Praia Grande, quando no Baleeiro, apresentaram um aumento inicial da diversidade até os níveis das outras pedras originais da Ponta do Baleeiro, mas após abril a diversidade diminuiu a níveis inferiores daqueles encontrados originalmente na Praia Grande (Fig. 17B, 23A). As pedras grandes do estrato inferior originais da Ponta do Baleeiro, quando na Praia Grande, apresentaram diminuição da diversidade a níveis inferiores daqueles encontrados nas pedras originais deste costão ((Fig. 17B, 23B). Pedras grandes do estrato superior da Praia Grande, quando na Ponta do Baleeiro, apresentaram aumento da diversidade inicialmente e diminuição após abril, acompanhando a tendência das outras pedras grandes neste local (Fig. 23A, 17A).

As pedras pequenas da Praia Grande transpostas para a Ponta do Baleeiro desapareceram e, entre aquelas transpostas no sentido contrário, as do estrato superior apresentaram diversidade igual a zero (como as outras na mesma situação - Fig. 17B) e as do estrato inferior tiveram aumento de diversidade a partir de junho (Fig. 23B).

A figura 24 apresenta os dendogramas de similaridade entre as

pedras grandes dos estratos superior e inferior. No estrato superior não houve uma diferenciação nítida entre as pedras da Ponta do Baleeiro e da Praia Grande em outubro, antes da transposição. Em abril e novembro houve uma tendência a que as pedras transpostas ficassem mais similares àquelas do local-destino, mas como somente uma pedra deslocada da Praia Grande para o Baleeiro foi encontrada, a interpretação deste resultado não é conclusiva (Fig. 24A).

No estrato inferior houve uma separação nítida entre as pedras dos dois costões em outubro, com uma única exceção. Após a transposição houve uma tendência geral das pedras tornarem-se mais similares àquelas da Praia Grande, tanto para as pedras trazidas do Baleeiro como para aquelas levadas a este costão. Neste caso, as características da Praia Grande foram preponderantes, fazendo com que a comunidade das pedras trazidas da Ponta do Baleeiro fosse transformada pelo novo ambiente, e com que a comunidade da única pedra re-encontrada, que foi deslocada da Praia Grande para a Ponta do Baleeiro permanecesse mais similar àquelas do local-origem (Fig. 24B).

A figura 25 apresenta os dendogramas de similaridade para as pedras grandes que foram trocadas de estrato no mesmo costão. Em outubro, na Ponta do Baleeiro, as pedras dos dois estratos formaram grupos distintos. Em abril houve uma tendência das pedras transpostas tornarem-se mais similares àquelas do local-destino e, em novembro, este mesmo resultado foi obtido para todas as pedras transpostas (Fig. 25A).

Na Praia Grande, por outro lado, não existiu uma distinção clara entre as pedras dos dois estratos antes da transposição (outubro). Em abril as pedras transpostas nas duas direções apre-

sentaram os dois resultados possíveis, isto é, algumas permaneceram mais similares às pedras do local-origem e outras tornaram-se mais similares àquelas do local-destino. Em novembro poucas pedras foram reencontradas, mas a tendência maior foi permanecer mais similar às pedras do local-origem (Fig. 25B).

De maneira geral, a comunidade das pedras transpostas tornou-se mais semelhante àquela encontrada no local-destino, tanto para as transposições entre estratos como entre costões. Alguns casos ficaram dúbios em função do pequeno número de pedras reencontradas (estrato superior) ou em função da distinção inicial pouco nítida entre as pedras (Praia Grande).

Para as pedras pequenas não foi possível analisar os resultados deste experimento, pois a maioria não pode ser reencontrada após a transposição.

DISCUSSÃO

Pouca atenção tem sido dada à estrutura do ambiente e suas condições físico-químicas como fatores ecológicos primordiais na organização de uma comunidade. O ambiente físico aparece nos trabalhos ecológicos através de uma descrição de suas características, mas seu papel como agente ecológico tem sido negligenciado quando comparado a outros temas, como competição e predação (Underwood 1985, McCoy & Bell 1991).

Em São Sebastião, a salinidade da água variou muito pouco ao longo do ano e, portanto, é improvável que atue como agente de se-

leção sazonal na ocorrência das espécies. A temperatura, por outro lado, variou sazonalmente, mas a flutuação na abundância das espécies (porcentagem de cobertura) não apresentou correlação com esta variação.

McCoy & Bell (1991) definiram 3 aspectos da estrutura ambiental: heterogeneidade - que compreende a variação que pode ser atribuída à abundância relativa de diferentes componentes estruturais; complexidade - que compreende a variação que pode ser atribuída à abundância absoluta de cada componente estrutural e, por último, escala - que compreende a variação que pode ser atribuída ao tamanho da área ou volume utilizados para se medir os outros dois aspectos.

Ambientes com estrutura espacial mais complexa permitem a coexistência de espécies, pois fornecem proteção a estresse físico-químico, refúgio contra predadores, obstáculos à competição direta, e modificam a disponibilidade de recursos e sua taxa de utilização (McGuinness & Underwood 1986, Safriel & Ben-Eliahu 1991). Heterogeneidade espacial também aumenta a probabilidade de que os fatores que causam extinções localizadas não afetem todo o ambiente do mesmo modo e ao mesmo tempo, permitindo a recolonização dos locais atingidos e, como consequência, a persistência das espécies (Fahrig & Paloheimo 1988). No costão rochoso, fendas, buracos, poças de maré e superfícies com diferentes orientações criam um ambiente estruturalmente complexo. Matações de diferentes tamanhos (pedras soltas) incrementam ainda mais a arquitetura deste ambiente.

Kotliar & Wiens (1990) propõem que o estudo de heterogeneidade ambiental leve em conta o aspecto hierárquico do mosaico de manchas

do ambiente, ao se definir a escala do sistema de estudo. No ambiente aqui estudado, a menor escala utilizada foi a própria pedra. Constatou-se a existência de pedras em quatro situações que poderiam alterar o microambiente existente sob as mesmas, gerando heterogeneidade entre elas: apoiadas sobre substrato rochoso ou areia, enterradas ou presas entre outras pedras, modificando a circulação de água e o espaço disponível sob as mesmas. Pedras pequenas foram encontradas em maior número de situações (alta heterogeneidade).

Considerando a heterogeneidade dentro de cada mancha (pedra), as pedras grandes apresentam maior probabilidade de reunirem diferentes tipos de substrato, texturas, pequenas fendas, depressões ou condições (por exemplo, o sombreamento da superfície inferior que pode ter maior variação sob pedras grandes), quando comparadas com as pequenas. McGuinness & Underwood (1986) verificaram que o número de espécies de animais sésseis aumentava pela presença de fendas e depressões escavadas experimentalmente em blocos de concreto, colocados na zona entremarés. As pedras estudadas em São Sebastião apresentavam superfície bastante plana, sem depressões ou fendas evidentes e frequentes e, por isso, este fator não foi levado em consideração.

Como nível seguinte, poderia-se considerar os estratos, em diferentes alturas de maré, e que reúnem coleções de variados tamanhos de pedra. Verificou-se que os estratos superiores apresentaram maior heterogeneidade interna, quanto à variação das condições das pedras. A variação entre estratos é decorrente dos diferentes períodos de emersão em baixamar e de outros fatores que covariam com este, como o grau de dessecação e a temperatura. A única variação

observada entre estratos, em termos espaciais, foi a existência de maior acúmulo de pedras nos estratos superiores e, portanto, maior ocorrência de pedras sobre outras pedras, e um maior acúmulo de areia nos inferiores e, conseqüentemente, maior ocorrência de pedras sobre areia.

Os dois costões estudados constituem o maior nível hierárquico deste trabalho. Como somente dois estratos em cada costão foram estudados, fica difícil avaliar a heterogeneidade interna de cada costão em função da variação entre estratos. Por outro lado, no que diz respeito à variação devido às condições das pedras, a Praia Grande foi mais heterogênea. A heterogeneidade entre costões foi decorrente da diferença no grau de hidrodinamismo, apesar de pequena, enquanto que outros aspectos como a porosidade das pedras e o grau de abrasão da areia não foram significativamente diferentes entre eles. A grande maioria das espécies ocorreu igualmente nos dois costões, com uma diferença de abundância, porém menor que a diferença entre estratos ou entre tamanhos de pedras, mostrando que a variação ambiental neste nível foi menos importante do que nos outros níveis, para a estruturação da comunidade.

A menor diversidade de espécies encontrada em pedras pequenas, estratos superiores e na Praia Grande, que foram os locais que apresentaram maior heterogeneidade interna entre os diferentes níveis de organização estudados, não corrobora a idéia de que a heterogeneidade ambiental é um dos fatores produtores de diversidade (Fahrig & Paloheimo 1988, McQuaid & Dower 1990). Explicações para este resultado pouco esperado poderiam ser outros fatores mais importantes, como perturbação ou interações biológicas, que masca-

rariam os efeitos da heterogeneidade ambiental; certas condições em que as pedras foram observadas, como por exemplo, enterradas, são fatores de redução de diversidade; outros aspectos do microambiente sob as pedras deveriam ser levados em conta como temperatura, retenção de umidade, textura do substrato, etc. McGuinness & Underwood (1986) também não obtiveram resultados sempre positivos, no sentido de que um aumento de complexidade estrutural do ambiente levaria à maior diversidade de espécies, indicando que outros fatores devem estar envolvidos na relação. Por outro lado, a heterogeneidade espacial, representada pelos diferentes tratamentos no experimento de recrutamento, promoveu variabilidade de espécies na colonização das placas.

A heterogeneidade espacial do ambiente, sobrepõe-se a heterogeneidade criada por variação temporal e por eventos de perturbação - esta última também seria uma fonte de heterogeneidade espacial (Sousa 1984).

White & Pickett (1985) definiram perturbação como qualquer evento relativamente isolado no tempo que rompe a estrutura de um ecossistema, comunidade ou população e altera recursos, disponibilidade de substrato ou o ambiente físico. Pickett *et al.* (1989) restringiram esta definição, aplicando o conceito de níveis hierárquicos de organização. Para estes autores, após a definição da estrutura mínima de um sistema que se quer estudar, estrutura esta constituída pelos componentes físicos do sistema e das interações que permitem a manutenção do mesmo ao longo do tempo, a perturbação pode ser definida como uma mudança nesta estrutura mínima causada por um fator externo ao nível hierárquico de interesse.

De acordo com os diferentes níveis hierárquicos analisados na discussão sobre heterogeneidade ambiental, o nível das pedras será o primeiro a ser focado. Estudos em outras regiões do mundo revelaram que a força das ondas durante tempestades e ressacas tem como efeito o deslocamento e rolamento das pedras, causando exposição da comunidade incrustante e morte de muitas espécies (Osman 1977, Sousa 1979b, Littler & Littler 1981, 1984, McGuinness 1987a, b).

Este tipo de perturbação também foi observado em São Sebastião, onde se trata de um evento isolado e pouco previsível, podendo ocorrer praticamente em qualquer época do ano. No litoral da Califórnia, 42% das pedras de tamanhos equivalentes aos aqui utilizados, em média, são perturbadas mensalmente (Sousa 1979b), enquanto que, em São Sebastião, a taxa de rolamento das pedras foi bem menor, variando de 18 a 46% a cada dois meses (porcentagem do número de pedras observadas pelo menos por 4 meses consecutivos e não do número total de pedras). Estas taxas são equivalentes às encontradas por McGuinness (1987a) na Austrália, onde foram estimadas pelo mesmo método aqui utilizado. Este autor argumenta que a metodologia utilizada por Sousa (1979b) - fotografias periódicas de quadrados fixos - tenha superestimado a taxa de deslocamento das pedras por monitorar somente as mais superficiais, mais sujeitas ao deslocamento.

No ambiente estudado por Osman (1977), Sousa (1979b) e McGuinness (1987b), perturbação tinha como efeito evitar a dominância das pedras por uma ou poucas espécies, já que a competição era intensa. O mesmo não pode ser dito para os costões em São Sebastião, onde as pedras tinham grande quantidade de rocha nua disponí-

vel à colonização e, provavelmente, competição seria um fator menos importante. Por outro lado, se a quantidade de rocha nua observada fosse resultado do contato da pedra com o substrato onde ela estava apoiada, então a perturbação causada pelas ondas poderia ser um fator importante para tornar disponível novos espaços. O efeito do rolamento foi maior do que o do deslocamento, porque expunha os organismos incrustantes à predação e à dessecação em maré baixa, causando alta mortalidade.

Pedras menores tendem a sofrer rolamento mais frequentemente (Osman 1977, Sousa 1979b, McGuinness 1987a), pois mesmo ondas de baixa energia podem movimentá-las. Entretanto, McGuinness (1987a) verificou que a relação entre porcentagem de rolamento e área da pedra explicava apenas 10% da variabilidade no aspecto "perturbação por ondas". Sousa (1979b, Fig. 2) observou que a relação entre o tamanho da pedra e a força necessária para movimentá-la é muito variável, para pedras de até 250 cm². Em São Sebastião, observou-se que as pedras pequenas ficavam mais frequentemente presas entre outras pedras ou enterradas na areia quando, então, estariam menos sujeitas à perturbação; este fato poderia explicar a variabilidade encontrada por Sousa (1979b). A correlação inversa entre tamanho da pedra e a probabilidade dela ser deslocada, provavelmente se aplica a tamanhos intermediários, sendo que pedras muito pequenas ou muito grandes fogem desta correlação; as primeiras porque ficariam presas entre outras pedras ou na areia (também observado por McGuinness 1987a) e as últimas porque são tão pesadas que não importa mais seu tamanho, pois nunca seriam deslocadas.

McGuinness (1987a) encontrou valores médios de deslocamento de

0,19 a 0,50 m em 18 dias, dentro da mesma faixa de variação dos valores de São Sebastião que foram de 0,49 m no inverno e 0,38 m no verão, em 15 dias. Este autor não encontrou relação significativa nem da porcentagem, nem da distância de deslocamento com o tamanho das pedras.

Sousa (1979b) atribuiu à alta frequência de perturbação, a baixíssima porcentagem de cobertura em pedras menores ou iguais a 25 cm². Esta baixa porcentagem de cobertura e pequena diversidade também foi observada neste estudo.

A resposta da comunidade a intensidades e/ou frequências crescentes de perturbação causada por ondas não é linear, pois sofre a influência de outros fatores, como por exemplo predação (Sousa 1980). A influência da predação na capacidade de resposta da comunidade às perturbações abióticas não foi abordada neste trabalho e permanece como um assunto importante a ser pesquisado futuramente.

Nas pedras pequenas estabilizadas experimentalmente, houve um acúmulo de espécies e um consequente aumento na diversidade. Isto aconteceu no estrato inferior, onde o recrutamento foi mais intenso. A diversidade semelhante nas pedras "de sucessão" e "de recrutamento" mostra a importância deste último para a diversidade final da comunidade. No estrato superior, o recrutamento menos intenso produziu resultados ambíguos, ora com as pedras de sucessão (agosto-setembro, outubro-novembro/90), ora com as pedras livres (janeiro-fevereiro/91) mais diversas. Um período de tempo mais longo seria necessário para haver acúmulo suficiente de espécies para verificar o efeito da estabilização das pedras neste estrato. Este experimento mostrou que o deslocamento e rolamento das pedras tem um efeito

sobre a comunidade incrustante de pedras pequenas, diminuindo sua diversidade. Sousa (1979b) obteve resultados semelhantes para a comunidade de algas fixadas sobre pedras, quando estas últimas são estabilizadas experimentalmente.

No nível dos estratos, pode-se identificar sua emersão periódica durante as marés baixas como uma forma de perturbação. Esta perturbação tem uma qualidade especial, que é a sua previsibilidade, permitindo aos organismos adaptar-se. Quando recorrente dentro do período de uma geração da espécie, a perturbação pode atuar como um agente de seleção natural (Sousa 1984). Tanto na Ponta do Baleeiro como na Praia Grande, o estrato superior apresentou uma comunidade de poucas espécies, geralmente com dominância de organismos com proteção à dessecação como tubos calcários de serpulídeos e conchas de bivalves. Segundo a previsão das Tábuas das Marés (DHN 1990, 1991), este estrato fica exposto frequentemente duas vezes ao dia e em horários pouco favoráveis para a fauna. Por outro lado, o estrato inferior fica geralmente exposto apenas nos horários em que há menor risco de estresse fisiológico para a comunidade, como no período da noite. Nos estratos inferiores, além dos grupos acima mencionados, os briozoários também dominaram algumas pedras. Estes últimos apresentam um exoesqueleto quitinoso ou calcário que pode fornecer uma certa proteção à dessecação. Ascídias e esponjas foram os grupos mais desprovidos de proteção à dessecação e sua abundância deve ser mais significativa em direção ao sublitoral.

Underwood (1980, 1985) verificou que o limite superior de distribuição de certas algas é causado não por dessecação, mas sim

por predação, pois em regiões mais altas do costão as algas estariam sob estresse fisiológico, facilitando o ataque de predadores. Em São Sebastião, não foram realizados experimentos para avaliar diretamente o papel dos predadores nesta comunidade. O registro de predadores em potencial ou perturbadores bióticos (animais raspadores) revelou que este pode ser um fator importante para a fauna sob as pedras grandes. Na Ponta do Baleeiro, o estrato superior apresentou grande número de possíveis perturbadores bióticos, além do problema da dessecação, e estes dois fatores podem estar atuando em conjunto no sentido de diminuir a diversidade e abundância da fauna. Já na Praia Grande, número equivalente de indivíduos vágéis foi encontrado nos dois estratos e, neste caso, o problema da emersão do substrato deve ser o fator preponderante no estrato superior. Raramente foram vistos sinais de predação, com exceção de um evento na Praia Grande (dezembro/1990) em que houve grande recrutamento de *Ostrea puelchana* e subsequente predação - os animais foram encontrados abertos com perfuração na valva superior - mas o predador não foi identificado. Muitos peixes foram observados alimentando-se da comunidade incrustante em pedras inadvertidamente viradas durante o trabalho de campo, quando recobertas por água na subida da maré, indicando uma importante associação entre perturbação física e biológica.

Considerando o nível hierárquico dos costões, os eventos de deslocamento e rolamento das pedras não podem mais ser considerados como uma perturbação, pois passam a fazer parte integrante deste nível de organização.

Um tipo de perturbação possível no nível "costão" seria a la-

vagem do mesmo e sua posterior impregnação por petróleo, causada por acidentes com derramamento de óleo no Terminal Petrolífero Almirante Barroso (TEBAR), localizado no Canal de São Sebastião. Este tipo de acidente ocorre com frequência na região (Bicego 1988), mas durante o período de estudo não foi observado nenhum derramamento, cujo óleo tivesse impregnado diretamente as pedras nos locais de coleta, de modo a causar mortandade da comunidade incrustante por asfixia, mas não se exclui a possibilidade de ocorrência de efeitos tóxicos a longo prazo. As manchas de óleo observadas ficaram mais restritas à região entremarés superior e supralitoral.

Outro tipo de perturbação, citado em literatura, é a invasão do costão por areia (Daly & Mathieson 1977, Seapy & Littler 1982, McGuinness 1987b). Este evento foi observado algumas vezes, principalmente na Praia Grande, mas não chegou a ser intenso o suficiente para recobrir as pedras, como nos locais citados pelos autores acima.

Estudos com substrato artificial têm demonstrado que o número de espécies acumuladas varia diretamente com o tamanho do substrato (Schoener 1974, Jackson 1977b, Osman 1977, 1982). Este fato é geralmente interpretado segundo a teoria da Biogeografia de Ilhas, desenvolvida por MacArthur & Wilson (1963, 1967), considerando que cada um dos substratos imersos representa uma ilha (Schoener 1974, Osman 1982). McGuinness (1984) discute que 3 outras hipóteses deveriam ainda ser consideradas para explicar o padrão de aumento de número de espécies com a área. A primeira se refere à "diversidade de habitats" e assume que áreas maiores teriam também maior número

de habitats diferentes disponíveis e poderiam abrigar maior número de espécies. A segunda é a da "perturbação intermediária" (Connell 1978), já discutida anteriormente, e que no caso de ambiente de substrato duro não estabilizado está intimamente relacionada ao tamanho do substrato, pois tamanhos intermediários sofrem também níveis intermediários de perturbação (Osman 1977, Sousa 1979b, McGuinness 1987b). A terceira é a "hipótese da amostragem ao acaso", segundo a qual o padrão produzido seria o simples resultado de um processo de colonização ao acaso (Connor & McCoy 1979, Coleman *et al.* 1982).

Nos costões aqui estudados, a relação entre o número de espécies e o tamanho das pedras não seguiu um único padrão. Na Ponta do Baleeiro o número médio de espécies nas pedras foi igual ao esperado e, neste caso, não se pode rejeitar a hipótese nula de que as pedras representem uma simples amostragem do que ocorre em áreas maiores e que não existem outros processos físicos e/ou biológicos associados a seu tamanho. Por outro lado, na Praia Grande, o número de espécies foi significativamente maior do que o esperado, indicando interferência de outros fatores. Segundo McGuinness (1984), uma curva observada acima da esperada indica um aumento do número de espécies nos tamanhos intermediários de pedras, sendo então consistente com a "hipótese de perturbação intermediária". Pode-se verificar, nos dados referentes ao número médio de espécies, que as diferenças entre as pedras e subamostras foi maior nas pedras de 150 e 300 cm² (tamanhos intermediários), na Praia Grande.

Os resultados das medidas de hidrodinamismo e de deslocamento das pedras mostraram que a Praia Grande é ligeiramente mais pertur-

bada por ondas do que a Ponta do Baleeiro. Estes resultados são, portanto, coerentes com a interpretação de que perturbação causada por ondas seja um fator importante na Praia Grande, mas não na Ponta do Baleeiro. Entretanto, McGuinness (1988a) alerta para o fato de que muitos fatores não identificados podem produzir os padrões que diferenciam duas praias e que manipulações experimentais são necessárias para verificar a importância do maior número de fatores possível. Neste trabalho, perturbação biótica não foi testada experimentalmente, e como havia maior número de predadores em potencial ou raspadores na Praia Grande, este fator também poderia estar relacionado à existência de maior número de espécies nas pedras livres do que nas subamostras.

Infelizmente não foi possível realizar amostragens separadas nos dois estratos, devido à insuficiência de pedras de todas as classes de tamanho.

Outra influência importante do tamanho do substrato se dá em relação à probabilidade de que uma espécie com grande capacidade de competição venha a encontrá-lo e ocupar todo ou a maior parte do espaço disponível. Kay & Keough (1981) e Keough (1984) observaram que no sul da Austrália, existe uma correlação negativa entre a habilidade de colonização e de competição para os organismos pertencentes a grandes grupos taxonômicos. Substratos pequenos são mais facilmente encontrados por espécies boas colonizadoras (briozoários e serpulídeos), mas com baixa eficiência na competição por espaço e, portanto, incapazes de excluir outras espécies e monopolizar o espaço. Por outro lado, em substratos grandes aumenta a chance de que uma espécie boa competidora (ascídias e esponjas)

venha a colonizá-lo e termine por monopolizá-lo. Em São Sebastião, monopólios espaciais absolutos não foram observados, mas houve uma maior tendência à dominância em pedras grandes em relação às pequenas, por briozoários, serpulídeos e bivalves que são grupos considerados como mau competidores diante de ascídias e esponjas (Jackson 1977a, Kay & Keough 1981, Russ 1982). Na Austrália, também foi observado que briozoários apresentavam maior porcentagem de cobertura em substratos até 180 cm², tamanho equivalente ao das pedras grandes neste trabalho, ao contrário de ascídias e esponjas, cuja porcentagem de cobertura era significativa somente em substratos maiores de 625 cm² (Keough 1984).

Osman (1977) e Jackson (1977b) observaram que é maior a frequência de dominância em substratos com áreas pequenas, pois através do crescimento, uma espécie com pequena capacidade de competição pode ocupar a maior parte do espaço disponível antes que ele seja colonizado por uma espécie boa competidora. Em São Sebastião, as pedras pequenas foram dominadas com menor frequência, talvez por serem mais afetadas pela perturbação por ondas, que diminuiria a taxa de crescimento das espécies. O recrutamento larval, entretanto, parece ser intensificado com o aumento da temperatura da água (ver também Rocha 1988) e este fator se mostrou muito importante na organização da comunidade, como será discutido adiante.

Quando manchas de substrato fisicamente isoladas de outros substratos, como é o caso das pedras, são completamente desnudadas por uma perturbação, a recolonização é obrigatoriamente feita por

estruturas de dispersão (Kay & Keough 1981, Sousa 1984).

É antigo o conhecimento da variação na taxa de recrutamento larval em ambiente marinho, tanto em escala temporal como espacial (Keough 1983, Turner & Todd 1993). No experimento de recrutamento foi possível observar uma grande variação entre as placas mesmo dentro de um mesmo tratamento. Esta variação pode ser explicada pela distribuição das larvas no plâncton (Grosberg 1982), por comportamento de seleção de substrato (Doyle 1975, Vandermeulen & DeWreede 1982, Eckman 1983) ou por tendência à agregação (Keen & Neill 1980, Schmidt 1982). As diferenças de abundância e diversidade nas placas experimentais que ficaram sobre areia em relação às placas sobre pedras e placas superiores, indicam a existência de microambientes bastante diferentes para o recrutamento larval, causando uma variação inicial das associações de espécies entre as pedras. Quando apoiadas sobre areia, as pedras oferecem menor área para a fixação das larvas e estas estão sujeitas à maior mortalidade pelo efeito de abrasão que a areia provoca. As placas inferiores, isto é, com superfície voltada para cima, foram menos colonizadas porque acumulam sedimento (Todd & Turner 1986, Hurlbut 1993) e sua orientação constitui um indício para as larvas de local exposto ao efeito deletério da luz ultravioleta (Olson 1983, Hurlbut 1993).

O ambiente estudado é formado por um substrato subdividido em áreas isoladas, representadas pelas pedras. O grau de isolamento e separação conferido por esta estrutura física do ambiente faz com que eventos estocásticos sejam extremamente importantes (Sebens 1991) e o recrutamento é um processo estocástico por excelência

(Keough 1983). Sutherland (1974, 1981) e Sutherland & Karlson (1977), por exemplo, fornecem vários exemplos de comunidades completamente diferentes entre si que se desenvolvem de maneira imprevisível em placas de recrutamento colocadas na mesma profundidade. Keen & Neill (1980) também observaram diferentes comunidades incrustantes clímax em blocos de concreto submersos por 3,3 anos. Fatores ao acaso podem afetar não só o recrutamento, como também a persistência, mortalidade e outros parâmetros demográficos das espécies em cada "ilha" do ambiente. Quanto mais fragmentado o ambiente, com obstáculos entre estas "ilhas", mais importantes os fatores estocásticos se tornam e mais heterogêneas as assembléias de espécies resultantes serão quando combinadas (Sebens 1991). A extrema variabilidade encontrada em São Sebastião, na composição específica e abundância de organismos em cada pedra, vai de encontro à afirmação acima.

Para Sousa (1979b), o mosaico de diferentes assembléias de espécies existentes em cada pedra tem origem nas diferentes idades do processo sucessional em que estas pedras se encontram, em função do intervalo de tempo transcorrido desde a última perturbação. Em São Sebastião, este mosaico parece ter sua origem primária no próprio recrutamento, que faz com que diversas manchas de substrato, colonizadas ao mesmo tempo, tenham uma composição específica variável.

O recrutamento menos intenso no estrato superior pode ser a causa primária da menor diversidade deste estrato nos dois costões. Underwood e Denley (1984) já chamaram a atenção para o fato de que em muitos locais o limite superior de distribuição dos organismos

no costão pode ser causado pela ausência de recrutamento larval nos estratos mais superiores. No caso dos poliquetas serpulídeos, apesar do recrutamento mais intenso no estrato inferior da Ponta do Baleeiro, a maior porcentagem de cobertura foi encontrada no estrato superior deste costão. A existência do tubo calcáreo forneceria proteção à dessecação, proporcionando condições de sobrevivência destes animais neste estrato, enquanto que no inferior sua alta mortalidade deve ter tido como possíveis causas, uma maior predação ou competição por espaço com espécies coloniais de crescimento mais rápido (Jackson 1977a).

Somente o histórico de colonização da pedra (recrutamento), entretanto, não explicou totalmente o padrão de diversidade observado. O experimento de transposição revelou uma tendência de que as comunidades das pedras transpostas entre estratos e entre costões se tornassem semelhantes àquelas do novo local onde foram colocadas. Este resultado indica que o microambiente local tem maior influência na estruturação da comunidade do que o histórico de colonização da pedra.

Um aspecto importante a ser discutido é a interação entre agentes ecológicos ou, pelo menos, a sua covariação. Através do experimento de recrutamento, observou-se que o estrato inferior foi mais favorável ao recrutamento. Assim, as pedras transpostas do estrato superior para o inferior, passaram a ser mais colonizadas e a ter uma associação de espécies mais diversificada e, portanto, tornaram-se mais semelhantes às outras pedras deste local. Nesta situação, a alta taxa de recrutamento poderia ser considerada uma característica local do estrato inferior. No caso contrário, da

passagem de pedras do estrato inferior para o superior, o estresse fisiológico foi provavelmente responsável pela morte de muitos indivíduos e a baixa taxa de recrutamento neste estrato não permitiu uma recolonização das pedras, que ficaram, então, com baixa diversidade e mais semelhantes àquelas do novo local.

Segundo McGuinness (1987b), entre vários dos modelos existentes para explicar a interação de fatores que estruturam comunidades marinhas em substrato duro, 3 deles - Modelo de Predador Chave (Paine 1966, 1974), Modelo de Menge e Sutherland (1976) e de Connell (1975) enfatizam predação e competição. Diferindo em complexidade, estes modelos postulam que em ambientes mais favoráveis, a predação evita a dominação do espaço por competidores superiores (McGuinness 1987b). Mais tarde, o estudo em outros tipos de ambientes revelou que a perturbação física também poderia agir de maneira seletiva, aumentando a mortalidade de espécies dominantes (Connell 1978).

Os primeiros modelos desenvolvidos para explicar o padrão de diversidade encontrado em ambiente de pedras soltas assumiam um nível de perturbação intermediária (Connell 1978) como fator chave na manutenção da diversidade, através da mortalidade de espécies dominantes, desocupando espaço para a recolonização de novas espécies (Osman 1977, Sousa 1984, 1979b). Nestes modelos, o tamanho da pedra estava relacionado ao nível de perturbação sofrida, sendo que pedras de tamanho intermediário sofreriam nível de perturbação também intermediário e, portanto, teriam a maior diversidade. Mais tarde, McGuinness (1987a, b) verificou que este modelo não era válido para todas as situações por ele estudadas. Para a comunidade

de algas existente no topo das pedras, por exemplo, o nível de perturbação intermediário seria causado pela interação entre predação e emersão e não por perturbação causada por ondas e competição. Para a comunidade sésil sob as pedras, entretanto, o primeiro modelo ainda prevalecia.

Para a gama de tamanhos de pedras aqui estudados, não é possível concluir sobre a aplicabilidade ou não do modelo de níveis intermediários de perturbação gerando maior diversidade na comunidade. Entretanto, o modelo prevê que pedras maiores seriam perturbadas com menor frequência e poderiam desenvolver dominância em suas comunidades mais facilmente (Osman 1977, Sousa 1979b, 1984). Este fato foi observado em São Sebastião, onde pedras grandes foram menos perturbadas que as pequenas, maior porcentagem de pedras grandes tiveram uma espécie dominante e maior número de espécies exerceram esta dominância, quando comparadas com pedras pequenas. Através do experimento de estabilização das pedras pequenas, verificou-se que, pelo menos no estrato inferior, a perturbação diminui a diversidade. Provavelmente quem tem este papel no estrato superior é o estresse causado pela emersão e o recrutamento pouco intenso.

O modelo assume que o mecanismo pelo qual a diversidade aumenta, envolve uma redução na competição através da manutenção de uma baixa porcentagem de cobertura das espécies dominantes por meio de perturbação. Como já mencionado, a grande quantidade de rocha nua encontrada sob as pedras indica que competição não deve ser um processo importante nesta comunidade. Por outro lado, Keen & Neill (1980) também encontraram altas porcentagens de espaço vazio em comunidades clímax sob blocos de concreto de 900 cm², mas obser-

varam vários casos de competição direta entre espécies de briozoários agregados em manchas do substrato. Casos isolados de competição por espaço também foram observados em São Sebastião. Entretanto, se competição fosse um processo importante em termos da comunidade como um todo, deveríamos esperar que o aumento da porcentagem de cobertura da fauna levasse à uma redução da diversidade, com a maior parte do espaço ocupada pelas poucas espécies melhores competidoras (Keen & Neill 1980), mas as pedras grandes nos locais estudados em São Sebastião mostraram tendência exatamente oposta.

Pelo fato de se encontrar em uma zona entremarés, a perturbação recorrente da emersão diária da comunidade, associada à perturbação pouco previsível causada pelas ondas, faz com que esta comunidade esteja mais próxima do extremo de "altamente perturbada" no "continuum" de perturbação previsto no modelo idealizado por Menge & Sutherland (1987). Esta comunidade é também caracterizada por uma baixa intensidade de recrutamento, em relação ao sublitoral, por exemplo. Nestas condições, Menge & Sutherland (1987) previram a existência de comunidades pouco complexas, com baixa competição, com cadeias alimentares de interações fracas, onde os processos físicos do ambiente seriam totalmente responsáveis pela variação da estrutura da comunidade.

Estas previsões parecem se confirmar para a comunidade estudada. Em São Sebastião, os fatores que mais influenciaram na distribuição da fauna foram: o nível de maré em que estava a pedra, o tamanho desta e, em algumas situações, a perturbação por ondas. Todos os grupos foram mais abundantes no nível mais inferior de maré, sendo que Porifera apenas ocorreu neste nível. Pedras maiores

apresentaram maior diversidade, devido à maior probabilidade de amostragem na Ponta do Baleeiro e ao sinergismo com outros processos, como perturbação, na Praia Grande. Perturbação por ondas foi mais importante no estrato inferior e na Praia Grande. Competição foi observada incidentalmente entre indivíduos próximos, mas ela não parece ser relevante como estruturadora da comunidade, na medida em que o espaço não era um recurso limitado sob as pedras. Como já foi mencionado, predação e perturbação biológica não foram estudadas, mas indícios de seus efeitos só foram raramente observados.

Este tipo de comunidade, onde interações biológicas são de menor importância, fica mais próxima ao conceito de comunidade elaborado por Gleason, que acreditava que as comunidades não passavam de uma coleção de populações com necessidades ambientais semelhantes.

Seria esta comunidade incrustante sob pedras soltas, então, uma assembléia de espécies sem uma integração entre suas populações? Os testes de presença/ausência entre as espécies mais frequentes mostraram que espécies de um mesmo grupo taxonômico tendem a coexistir nas mesmas pedras, enquanto que espécies de grupos taxonômicos diferentes são encontradas em pedras diferentes. Este pode ser um indício de que espécies do mesmo grupo taxonômico apresentem necessidades ecológicas comuns ou níveis de tolerância semelhantes, ocorrendo nos mesmos locais. Se assim for, esta comunidade seria realmente mais um produto da associação de espécies com níveis de tolerância semelhantes, sem uma integração entre elas. Entretanto, pelo menos no caso dos serpulídeos, existem outros fatores que determinam sua distribuição, pois a maior abundância

observada no recrutamento no estrato inferior não coincide com sua abundância na comunidade, que ocorre principalmente no estrato superior. Outro fato a ser levado em conta é que somente uma parcela da comunidade foi estudada e é possível que uma maior interação entre as espécies ocorra em sua vida larval, ou que o recrutamento seja influenciado pela comunidade adulta (Young & Chia 1981, Young & Gotelli 1988).

Deve-se acrescentar que os testes utilizados para verificar a co-ocorrência de espécies não fornecem explicações sobre sua causa e foram realizados como indicadores de possíveis interações a serem melhor estudadas em trabalhos futuros.

A julgar pelas diferentes associações de espécies encontradas em cada uma das pedras, considerar a pedra como universo levaria a uma extrema subdivisão, necessária para caracterizar perfeitamente cada uma das comunidades. Para que padrões mais gerais venham à tona, o ambiente de pedras soltas do costão deve ser considerado como um todo, constituído de uma única comunidade incrustante localizada na superfície inferior das pedras. Esta comunidade única apresenta um "pool" de espécies, cujos indivíduos adultos vão fornecer as larvas para colonização do substrato nu, fazendo com que a diversidade do todo seja mais previsível e constante do que aquela da assembléia de espécies sob cada pedra. Larvas com período de vida livre curto e baixa capacidade de dispersão são conhecidas para ascídias (Olson 1985, Grosberg & Quinn 1986, Davis 1987, Davis & Butler 1989), briozoários (Keough 1989), serpulídeos (Fauchald 1983, Scheltema 1986, McGuinness 1988b) e esponjas (Fell 1974) que foram os grupos mais encontrados sob as pedras, e tornam plausível

a hipótese de que esta comunidade não dependa da imigração constante de larvas colonizadoras para sua manutenção. No entanto, esta hipótese necessita ainda de confirmação.

A importância relativa dos diversos fatores estudados variou segundo a localização das pedras (nos costões e nos estratos) e segundo o tamanho das mesmas, indicando que não existe uma regra única para explicar a composição específica e a diversidade da fauna incrustante. A esta mesma conclusão chegou McGuinness (1987b), que observa que "todos os modelos até agora desenvolvidos (para explicar a estrutura de comunidades) são parciais e incompletos para combinar a miríade de interações complexas em uma estrutura útil".

CONCLUSOES

A salinidade foi constante durante o estudo e a temperatura da água de superfície variou sazonalmente, mas não houve uma correspondente variação na abundância ou diversidade da fauna incrustante.

A Praia Grande apresentou maior hidrodinamismo que a Ponta do Baleeiro. O seu efeito sobre as pedras foi uma maior distância de deslocamento na Praia Grande; a taxa de rolamento das pedras e o intervalo entre rolamentos foram semelhantes nos dois costões. Os estratos foram semelhantes em termos da perturbação causada por ondas. Pedras pequenas se deslocaram mais e rolaram com maior frequência que as grandes.

Maior heterogeneidade ambiental foi encontrada na Praia Grande, nos estratos superiores e entre as pedras pequenas.

A comunidade de invertebrados incrustantes encontrada foi constituída por: Bryozoa (35 espécies), Tunicata (Ascidiacea)(21 espécies), Porifera (26 espécies), Cnidaria (Hydrozoa)(5 espécies), Annelida (Polychaeta)(7 espécies), Mollusca (Bivalvia)(2 espécies) e Crustacea (Cirripedia e Amphipoda)(não identificados).

Entre estes grupos, 19 espécies ou grupos foram mais frequentes e/ou abundantes: *Steginoporella buskii*, *Labioporella sinuosa*, *Beania hirtissima*, *Celloporaria mordax*, o grupo em "rede" e o grupo *Schizoporellidae* 1, entre os briozoários; *Didemnum perlucidum*, *Didemnum vanderhorsti*, *Didemnum psammathodes* e o grupo *Didemnidae* 1 entre as ascídias; *Spirorbis* spp., *Pomatocerus minutus*, *Hydroides brachyacantha* e *Serpulideo* 1 e 2, entre os poliquetas; *Mycale*

(*Aegogropila*) americana e Suberetidae - Esp. 16 entre os poríferos; *Ostrea puelchana* e *Chama congregata* entre os bivalves.

Todos os grupos tiveram maior frequência e porcentagem de cobertura nos estratos inferiores e nas pedras grandes, com exceção dos poliquetas que foram mais abundantes no estrato superior da Ponta do Baleeiro. A abundância de Ascidiacea e Serpulidae foi semelhante nos dois costões, mas Bryozoa e Porifera foram mais abundantes na Ponta do Baleeiro e Bivalvia na Praia Grande.

Nos testes de co-ocorrência das espécies mais frequentes, a tendência maior foi a dissociação entre elas, isto é, os pares de espécies não ocorriam juntos na mesma pedra. As associações ocorreram geralmente entre pares de espécies pertencentes ao mesmo grupo taxonômico.

A diversidade da comunidade incrustante nas pedras foi maior na Ponta do Baleeiro na maioria dos meses, nos estratos inferiores e nas pedras grandes em todos os meses. Cada espécie ocorreu em pequeno número de pedras, assim, mesmo pedras com diversidade semelhante apresentavam composição específica diversa.

Dominação por uma espécie (mais de 30% da área total da fauna) aconteceu em pequena porcentagem das pedras pequenas, com exceção daquelas situadas no estrato inferior da Praia Grande. Por outro lado, grande porcentagem das pedras grandes foram dominadas por diferentes espécies, entre as quais, poliquetas e bivalves (conchas mortas) nos estratos superiores; briozoários no estrato inferior da Ponta do Baleeiro; bivalves (conchas mortas) e briozoários no estrato inferior da Praia Grande.

Na Ponta do Baleeiro, o aumento de número de espécies com

aumento da área da pedra ocorreu em função da maior probabilidade de amostragem em áreas maiores. Na Praia Grande, a hipótese de amostragem ao acaso foi rejeitada e a hipótese mais plausível é a de perturbação intermediária aumentando a diversidade em pedras de tamanho médio.

A estabilização experimental de pedras pequenas levou a um aumento de diversidade em relação às pedras livres no estrato inferior ao final do experimento, indicando que a movimentação destas pedras causa diminuição da diversidade. No estrato superior a colonização foi muito pequena e somente uma estabilização por tempo prolongado poderia ter um efeito semelhante.

O recrutamento foi igualmente pouco intenso no estrato superior. No estrato inferior, as placas colocadas sobre pedras e as placas superiores do conjunto de placas justapostas tiveram maior abundância de indivíduos e diversidade, em relação às placas sobre areia e placas inferiores nos mesmos conjuntos. Este experimento indicou que o fato das pedras estarem em diferentes situações no ambiente altera a intensidade e diversidade de sua colonização. O recrutamento é então responsável pela variabilidade primária da associação de espécies sob cada pedra; a localização da pedra em relação ao nível da maré condiciona a intensidade do recrutamento e, por consequência, a intensidade de seu efeito diversificador.

A transposição de pedras entre costões e entre estratos resultou em comunidades mais semelhantes àquelas do local-destino, indicando a importância do microambiente. A característica mais importante do microambiente foi a sua posição em relação à altura das marés, sendo os locais por mais tempo expostos em maré baixa, menos

diversos e com menor abundância das espécies.

Grande quantidade de rocha nua foi encontrada sob as pedras, indicando que competição por espaço não é um processo importante nesta comunidade.

Esta comunidade é altamente influenciada pelo ambiente abiótico, como previsto por Menge & Sutherland (1987) para comunidades sujeitas a altos níveis de perturbação e baixa intensidade de recrutamento. Interações biológicas são fracas, como por exemplo, competição por espaço. Ela se aproxima mais do conceito de Gleason de comunidades, como uma coleção de espécies com necessidades ecológicas semelhantes, sem um alto grau de integração entre elas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BICEGO, M. C. 1988. Contribuição ao estudo de hidrocarbonetos, biogênicos e do petróleo no ambiente marinho. Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo, 156 pp.
- CODY, M. L. 1989. Discussion: Structure and Assembly of Communities. In: Roughgarden, J.; R. M. May & S. A. Levin (eds.) *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton University Press, Princeton, pp. 227-41.
- & J. M. Diamond (eds.). 1975. *Ecology and Evolution of Communities*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 543 pp.
- COLEMAN, B. D.; M. A. Mares; M. R. Willig & Y.-H. Hsieh. 1982. Randomness, area, and species richness. *Ecology* 63(4):1121-33.
- CONNELL, J. H. 1961a. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42(4):710-23.
- . 1961b. Effect of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecol. Monogr.* 31:61-104.
- . 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3:169-92.
- . 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities. A model and evidence from field experiments. In: Cody, M. L. & J. M. Diamond (eds.) *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap Press, Cambridge, MAS., pp. 460-90.

- CONNELL, J. H. 1976. Competitive interactions and the species diversity of corals. In: Mackie, G. O. (ed.) *Coelenterate Ecology and Behavior*. Plenum Press, New York, pp. 51-58.
- . 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-10.
- & W. P. Sousa. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *Am. Nat.* 121(6):789-824.
- CONNOR, E. F. & E. D. McCoy. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *Am. Nat.* 113(6):791-833.
- DALY, M. A. & C. A. Mathieson. 1977. The effects of sand movement on intertidal seaweeds and selected invertebrates at Bound Rock, New Hampshire, USA. *Mar. Biol.* 43:45-55.
- DAVIS, A. R. 1987. Variation in recruitment of the subtidal colonial ascidian *Podoclavella cylindrica* (Quoy & Gaimard): the rôle of substratum choice and early survival. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 106:57-71.
- & A. J. Butler. 1989. Direct observations of larval dispersal in the colonial ascidian *Podoclavella moluccensis* Sluiter: evidence for closed population. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 127(2):189-203.
- DAYTON, P. K. 1971. Competition, disturbance and community organization: The provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 41:351-89.
- DHN, Diretoria de Hidrografia e Navegação. 1990. *Tabua das Marés*. Rio de Janeiro, Brasil.
- . 1991. *Tabua das Marés*. Rio de Janeiro, Brasil.

- DIAMOND, J. & T. J. Case (eds.). 1986. *Community Ecology*. Harper & Row Publ. Inc., New York, 665 pp.
- DOYLE, R. W. 1975. Settlement of planktonic larvae: a theory of habitat selection in varying environments. *Am. Nat.* 109:113-26.
- DRAKE, J. A. 1990. Communities as assembled structures: Do rules govern pattern? *Tr. Ecol. Evol.* 5(5):159-64.
- DUARTE, L. F. L. 1990. Seleção de presas e distribuição do gastrópodo *Thais haemastoma* (L.) no costão da Praia do Rio Verde, Estação Ecológica de Juréia-Itatins, Estado de São Paulo. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, 106 pp.
- & M. T. Holler. 1987. Estudos preliminares sobre a preferência de *Thais haemastoma* (L.) (Gastropoda-Prosobranchia) por diferentes espécies de presas. *Publ. ACIESP* 54-II:192-200.
- ECKMAN, J. E. 1983. Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnol. Oceanogr.* 28:241-57.
- EMILSSON, I. 1962. As correntes marítimas do Canal de São Sebastião. *Cienc. Cult.* 14(4):269-70.
- ESTON, V. R.; A. Galves; C. M. Jacobi; R. Langevin & N. Tanaka. 1986. *Chthamalus bisinuatus* (Cirripedia) and *Brachidontes solisianus* (Bivalvia) spatial interactions: a stochastic model. *Ecol. Model.* 34:99-113.
- FAHRIG, L. & J. Paloheimo. 1988. Effect of spatial arrangement of habitat patches on local population size. *Ecology* 69(2):468-75.
- FAUCHALD, K. 1983. Life diagram patterns in benthic polychaetes. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 96:160-77.

- FELL, P. E. 1974. Porifera. In: Giese, A. C. & Pearse, I. S. (eds.) *Reproduction of Marine Invertebrates*. Vol. I: Acoelomate and Pseudocoelomate Metazoans. Academic Press, New York & London, pp. 51-132.
- FOLK, R. L. & W. C. Ward. 1957. Brazos river bar - a study in the significance of grain size parameters. *J. Sed. Petrol* 27:3-27.
- FURTADO, V. V. 1978. *Contribuição ao estudo da sedimentação atual do Canal de São Sebastião, Estado de São Paulo*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 2 vols.
- GAINES, S. D. & J. Roughgarden. 1985. Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 82:3707-11.
- GEE, J. H. R. & P. S. Giller (eds.). 1987. *Organization of Communities - Past and Present*. Blackwell Scientific Publ., Oxford, 576 pp.
- GILLER, P. S. & J. H. R. Gee. 1987. The analysis of the community organization: the influence of equilibrium, scale and terminology. In: Gee, J. H. R. & P. S. Giller (eds.) *Organization of the Communities - Past and Present*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 519-42.
- GIORDANO, F. 1986. *Ouriços do sublitoral rochoso da região de São Sebastião, São Paulo - uma abordagem ecológica*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 130 pp.
- GROSBERG, R. K. 1982. Intertidal zonation of barnacles: The influence of planktonic zonation of larvae on vertical distribution of adults. *Ecology* 63(4):894-99.

- GROSBERG, R. K. & J. F. Quinn. 1986. The genetic control and consequences of kin recognition by the larvae of a colonial marine invertebrate. *Nature* 322:456-59.
- GUERAZZI, M. C. 1987. Estudos preliminares sobre a estrutura de uma comunidade de costão rochoso, em mesolitoral, num gradiente de salinidade. Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileiras - Síntese dos Conhecimentos. Publ. ACIESP 54(2):221-32.
- HURLBUT, C. J. 1993. The adaptive value of larval behavior of a colonial ascidian. *Mar. Biol.* 115:253-62.
- HUSTON, M. 1979. A general hypotheses of species diversity. *Am. Nat.* 113(1):81-101.
- JACKSON, J. B. C. 1977a. Competition on marine hard substrata: the adaptive significance of solitary and colonial strategies. *Am. Nat.* 111(980):743-67.
- . 1977b. Habitat area, colonization, and development of epibenthic community structure. In: Keegan, B. F.; P. O. Ceidigh & P. J. S. Boaden (eds.) *Biology of Benthic Organisms*. Pergamon Press Inc., Elmsford, NY, pp. 349-58.
- JACOBI, C. M. 1987. The invertebrate fauna associated with intertidal beds of the brown mussel *Perna perna* (L.) from Santos, Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Envir.* 22(2):57-72.
- . 1992. Efeitos da heterogeneidade estrutural na colonização de substratos artificiais por anfipodos do entre-marés. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 103 pp., figuras e tabelas.

- JOHNSCHER-FORNASARO, G.; C. F. Lopes & J. C. C. Milanelli. 1990. Similaridade faunística entre comunidades da zona entremarés de costões rochosos do litoral norte do Estado de São Paulo. Publ. ACIESP 71-III:75-88.
- KADEKARU, N.; R. C. A. Quarentei-Sousa; M. H. Roqueti-Humayta & G. Johnscher-Fornasaro. 1987. Estudo da fauna das comunidades bentônicas de substrato consolidado do Litoral Norte do Estado de São Paulo. II: Praia do Estaleiro. Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira - Síntese dos Conhecimentos. Publ. ACIESP 54-II:201-20.
- KAY, A. M. & M. J. Keough. 1981. Occupation of patches in the epifaunal communities on pier pilings and the bivalve *Pinna bicolor* at Edithburg, South Australia. *Oecologia* 48:123-30.
- KEEN, S. L. & W. E. Neill. 1980. Spatial relationships and some structuring processes in benthic intertidal animal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 45:139-55.
- KEOUGH, M. J. 1983. Patterns of recruitment of sessile invertebrates in two subtidal habitats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 66(3):213-45.
- . 1984. Effects of patch size on the abundance of sessile marine invertebrates. *Ecology* 65:423-37.
- . 1989. Dispersal of the bryozoan *Bugula neritina* and effects of adults on newly metamorphosed juveniles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 57(2):163-71.
- KOTLIAR, N. B. & J. A. Wiens. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59:253-60.

- KREBS, C. J. 1972. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper & Row Publ., New York, 694 pp.
- . 1989. *Ecological Methodology*. Harper and Row Publishers, New York, 653 pp.
- KVINGE, T. 1967. On the special current and water level variations in the channel of Sao Sebastiao. *Bolm Inst. oceanogr., S. Paulo* 16(1):23-38.
- LITTLER, M. M. & D. S. Littler. 1981. Intertidal macrophyte communities from Pacific Baja California and the upper Gulf of California: relative constant vs. environmentally fluctuating systems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 4:145-58.
- & ---. 1984. Relationship between macroalgal functional groups and substrate stability in a subtropical rocky-intertidal system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 74:13-34.
- LUBCHENCO, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *Am. Nat.* 112:23-39.
- MacARTHUR, R. H. & E. O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular biogeography. *Evolution* 17:373-87.
- & ---. 1967. *The Theory of Island Biogeography*, Monographs in Population Biology, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- MAGALHÃES, C. A. 1988. *Padrões de variação morfológica em Thais haemastoma L., 1767 (Gastropoda:Prosobranchia)*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 107 pp.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, 179 pp.

- McCOY, E. D. & S. S. Bell. 1991. Habitat Structure: The evolution and diversification of a complex topic. In: Bell, S. S.; E. D. McCoy & H. R. Mushinsky (eds.) *Habitat Structure: The physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, London, pp. 3-27.
- McGUINNESS, K. A. 1984. Species-area relations of communities on intertidal boulders: testing the null hypothesis. *J. Biogeogr.* 11:439-56.
- . 1987a. Disturbance and organisms on boulders. I. Patterns in the environment and the community. *Oecologia* 71:409-19.
- . 1987b. Disturbance and organisms on boulders. II. Causes of patterns in diversity and abundance. *Oecologia* 71:420-30.
- . 1988a. Explaining patterns in abundance of organisms on boulders: the failure of "natural experiments". *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 48:199-204.
- . 1988b. Short-term effects of sessile organisms on the colonization of intertidal boulders. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 116(2):159-75.
- & A. J. Underwood. 1986. Habitat structure and the nature of communities on intertidal boulders. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 104:97-123.
- McQUAID, C. D. & K. M. Dower. 1990. Enhancement of habitat heterogeneity and species richness on rocky shores inundated by sand. *Oecologia* 84:142-44.
- MENGE, B. A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition and environmental heterogeneity. *Ecol. Monogr.* 46:355-93.

- MENGE, B. A. & J. P. Sutherland. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *Am. Nat.* 110(973):351-69.
- & ---. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *Am. Nat.* 130(5):730-57.
- MUUS, B. J. 1968. A field method for measuring "exposure" by means of plaster balls: a preliminary account. *Sarsia* 34:61-68.
- NALESSO, R. C. 1988. Influência da salinidade e exposição ao ar na distribuição dos mexilhões *Brachidontes darwinianus* e *B. solisianus* em dois estuários do litoral do Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, 165 pp.
- NONATO, E. & J. M. Pérès. 1961. Observation sur quelques peuplements intertidaux de substrat dur dans la région d'Ubatuba (Etat S. Paulo). *Cah. Biol. Mar.* 2:263-70.
- OLIVEIRA FILHO, E. C. & E. M. Mayal. 1976. Seasonal distribution of intertidal organisms at Ubatuba, São Paulo (Brazil). *Rev. Bras. Biol.* 36(2):305-16.
- & E. J. Paula. 1983. Aspectos da distribuição vertical e variação sazonal de comunidades da zona das marés em costões rochosos do litoral norte do estado de São Paulo. I Encontro de macrófitas marinhas. *Inst. Pesq. Marinha* 147:44-71.
- OLSON, R. R. 1983. Ascidian-Prochloron symbiosis: The role of larval photoadaptations in midday larval release and settlement. *Biol. Bull.* 165(1):221-40.

- OLSON, R. R. 1985. The consequences of short-distance larval dispersal in a sessile marine invertebrate. *Ecology* 66(1):30-39
- O'NEIL, R. V. 1989. Perspectives in hierarchy and scale. In: Roughgarden, J.; R. M. May & S. A. Levin (eds.) *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton University Press, Princeton, .
- OSMAN, R. W. 1977. The establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecol. Monogr.* 47:37-63.
- . 1982. Artificial substrates as ecological islands. In: Cairns, J. (ed.) *Artificial Substrates*. Ann Arbor Science Publ., Ann Arbor, Michigan, pp. 71-114.
- PAINE, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100:65-75.
- . 1974. Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15:93-120.
- . 1977. Controlled manipulations in the marine intertidal zone and their contributions to ecological theory. In: *Acad. Nat. Sci., Spec. Publ.* 12, pp. 245-70.
- . 1984. Ecological determinism in the competition for space. *Ecology* 65(5):1339-48.
- PAULA, E. J. 1987. Zonação nos costões rochosos: região entremarés. Simpósio sobre a costa Sul e Sudeste Brasileiras - Síntese dos Conhecimentos. Publ. ACIESP 54-I:266-88.
- & E. C. Oliveira Filho. 1982. Wave exposure and ecotypical differentiation in *Sargassum cymosum* (Phaeophyta - Fucales). *Phycol.* 21:145-53.

- PETERSEN, J. A.; J. P. Sutherland & S. Ortega. 1986. Patch dynamics of mussel beds near São Sebastião (São Paulo), Brazil. *Mar. Biol.* 93:389-93.
- PICKETT, S. T. A.; J. Kolasa; J. J. Armesto & S. L. Collins. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54(2):129-36.
- QUARENTEI-SOUSA, R. C. A. & G. Johnscher-Fornasaro. 1987. Estudo da fauna das comunidades bentônicas de substrato consolidado do litoral norte do Estado de São Paulo. I. Praia do Camburi. Resumos do XIV Congresso Brasileiro de Zoologia.
- ROCHA, R. M. 1988. *Ascidias coloniais do Canal de São Sebastião, SP: Aspectos Ecológicos*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 133 pp.
- RODRIGUES, S. A. & G. Y. Shimizu. 1988. *Ophionereis reticulata* e *Petrolisthes armatus*: disputa pelo abrigo físico na baixa-mar? *Cienc. Cult.* 40(7):691-92.
- ROSSO, S. 1990. Estrutura de comunidades intermareais de substrato consolidado das proximidades da Baía de Santos (São Paulo, Brasil): uma abordagem descritiva enfatizando aspectos metodológicos. Tese de Doutorado, Depto de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 216 pp. e anexos.
- ; E. M. Plastino; M. T. Fugii; M. R. A. Braga; F. A. S. Berchez & O. H. Artaza. 1986. Distribuição vertical dos organismos do costão rochoso da Praia das Cigarras, São Sebastião, SP. V Mini-Simpósio de Biologia Marinha, CEBIMar - USP. Resumos, p. 14.
- ROUGHGARDEN, J.; R. M. May & S. A. Levin. 1989. *Perspectives in Ecological Theory*. Princeton University Press, Princeton, 394 pp.

- RUSS, G. R. 1982. Overgrowth in a marine epifaunal community: competitive hierarchies and competitive networks. *Oecologia* 53(1):12-19.
- SAFRIEL, U. N. & M. N. Ben-Eliahu. 1991. The influence of habitat structure and environmental stability on the species diversity of polychaetes in vermetid reefs. In: Bell, S. S.; E. D. McCoy & H. R. Mushinsky (eds.) *Habitat Structure: The physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, London, pp. 349-69.
- SCHELTEMA, R. S. 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems. *Bull. Mar. Sci.* 39(2):290-322.
- SCHMIDT, G. H. 1982. Random and aggregative settlement in some sessile marine invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9:97-100.
- SCHOENER, A. 1974. Experimental zoogeography: colonization of marine mini-islands. *Am. Nat.* 108(964):715-38.
- SEAPY, R. R. & M. M. Littler. 1982. Population and species diversity fluctuations in a rocky intertidal community relative to severe aerial exposure and sediment burial. *Mar. Biol.* 71:87-96.
- SEBENS, K. P. 1991. Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. In: Bell, S. S.; E. D. McCoy & H. R. Mushinsky (eds.) *Habitat Structure. The Physical Arrangement of Objects in Space*. Chapman & Hall, London, pp. 211-34.
- SHIMIZU, G. Y. & S. A. Rodrigues. 1988. Comunidade de fauna vágil de substrato arenoso sob pedras, da zona entremarés, do Istmo do Baleeiro, São Sebastião (SP). *Cienc. Cult.* 40(7):689-90.

- SIMBERLOFF, D. 1976. Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology* 57(4):629-48.
- SOUSA, W. P. 1979a. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.* 49(3):227-54.
- . 1979b. Disturbance un marine boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology* 60(6):1225-39.
- . 1980. The responses of a community to disturbance: the importance of successional age and species' life histories. *Oecologia* 45:72-81.
- . 1984. The role of disturbance in natural communitites. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:353-91.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1987. The concept and nature of the community. In: Gee, J. H. R. & P. S. Giller (eds.) *Organization of the Communities - Past and Present*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 3-27.
- STRONG, D. R. J.; D. Simberloff; L. G. Abele & A. B. Thistle (eds.). 1984. *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, 613 pp.
- SUTHERLAND, J. P. 1974. Multiple stable points in natural communities. *Am. Nat.* 108(964):859-73.
- . 1981. The fouling community at Beaufort, North Carolina: a study in stability. *Am. Nat.* 118(4):499-519.
- . 1987. Recruitment limitation in a tropical intertidal barnacle: *Tetraclita panamensis* (Pilsbry) on the Pacific coast of Costa Rica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 113:267-82.

- Sutherland, J. P. & Karlson, R. H. 1977. Development and stability of the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecol. Monogr.* 47:425-46.
- TODD, C. D. & S. J. Turner. 1986. Ecology of intertidal and sublittoral cryptic epifaunal assemblages. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 99:199-231.
- TRALDI, E. S. & E. Schlenz. 1990. Estratégias de ocupação de um costão rochoso por cinco espécies de anêmonas no litoral sul do Estado de São Paulo. *Publ. ACIESP* 71-III:67-74.
- TURNER, S. J. & C. D. Todd. 1993. The early development of epifaunal assemblages on artificial substrata at two intertidal sites on an exposed rocky shore in St. Andrews Bay, N.E. Scotland. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 166:251-72.
- UNDERWOOD, A. J. 1980. The effects of grazing by gastropods and physical factors on the upper limits of distribution of intertidal macroalgae. *Oecologia* 46:201-13.
- . 1985. Physical factors and biological interactions: the necessity and nature of ecological experiments. In: Moore, P. G. & R. Seed (eds.) *The Ecology of Rocky Coasts; Essays Presented to J.R. Lewis*. Hodder and Stoughton, pp. 372-90.
- . & E. J. Denley. 1984. Paradigms, explanations, and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores. In: Strong, D. R.; D. Simberloff; L. G. Abele & A. B. Thistle (eds.) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton Univ. Press, New Jersey, pp. 151-80.
- VANDERMEULEN, H. & R. E. DeWreede. 1982. The influence of orientation of an artificial substrate (Transite) on the settlement of marine organisms. *Ophelia* 21(1):41-48.

- WHITE, P. S. & S. T. A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. In: Pickett, S. T. A. & P. S. White (eds.) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic Press, Inc., Orlando, FL, pp. 3-13.
- YOUNG, C. M. & F.-S. Chia. 1981. Laboratory evidence for delay of larval settlement in response to a dominant competitor. *Intern. J. Invert. Reprod.* 3:221-26.
- & N. J. Gotelli. 1988. Larval predation by barnacles: effects on patch colonization in a shallow subtidal community. *Ecology* 69(3):624-34.

Tab. I - Comparação entre o desgaste de blocos de gesso imersos, em cada um dos costões. F = resultado da análise de covariância, P = probabilidade de ocorrência de F, RELAÇÃO = interpretação do resultado em termos do grau de movimentação da água, PG = Praia Grande, BAL = Ponta do Baleeiro, N.S. = não significativo.

DATA	F	P	RELAÇÃO
OUT/89	5.667	0.033	PG > BAL
NOV/89	19.187	0.000	PG > BAL
JAN/90	0.001	0.980	N.S.
FEV/90	36.256	0.000	BAL > PG
MAR/90	25.416	0.000	PG > BAL
ABR/90	4.145	0.058	N.S.
MAI/90	0.050	0.827	N.S.
JUN/90	0.531	0.477	N.S.
JUL/90	18.736	0.001	PG > BAL
AGO/90	7.175	0.016	PG > BAL
OUT/90	0.469	0.503	N.S.
NOV/90	26.720	0.000	PG > BAL

Tab. II - Número de pedras observadas em cada situação e porcentagem do número total entre parênteses. O desvio padrão refere-se às porcentagens. BAL = Ponta do Baleeiro, PG = Praia Grande, ES = estrato superior, EI = estrato inferior, N = número total de pedras.

			N	Sobre pedras	Sob pedras	Sobre areia	Enter- radas	Desvio padrão	
BAL	ES	Pequena	157	114 (72,6)	6 (3,8)	39 (24,8)	4 (2,55)	32,75	
		Grande	199	177 (88,9)	0 (0)	23 (11,6)	0 (0)	42,87	
	EI	Pequena	116	18 (15,5)	1 (0,9)	81 (70,0)	17 (14,7)	30,56	
		Grande	178	41 (23,0)	0 (0)	127 (71,4)	9 (5,1)	32,55	
	PG	ES	Pequena	104	25 (24,0)	12 (11,5)	57 (54,8)	21 (20,2)	18,86
			Grande	159	44 (27,7)	2 (1,3)	85 (53,5)	30 (18,9)	21,74
EI		Pequena	79	18 (22,8)	3 (3,8)	42 (52,3)	19 (24,0)	19,99	
		Grande	161	47 (29,2)	2 (1,2)	110 (68,3)	4 (2,5)	31,44	
COSTÃO									
Ponta do Baleeiro			650	350 (53,8)	7 (1,1)	270 (41,5)	30 (4,6)	26,39	
Praia Grande			503	134 (26,6)	19 (3,8)	294 (58,4)	74 (14,7)	23,60	
ESTRATO									
Estrato Superior			619	360 (58,2)	20 (3,2)	204 (33)	55 (8,9)	25,15	
Estrato Inferior			534	124 (23,2)	6 (1,1)	360 (67,4)	49 (9,2)	29,56	
TAMANHO									
Pedras pequenas			456	175 (38,4)	22 (4,8)	219 (48,0)	61 (13,4)	20,38	
Pedras grandes			697	309 (44,3)	4 (0,6)	345 (49,5)	43 (6,2)	25,31	

Tab. III - Horário das marés em 1990 (A,B) e 1991 (C,D), segundo a Tábua das Marés publicada pela Diretoria de Hidrografia e Navegação da Marinha Brasileira. O dia foi dividido em períodos de quatro horas (coluna à esquerda) e cada célula indica o número de vezes no mês em que marés iguais ou inferiores a 0,2 m (A,C) e iguais a 0,3 e 0,4 m (B,D) ocorreram em cada período.

A												
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
2-6h	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	4	0
6-10h	1	4	7	9	8	9	10	9	11	12	9	4
10-14h	3	6	8	8	9	11	8	8	5	3	1	2
14-18h	1	1	1	1	4	0	0	0	0	0	0	0
18-22h	7	9	11	12	9	2	2	3	6	8	10	12
22-2h	9	7	6	3	2	3	5	4	6	8	7	9

B												
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
2-6h	3	1	0	0	0	4	7	5	2	2	3	6
6-10h	5	4	7	6	4	0	2	1	1	0	3	8
10-14h	8	4	4	2	2	1	3	3	3	2	2	5
14-18h	2	2	1	2	4	7	2	0	0	0	1	4
18-22h	2	0	1	0	2	9	4	5	6	8	3	1
22-2h	2	2	3	4	5	4	5	8	3	2	3	1

C												
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
2-6h	0	0	0	1	2	4	4	4	4	6	6	4
6-10h	4	3	6	7	9	9	10	12	11	9	6	2
10-14h	0	4	6	7	8	7	8	3	2	0	0	0
14-18h	5	5	4	5	4	5	0	0	0	0	2	4
18-22h	11	10	13	10	7	1	0	2	5	6	9	11
22-2h	10	5	3	0	0	0	2	7	5	8	7	8

D												
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
2-6h	6	3	1	2	2	2	2	2	1	2	2	4
6-10h	6	1	7	5	3	1	0	0	0	1	5	10
10-14h	8	9	7	5	4	4	5	9	5	4	2	6
14-18h	1	1	3	2	3	3	6	3	1	3	3	3
18-22h	0	0	0	1	3	8	8	7	10	10	2	0
22-2h	3	6	5	5	2	6	6	5	8	3	4	3

Tab. IV - Distância (m) máxima e média (valor inferior) de deslocamento das pedras, em cada uma das situações: P = pedras pequenas, G = pedras grandes, ES = estrato superior, EI = estrato inferior, --- = situação com uma única observação.

	BALEEIRO				PRAIA GRANDE			
	ES		EI		ES		EI	
	P	G	P	G	P	G	P	G
Inverno								
1	3.7	0.7	0.5	0.4	4.8	3.2	0.7	0.6
	1.9	0.4	0.2	0.1	2.5	1.5	0.4	0.3
2	1.3	0.3	0.6	0.6	0.7	0.3	0.6	0.7
	0.7	0.1	0.4	0.3	0.4	0.2	0.2	0.3
3	0.4	0.3	0.5	0.5	0.5	4.2	0.5	0.4
	0.1	0.1	0.2	0.2	0.2	1.1	0.3	0.1
4	2.9	0.4	0.7	0.3	1.8	2.0	0.6	0.5
	0.9	0.2	0.3	0.2	0.6	0.5	0.4	0.3
Verão								
5	0.5	0.4	0.3	0.3	2.6	1.5	8.7	1.5
	0.2	0.3	0.1	0.1	---	0.7	4.0	0.5
6	0.7	0.3	0.2	0.4	0.6	2.5	0.6	0.5
	0.3	0.1	---	0.2	---	0.8	0.3	0.2
7	1.4	0.2	0.7	0.8	0.3	4.1	0.5	0.3
	0.7	0.1	0.3	0.3	---	1.0	0.2	0.2
8	0.9	0.3	0.4	0.5	0.3	0.4	0.7	0.4
	0.3	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	0.4	0.2

Tab. V - Porcentagem de pedras encontradas em cada categoria de taxa de deslocamento. Caracterizado rolamento cada vez que a pedra era encontrada virada com relação à posição registrada na observação anterior. P = pedras pequenas, G = pedras grandes, ES = estrato superior, EI = estrato inferior.

TAXA DE ROLAMENTO	BALEEIRO				PRAIA GRANDE			
	ES		EI		ES		EI	
	P	G	P	G	P	G	P	G
rolou em mais de 50% das observações	19	8	33	17	29	18	20	14
rolou em menos de 20% das observações	31	40	33	39	31	36	27	57
número total de pedras	32	25	30	23	16	22	15	21

Tab. VI - Intervalo de tempo, em meses, entre dois rolamentos consecutivos para pedras pequenas (P) e grandes (G), nos estratos superior (ES) e inferior (EI) da Ponta do Baleeiro e da Praia Grande. O valor em cada célula corresponde ao número de vezes em que cada intervalo de tempo foi observado e a porcentagem é relativa ao número total de observações (somatória da coluna precedente).

Número de Meses	Ponta do Baleeiro								Praia Grande							
	ES				EI				ES				EI			
	P	%	G	%	P	%	G	%	P	%	G	%	P	%	G	%
1	6	13	0	0	0	0	0	0	1	6.3	0	0	1	9.1	0	0
2	15	33	16	27	8	25	17	31	4	25	10	29	1	9.1	10	33
3	6	13	8	13	5	16	4	7.3	0	0	7	20	1	9.1	1	3.3
4	4	8.7	7	12	7	22	12	22	1	6.3	3	8.6	1	9.1	0	0
5	3	6.5	9	15	6	19	4	7.3	6	38	5	14	4	36	6	20
6	5	11	5	8.3	2	6.3	5	9.1	2	13	3	8.6	3	27	5	17
7	1	2.2	4	6.7	2	6.3	3	5.5	0	0	2	5.7	0	0	1	3.3
8	2	4.3	2	3.3	1	3.1	1	1.8	1	6.3	2	5.7	0	0	2	6.7
9	3	6.5	1	1.7	1	3.1	3	5.5	0	0	1	2.9	0	0	2	6.7
10	1	2.2	1	1.7	0	0	3	5.5	1	6.3	1	2.9	0	0	0	0
11	0	0	4	6.7	0	0	0	0	0	0	1	2.9	0	0	1	3.3
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
>12	0	0	3	5	0	0	3	5.5	0	0	0	0	0	0	2	6.7

Tab. VII - Comparação da diversidade entre os costões e entre os estratos a cada mês, através da análise de variância. Nos meses de julho, agosto e setembro a análise não foi feita, pois os dados não apresentaram homogeneidade de variâncias. SQ = soma de quadrados, GL = graus de liberdade, QM = quadrados médios, F = resultado da análise, P = probabilidade associada ao resultado.

	FONTE	SQ	GL	QM	F	P
JANEIRO/90	COSTAO	0.177	1	0.177	0.842	0.342
	ESTRATO	8.138	1	8.138	32.834	0.000
	COSTAO*ESTRATO	0.111	1	0.111	0.588	0.451
	ERRO	4.328	23	0.188		
FEVEREIRO	COSTAO	0.133	1	0.133	0.640	0.430
	ESTRATO	8.888	1	8.888	33.880	0.000
	COSTAO*ESTRATO	0.824	1	0.824	3.962	0.055
	ERRO	6.443	31	0.208		
MARÇO	COSTAO	3.314	1	3.314	17.834	0.000
	ESTRATO	8.807	1	8.807	37.184	0.000
	COSTAO*ESTRATO	1.101	1	1.101	5.826	0.021
	ERRO	5.576	30	0.188		
ABRIL	COSTAO	1.939	1	1.939	15.085	0.001
	ESTRATO	10.732	1	10.732	83.378	0.000
	COSTAO*ESTRATO	0.489	1	0.489	3.647	0.068
	ERRO	3.089	24	0.129		
MAIO	COSTAO	2.588	1	2.588	12.538	0.001
	ESTRATO	8.463	1	8.463	40.847	0.000
	COSTAO*ESTRATO	0.120	1	0.120	0.681	0.452
	ERRO	5.584	27	0.207		
JUNHO	COSTAO	2.407	1	2.407	11.852	0.002
	ESTRATO	8.989	1	8.989	34.748	0.000
	COSTAO*ESTRATO	0.514	1	0.514	2.551	0.123
	ERRO	4.834	24	0.201		
JULHO	-----					
AGOSTO	-----					
SETEMBRO	-----					
OUTUBRO	COSTAO	3.554	1	3.554	26.291	0.000
	ESTRATO	8.520	1	8.520	70.426	0.000
	COSTAO*ESTRATO	3.117	1	3.117	23.081	0.000
	ERRO	4.461	33	0.135		
NOVEMBRO	COSTAO	2.111	1	2.111	18.868	0.000
	ESTRATO	3.652	1	3.652	34.385	0.000
	COSTAO*ESTRATO	1.551	1	1.551	14.585	0.002
	ERRO	1.381	13	0.106		
DEZEMBRO	COSTAO	2.216	1	2.216	23.006	0.001
	ESTRATO	4.176	1	4.176	43.357	0.000
	COSTAO*ESTRATO	1.555	1	1.555	16.138	0.002
	ERRO	0.863	10	0.086		
JANEIRO/91	COSTAO	0.726	1	0.726	5.521	0.037
	ESTRATO	5.858	1	5.858	44.535	0.000
	COSTAO*ESTRATO	0.061	1	0.061	0.462	0.510
	ERRO	1.578	12	0.132		
FEVEREIRO	COSTAO	0.276	1	0.276	1.585	0.234
	ESTRATO	5.328	1	5.328	30.553	0.000
	COSTAO*ESTRATO	0.110	1	0.110	0.833	0.443
	ERRO	1.818	11	0.174		
ABRIL	COSTAO	1.116	1	1.116	5.556	0.036
	ESTRATO	4.763	1	4.763	23.714	0.000
	COSTAO*ESTRATO	0.005	1	0.005	0.024	0.880
	ERRO	2.410	12	0.201		
MAIO	COSTAO	1.064	1	1.064	6.772	0.023
	ESTRATO	5.752	1	5.752	36.603	0.000
	COSTAO*ESTRATO	0.232	1	0.232	1.475	0.248
	ERRO	1.886	12	0.157		
JUNHO	COSTAO	0.662	1	0.662	3.588	0.082
	ESTRATO	6.784	1	6.784	36.760	0.000
	COSTAO*ESTRATO	0.376	1	0.376	2.044	0.178
	ERRO	2.208	12	0.184		
AGOSTO	COSTAO	0.324	1	0.324	2.477	0.141
	ESTRATO	7.218	1	7.218	55.218	0.000
	COSTAO*ESTRATO	0.570	1	0.570	4.358	0.058
	ERRO	1.569	12	0.131		
NOVEMBRO	COSTAO	0.000	1	0.000	0.005	0.947
	ESTRATO	4.989	1	4.989	73.424	0.000
	COSTAO*ESTRATO	1.530	1	1.530	22.521	0.001
	ERRO	0.747	11	0.086		

Tab. VIII - Frequência de ocorrência das 19 espécies mais abundantes (ver Fig. 5). Cada valor corresponde ao número de espécies que ocorreram em determinado número de pedras (coluna à esquerda). A primeira fileira de valores (N) corresponde ao número total de pedras analisado em cada situação. ES = estrato superior, EI = estrato inferior, P = pedras pequenas, G = pedras grandes

		Ponta do Baleeiro				Praia Grande			
		ES		EI		ES		EI	
		P	G	P	G	P	G	P	G
JAN/90	N	7	11	7	7	6	5	9	4
	0	18	12	15	6	19	14	15	12
	1	1	2	4	4	0	4	4	3
	2	0	2	0	6	0	1	0	4
	3	0	2	0	2	0	0	0	0
	4	0	1	0	0	0	0	0	0
	5 ou +	0	0	0	1	0	0	0	0
ABR/90	N	15	7	6	8	9	6	5	7
	0	17	14	16	2	19	15	16	5
	1	2	2	3	4	0	4	3	6
	2	0	1	0	2	0	0	0	4
	3	0	1	0	4	0	0	0	1
	4	0	1	0	2	0	0	0	1
	5 ou +	0	0	0	5	0	0	0	2
AGO/90	N	9	11	7	10	9	10	5	10
	0	19	13	18	2	19	16	18	5
	1	0	2	1	4	0	1	1	6
	2	0	1	0	2	0	2	0	3
	3	0	1	0	2	0	0	0	2
	4	0	1	0	2	0	0	0	1
	5 ou +	0	1	0	7	0	0	0	2

Tab. IX - Principais espécies que dominaram as pedras em alguns meses de estudo. Dominância definida como ocupação de pelo menos 30% da área recoberta pela fauna. Bal = Ponta do Baleeiro, PG = Praia Grande, ES = estrato superior, EI = estrato inferior, P = pedras pequenas, G = pedras grandes. Legenda das espécies igual à da Fig. 5, acrescentando Bt = *Botryllus tabori*, M = conchas mortas, Pa = *Polysyncrator amethysteum*, To = *Trididemnum orbiculatum*, Ad. = *Adocia* sp., Ph = *Phragmatopoma lapidosa*, Sy = *Symplegma brakenhielmi*, Bn = *Botryllus niger*, O = não houve espécie dominante, - = as pedras não foram analisadas. A = Ascidiacea, BR = Bryozoa, PQ = Polychaeta, P = Porifera, BI = Bivalvia.

			Jan/90	Abr/90	Ago/90	Nov/90	Jan/91	Abr/91	Ago/91	Nov/91
BAL	ES	P	0	Ds (A)	0	0	0	Bt (A)	S2 (PQ)	0
		G	Ds S1 Sp M (A,PQ,BI)	S1 Sp M (PQ,BI)	Pm S1 Sp M (PQ,BI)	S1 Sp M (PQ,BI)	S1 Sp M (PQ,BI)	Ds S1 Sp M (A,PQ)	S1 Sp M (PQ,BI)	S1 Sp M (PQ,BI)
	EI	P	Ds (A)	0	Ph (PQ)	0	0	0	0	0
		G	Ds Dp Sb 16 Pa (A,P,BR)	Ds To My (A,P)	Ph My Ls (BR,P)	Sb Ls (BR)	Ls (BR)	Ls (BR)	Ls (BR)	Ls (BR)
PG	ES	P	0	0	0	S2 (PQ)	0	0	0	0
		G	0	M (BI)	M S2 Pm Ad (BI,PQ,P)	M Ph (BI,PQ)	M Sp (BI,PQ)	M Sp Op (BI,PQ)	M Sp (BI,PQ)	Sp Op (BI,PQ)
	EI	P	Dp M (A,BI)	Ds Sy S1 (A,PQ)	M (BI)	0	-	Ad (P)	S2 M (PQ,BI)	Hb Pm Ls (PQ,BR)
		G	Dp To M (A,BI)	Bn Ds M Sb R (A,BI,BR)	Pm S2 M Sy (PQ,BI,A)	M (BI)	M R (BI,BR)	Sy M R (A,BI,BR)	Sy M R (A,BI,BR)	Pm M Sb R (PQ,BI,B)

Tab. X - Número de pedras que apresentaram espécies dominantes e número total de pedras analisadas entre parênteses. BAL = Ponta do Baleeiro, PG = Praia Grande, ES = estrato superior, EI = estrato inferior, P = pedras pequenas, G = pedras grandes.

		Jan/90	Abr/90	Ago/90	Nov/90	Jan/91	Abr/91	Ago/91	Nov/91
BAL	ES P	0 (7)	1 (15)	0 (9)	0 (6)	0 (2)	1 (5)	1 (7)	0 (6)
	G	7 (11)	3 (7)	7 (11)	4 (5)	4 (4)	4 (4)	4 (4)	4 (4)
	EI P	1 (7)	0 (6)	1 (7)	0 (6)	0 (6)	0 (5)	0 (5)	0 (3)
	G	6 (7)	3 (8)	3 (10)	2 (4)	1 (4)	2 (4)	2 (4)	1 (4)
PG	ES P	0 (6)	0 (9)	0 (9)	1 (3)	0 (2)	0 (4)	0 (8)	0 (7)
	G	0 (5)	2 (6)	5 (10)	2 (4)	2 (4)	3 (4)	2 (3)	2 (2)
	EI P	2 (9)	2 (5)	1 (5)	0 (3)	- (-)	2 (5)	2 (8)	3 (8)
	G	3 (4)	7 (7)	10 (10)	4 (4)	4 (4)	4 (4)	3 (5)	5 (5)

Tab. XI - Quantificação da fauna vágil encontrada sob as pedras pequenas (P) e grandes (G), nos estratos superior (ES) e inferior (EI) na Ponta do Baleeiro (BAL) e na Praia Grande (PG). N = número total de indivíduos, Np = número de pedras com pelo menos um indivíduo (número total de pedras entre parênteses), Nm = número de meses com pelo menos um indivíduo (número total de meses entre parênteses).

				Gastro- poda	Polypla- cophora	Crustacea	Echino- dermata	Turbela- ria
BAL	ES	P	N	3	1	0	0	1
			Np (161)	3	1	-	-	1
			Nm (19)	3	1	-	-	1
		G	N	128	1	14	0	0
			Np (183)	59	1	9	-	-
			Nm (19)	17	1	7	-	-
	EI	P	N	2	7	0	0	0
			Np (130)	2	5	-	-	-
			Nm (19)	2	4	-	-	-
		G	N	18	11	0	4	0
			Np (160)	14	10	-	4	-
			Nm (19)	11	5	-	3	-
PG	ES	P	N	5	0	0	0	0
			Np (116)	5	-	-	-	-
			Nm (19)	4	-	-	-	-
		G	N	247	12	6	0	2
			Np (159)	73	9	5	-	2
			Nm (19)	18	9	4	-	2
	EI	P	N	5	4	0	0	0
			Np (123)	5	3	-	-	-
			Nm (19)	3	3	-	-	-
		G	N	248	8	15	15	0
			Np (155)	66	8	3	15	-
			Nm (19)	17	7	3	10	-

Tab. XII - A. Análise de variância da diversidade entre estratos e tipos de placa de recrutamento na Ponta do Baleeiro; B. comparação entre tipos de placa no estrato superior; C. comparação entre tipos de placa no estrato inferior; D. matriz de probabilidade de semelhança entre tipos de placa no estrato inferior. A = placa sobre areia, P = placa sobre pedra, S = placa superior e I = placa inferior de duas placas justapostas horizontalmente (ver texto).

A					
FONTE	SOMA DE QUADRADOS	GL	QUADRADOS MEDIOS	F	P
ESTRATO	3.773	1	3.773	21.904	0.000
PLACA	5.019	3	1.673	9.713	0.000
ESTRATO*PLACA	2.444	3	0.815	4.730	0.004
ERRO	15.158	88	0.172		
B					
PLACA	0.705	3	0.235	1.339	0.274
ERRO	7.717	44	0.175		
C					
PLACA	6.758	3	2.253	13.322	0.000
ERRO	7.441	44	0.169		
D					
TUKEY HSD - MATRIZ DE PROBABILIDADES					
	A	P	S	I	
A	1.000				
P	0.000	1.000			
S	0.000	0.985	1.000		
I	0.054	0.065	0.028	1.000	
COMPARAÇÃO ENTRE AS PLACAS: <u>A</u> <u>I</u> <u>P</u> <u>S</u>					

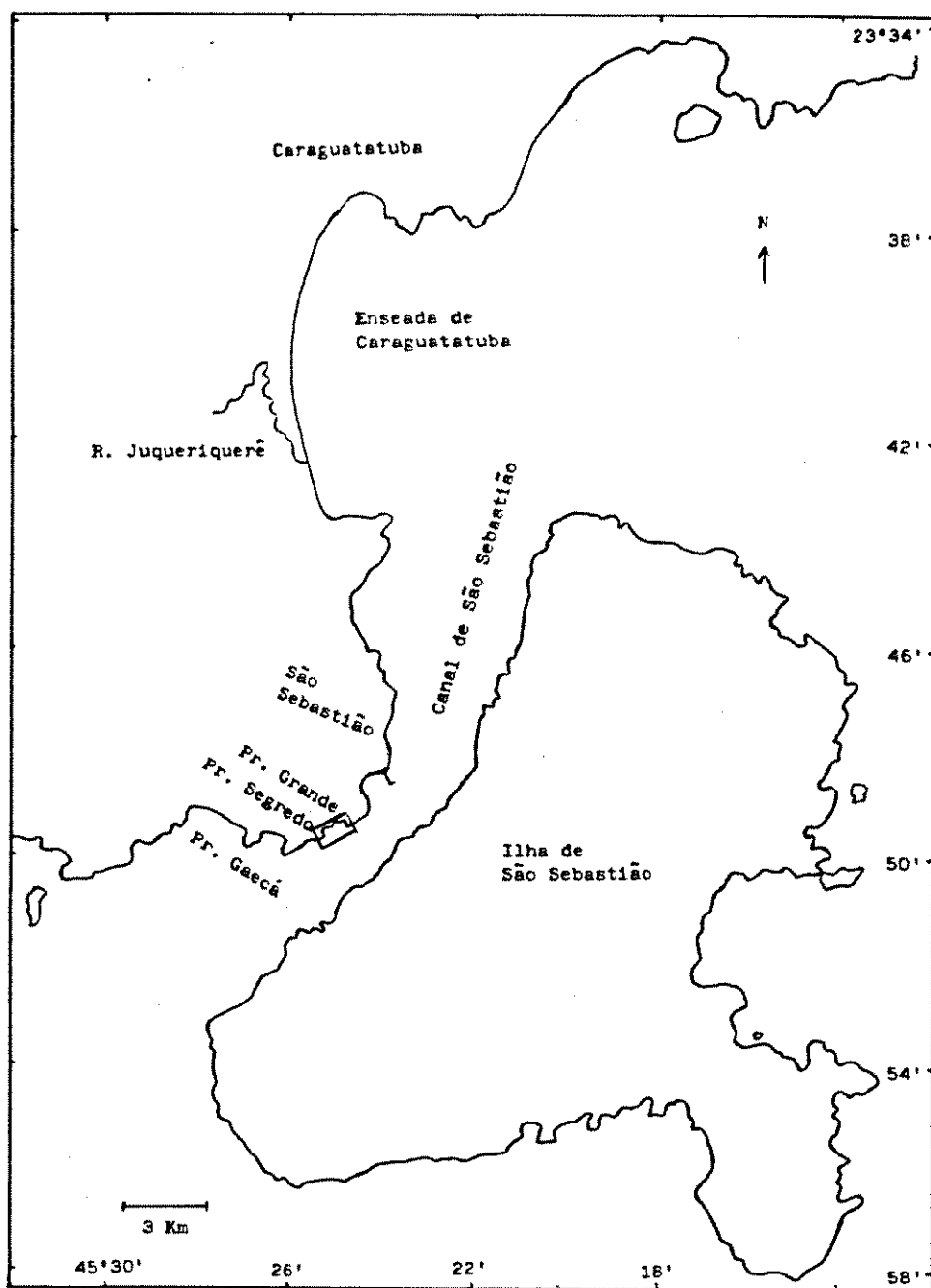


Fig. 1 - Mapa do Canal de São Sebastião (segundo carta náutica nº 1614). A área de coleta (delimitada pelo retângulo) encontra-se em destaque na figura 2.

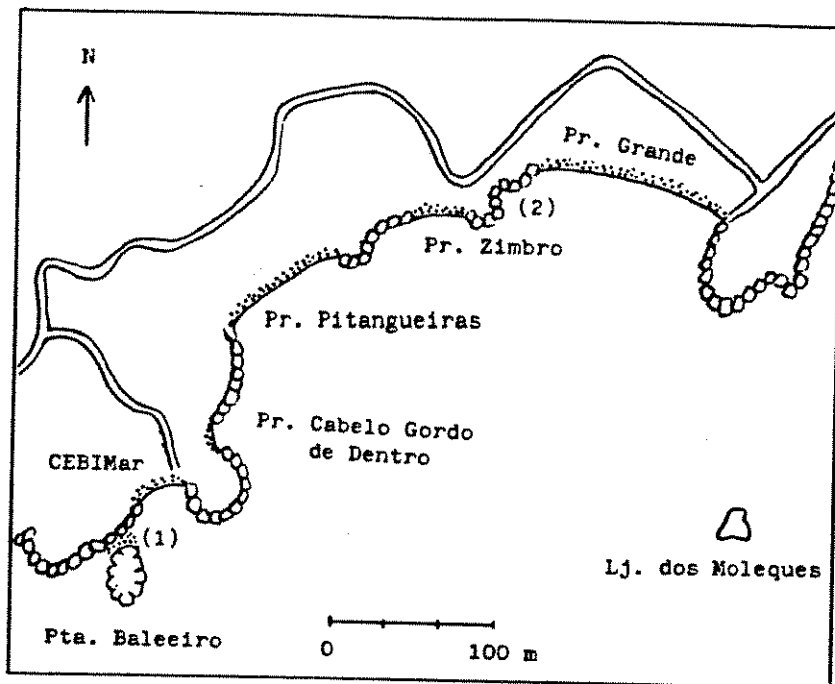
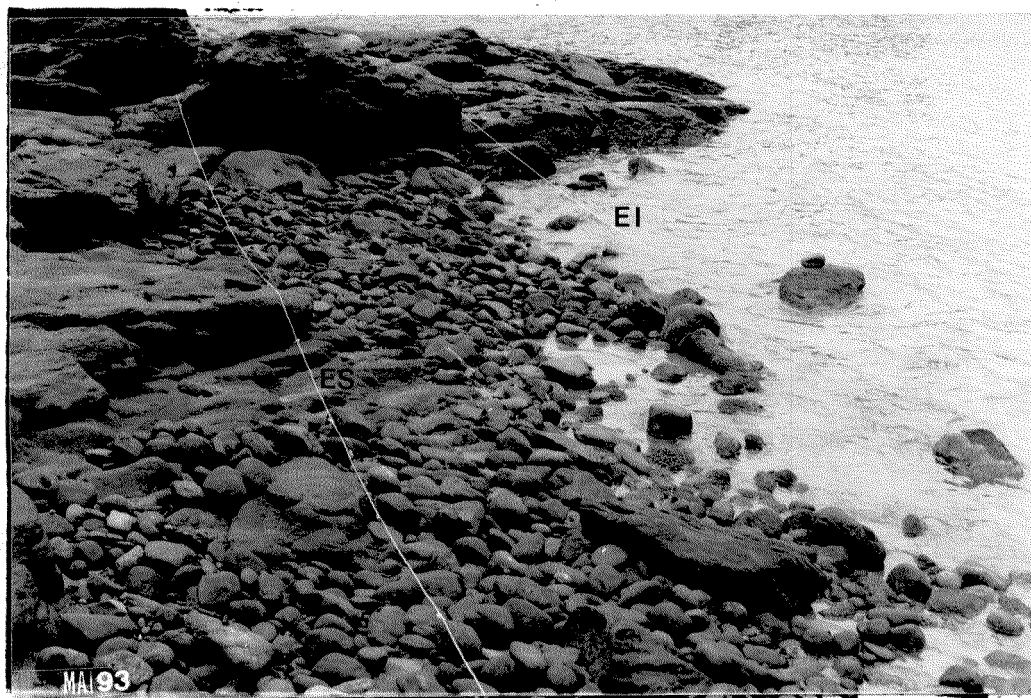


Fig. 2 - Localização do costão protegido da Ponta do Baleeiro (1) e do costão menos protegido da Praia Grande (2).

A



B



Fig. 3 - Locais de coleta: região entremarés da Ponta do Baleeiro (A) e da Praia Grande (B). ES = estrato superior, EI = estrato inferior.

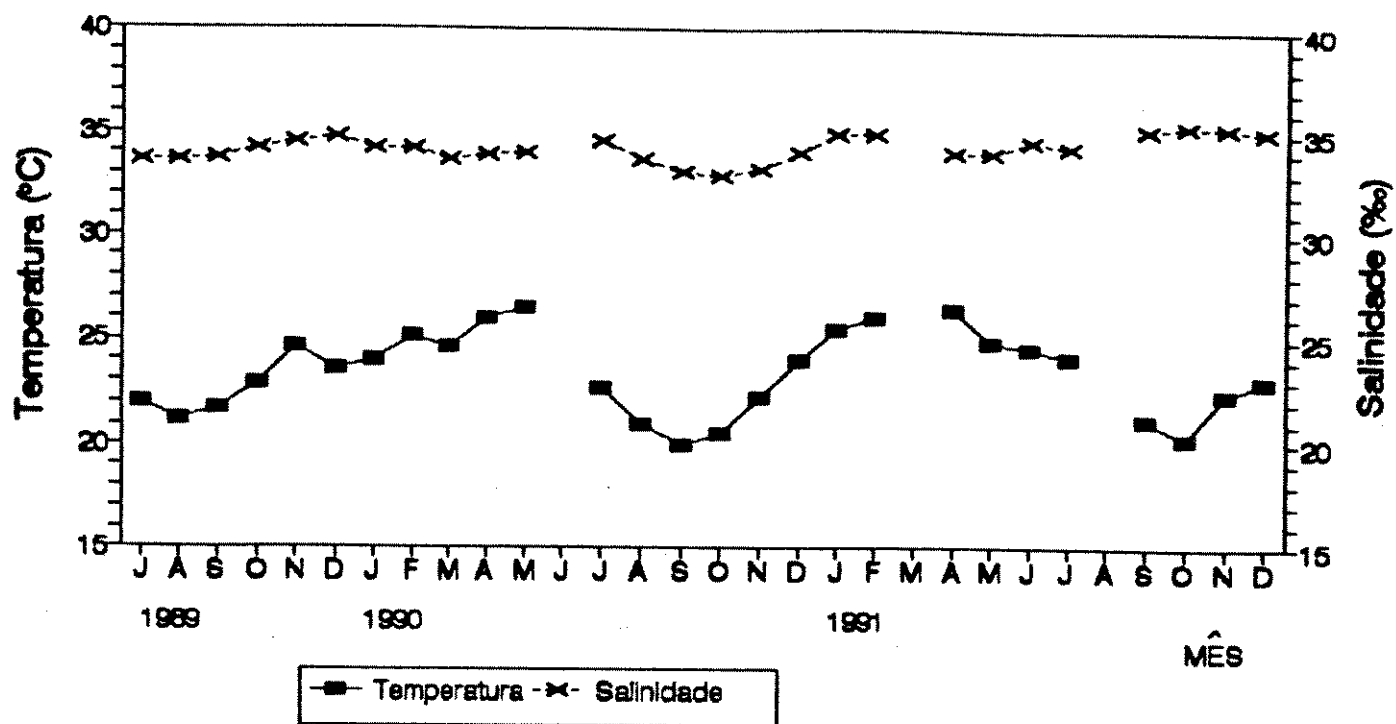
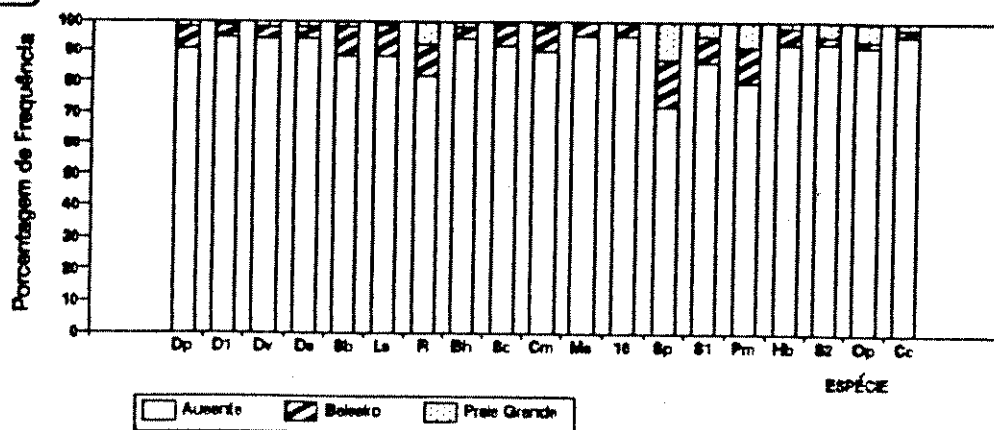
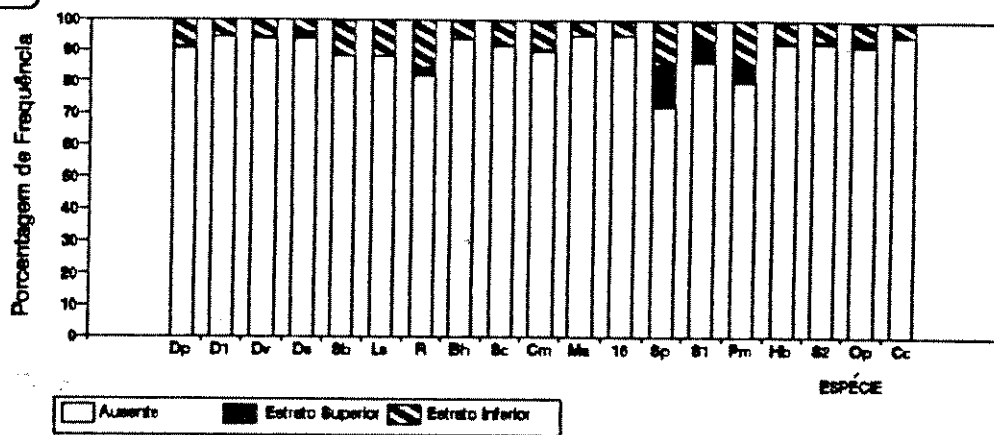


Fig. 4 - Valores médios de temperatura e salinidade da água de superfície, tomados na Praia do Segredo.

A



B



C

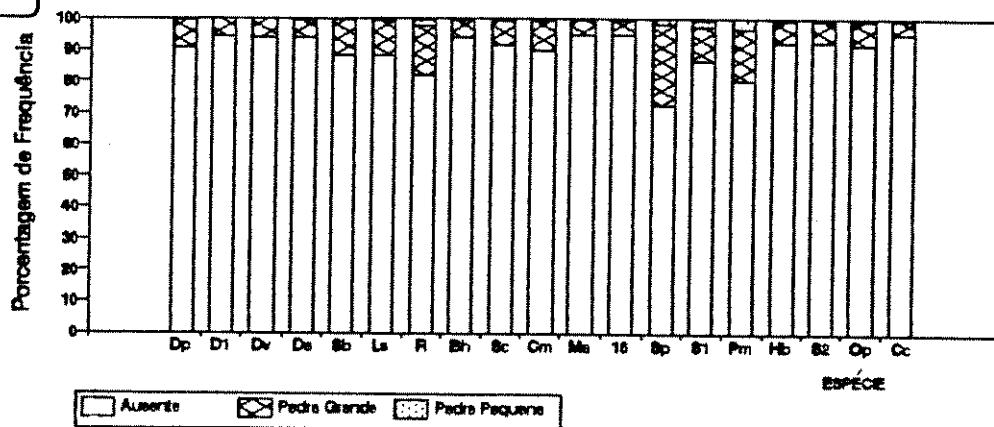


Fig. 5 - Porcentagem das pedras com presença de cada uma das espécies mais abundantes nos dois costões (A), estratos (B) e para os dois tamanhos de pedras (C). Dp = *Didemnum perlucidum*, D1 = *Didemnidae 1*, Dv = *Didemnum vanderhorsti*, Ds = *Didemnum psammathodes*, Sb = *Steginoporella buskii*, Ls = *Labioporella sinuosa*, R = briozoário em rede, Bh = *Beania hirtissima*, Sc = *Schizoporellidae*, Cm = *Celleporaria mordax*, My = *Mycale americana*, 16 = esp. 16 (Porifera), Sp = *Spirorbis* spp., S1 = *Serpulideo 1*, Pm = *Pomatocerus minutus*, Hb = *Hydroïdes brachyacantha*, S2 = *Serpulideo 2*, Op = *Ostrea puelchana*, Cc = *Chama congregata*.

PONTA DO BALEEIRO - ESTRATO SUPERIOR
Pedras Grandes

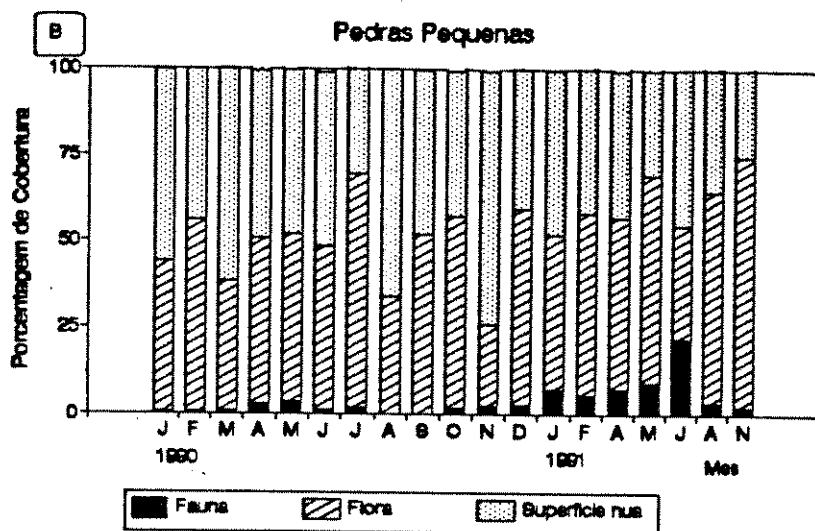
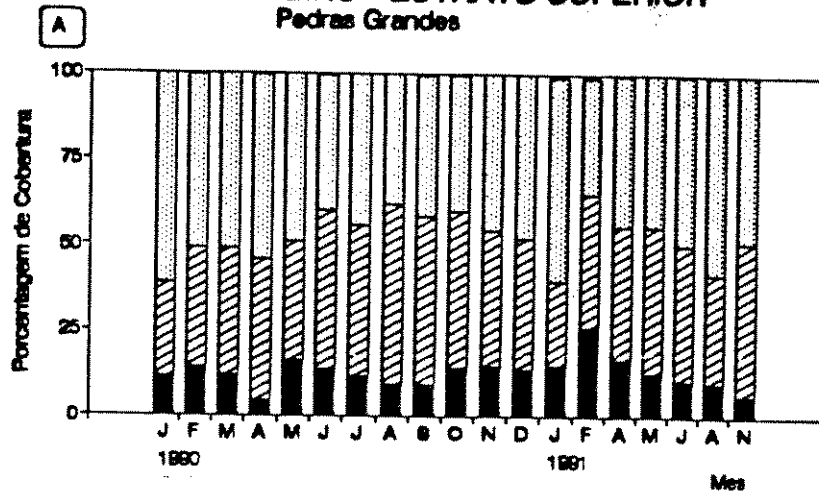


Fig. 6 - Porcentagem de cobertura média mensal da fauna, da flora e de superfície nua (pedra não recoberta) para as pedras grandes do estrato superior da Ponta do Baleeiro (A) e pedras pequenas no mesmo local (B).

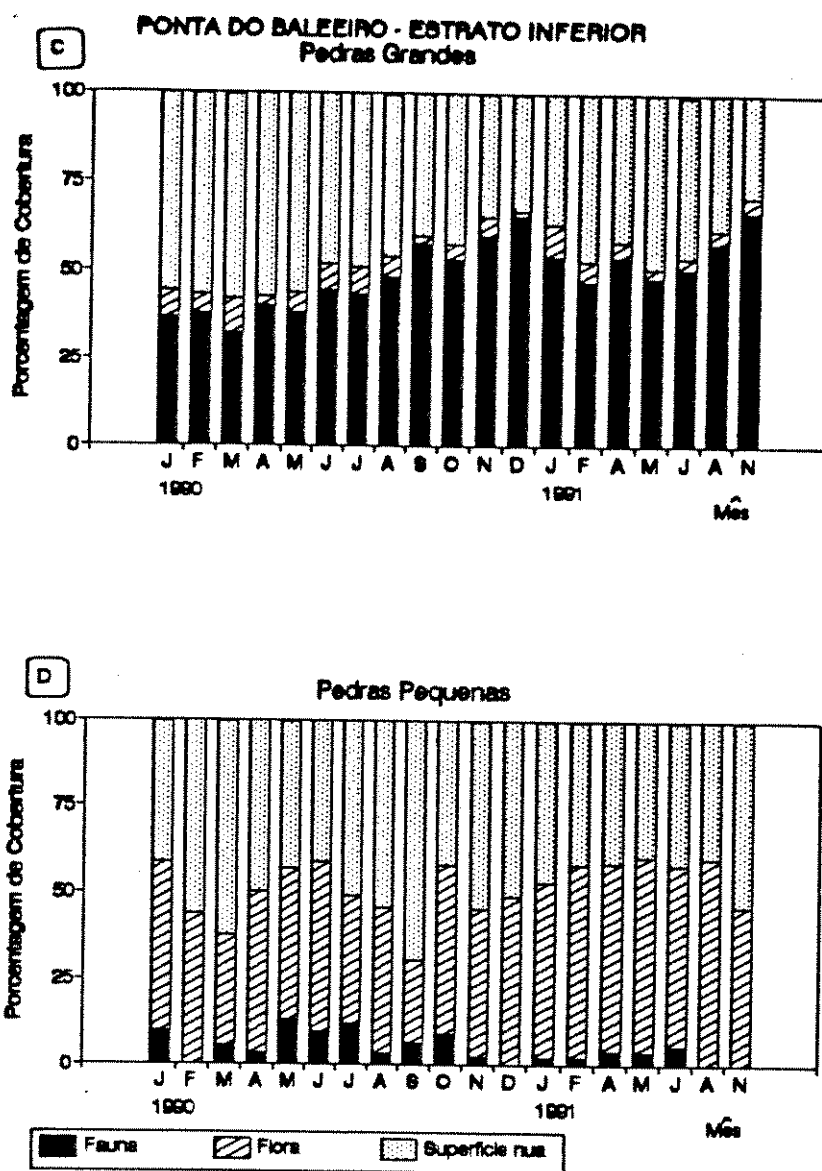


Fig. 7 - Porcentagem de cobertura média mensal da fauna, da flora e de superfície nua (pedra não recoberta) para as pedras grandes do estrato inferior da Ponta do Baleeiro (C) e pedras pequenas no mesmo local (D).

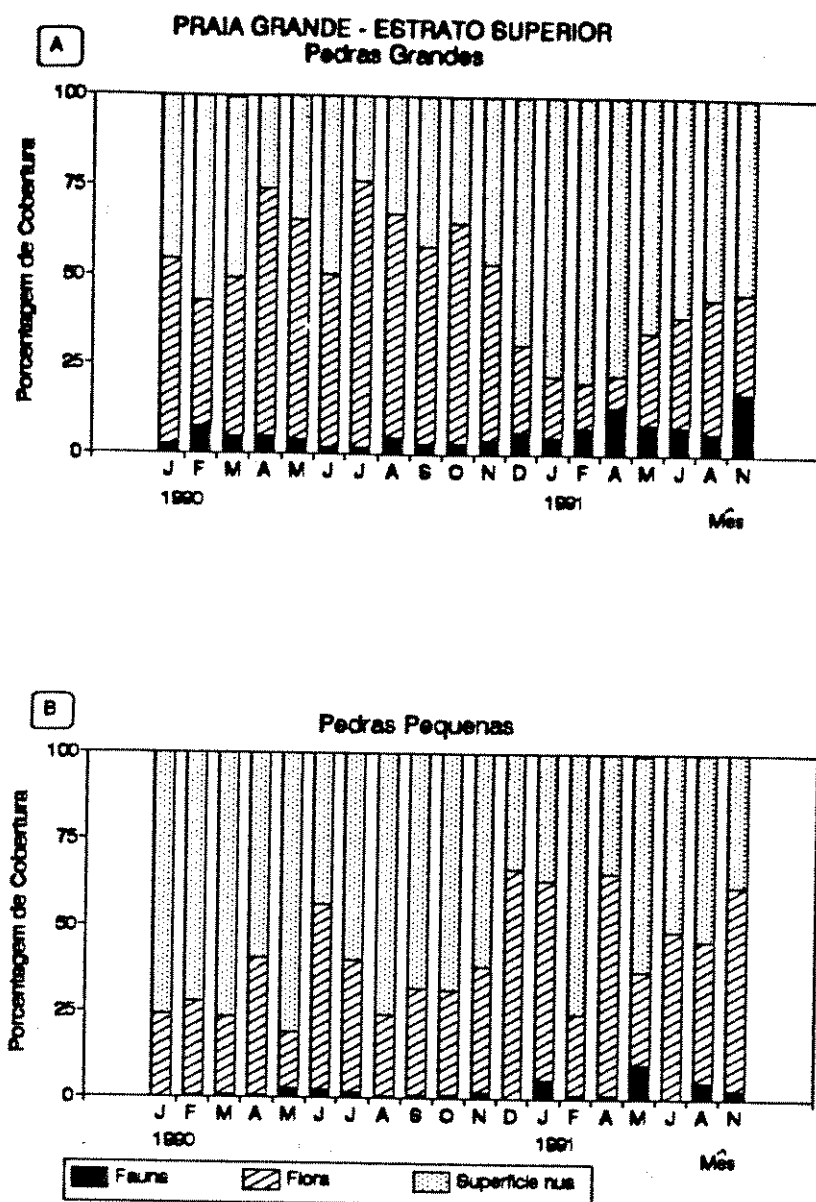


Fig. 8 - Porcentagem de cobertura média mensal da fauna, da flora e de superfície nua (pedra não recoberta) para as pedras grandes do estrato superior da Praia Grande (A) e pedras pequenas no mesmo local (B).

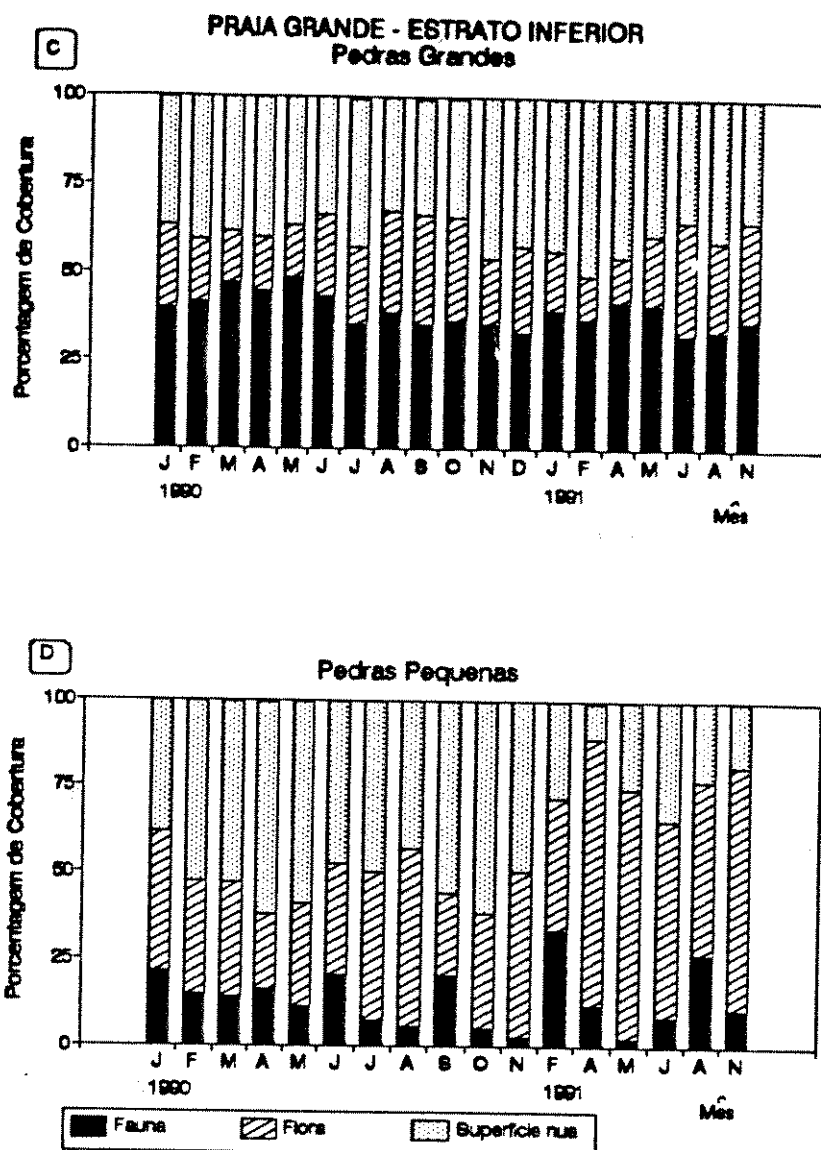


Fig. 9 - Porcentagem de cobertura média mensal da fauna, da flora e de superfície nua (pedra não recoberta) para as pedras grandes do estrato inferior da Praia Grande (C) e pedras pequenas no mesmo local (D).

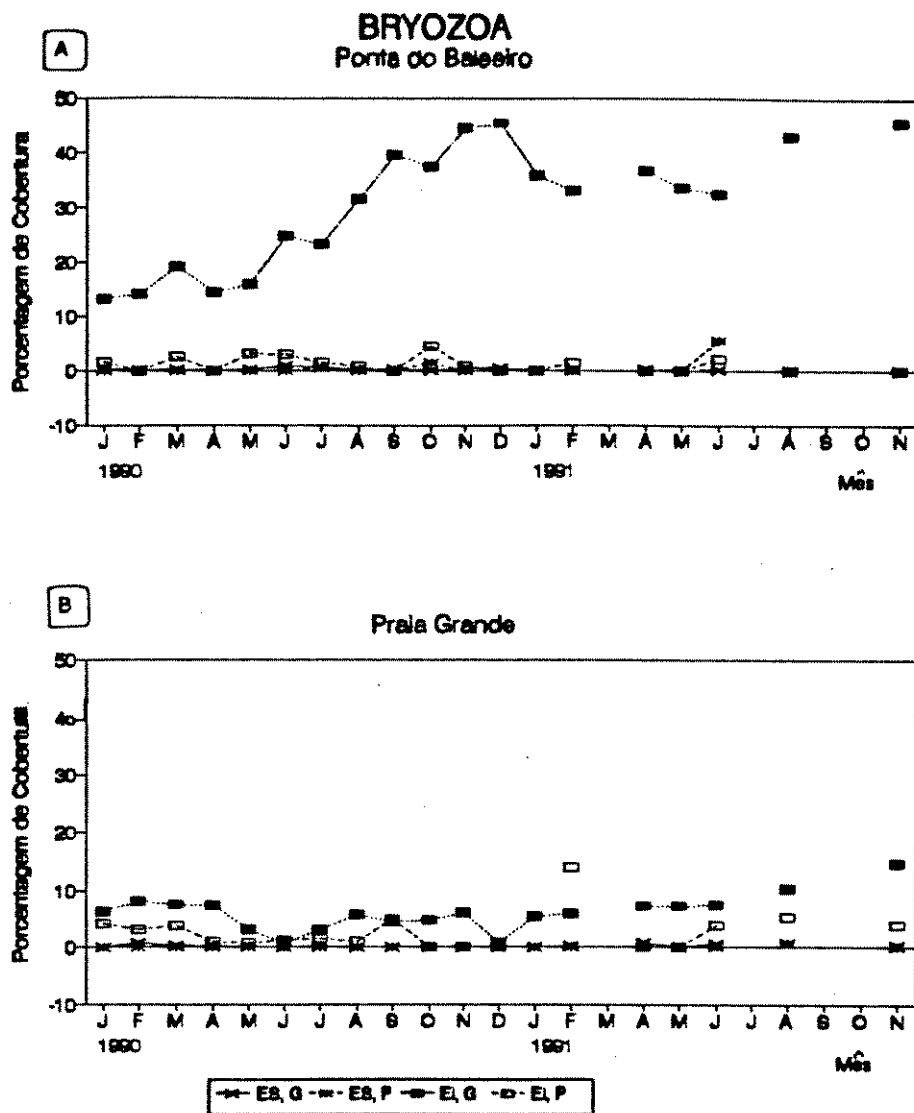


Fig. 10 - Porcentagem de cobertura média mensal de Bryozoa para cada um dos estratos e tamanhos de pedra na Ponta do Baleeiro (A) e Praia Grande (B). ES = estrato superior, EI = estrato inferior, G = pedras grandes, P = pedras pequenas.

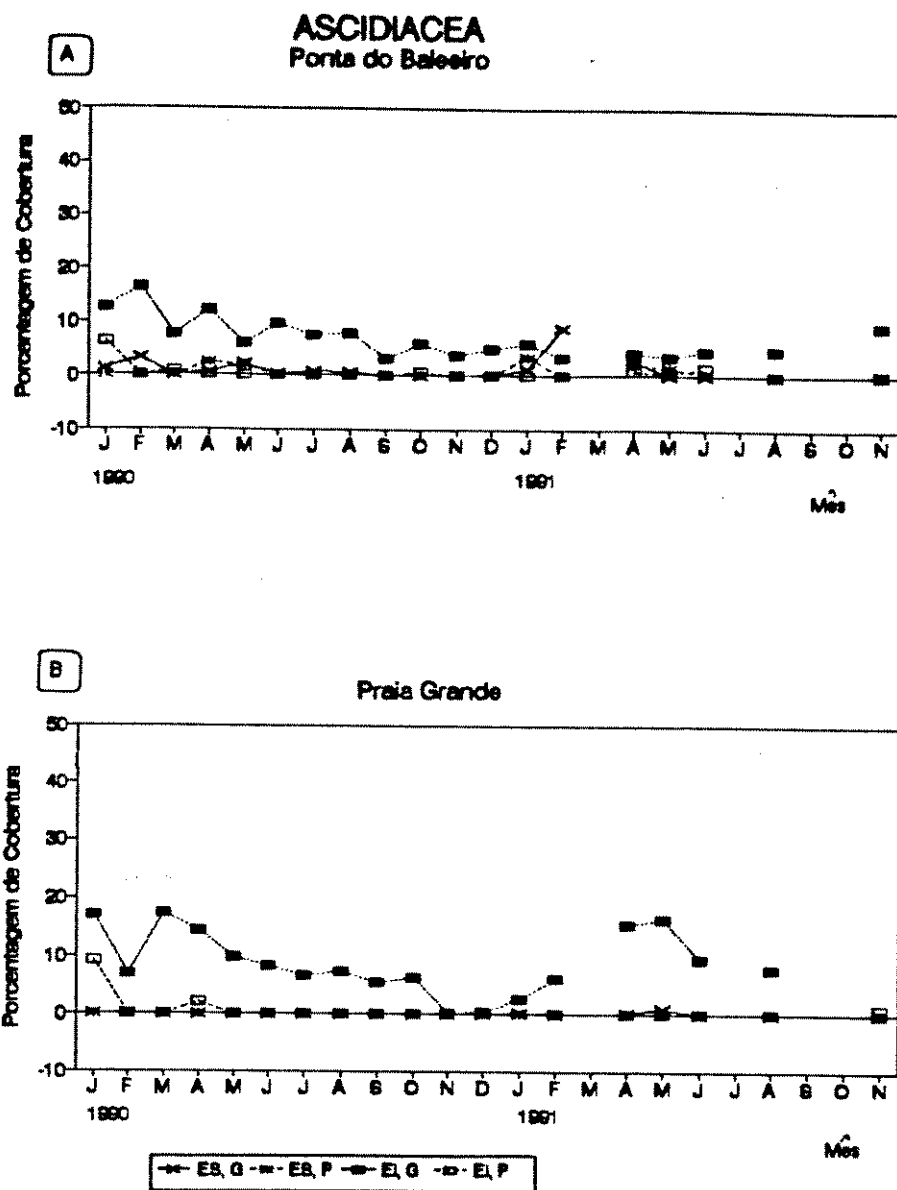


Fig. 11 - Porcentagem de cobertura média mensal de Ascidiacea para cada um dos estratos e tamanhos de pedra na Ponta do Baleeiro (A) e Praia Grande (B). ES = estrato superior, EI = estrato inferior, G = pedras grandes, P = pedras pequenas.

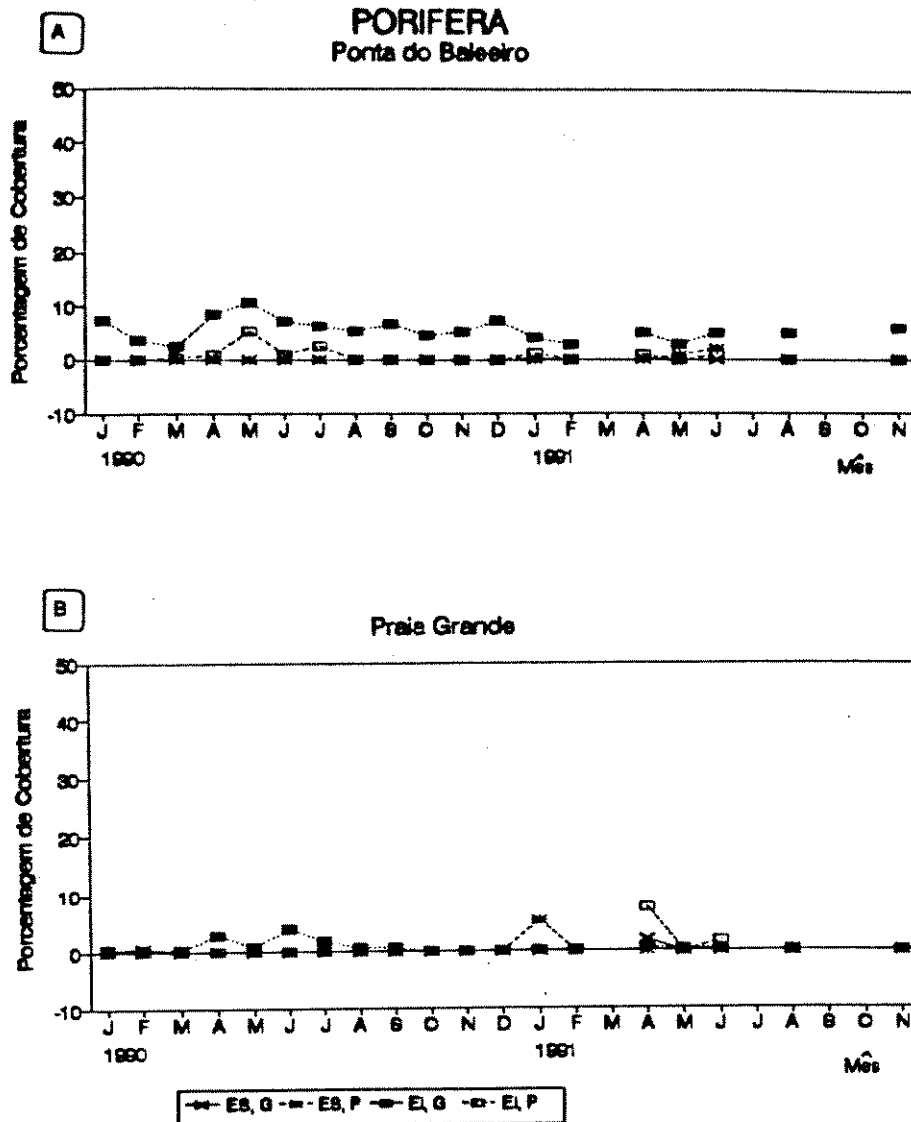


Fig. 12 - Porcentagem de cobertura média mensal de Porifera para cada um dos estratos e tamanhos de pedra na Ponta do Baleeiro (A) e Praia Grande (B). ES = estrato superior, EI = estrato inferior, G = pedras grandes, P = pedras pequenas.

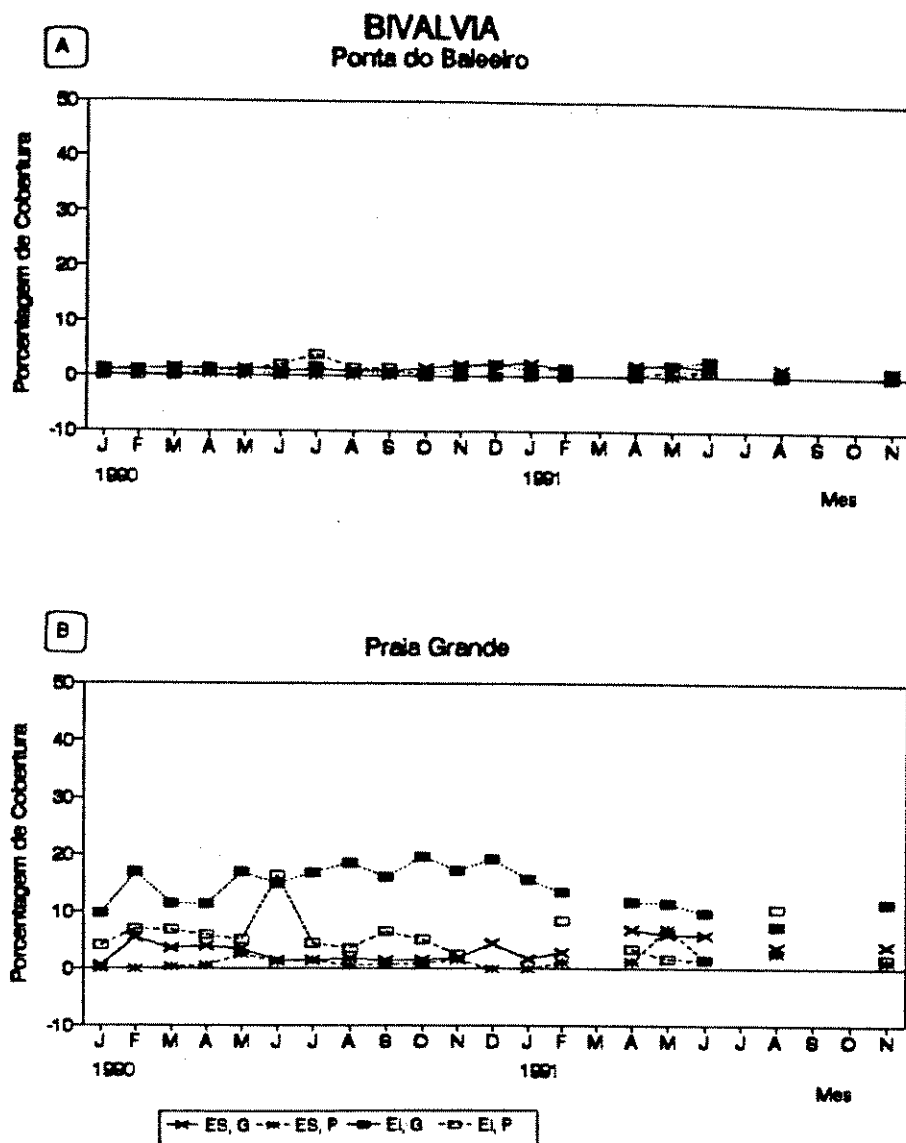


Fig. 14 - Porcentagem de cobertura média mensal de Bivalvia para cada um dos estratos e tamanhos de pedra na Ponta do Baleeiro (A) e Praia Grande (B). ES = estrato superior, EI = estrato inferior, G = pedras grandes, P = pedras pequenas.

PONTA DO BALEEIRO ESTRATO SUPERIOR	<u>Spirorbis</u> spp. (PQ)	Serpulideo 1 (PQ)	<u>P. minutus</u> (PQ)
<u>Spirorbis</u> spp. (PQ)		A	I
Serpulideo 1 (PQ)	A		I
<u>P. minutus</u> (PQ)	I	D	

PONTA DO BALEEIRO ESTRATO INFERIOR	<u>D. perlucidum</u> (A)	Didemnidae 1 (A)	<u>D. vanderhorsti</u> (A)	<u>D. psammathodes</u> (A)	<u>S. buskii</u> (BR)	<u>L. sinuosa</u> (BR)	Rede (BR)	<u>B. hirtissima</u> (BR)	Schizoporellidae (BR)	<u>C. mordax</u> (BR)	<u>Spirorbis</u> spp. (PQ)	Serpulideo 1 (PQ)	<u>H. brachyacantha</u> (PQ)	<u>M. americana</u> (P)	Espécie 16 (P)	<u>C. congregata</u> (BI)
<u>D. perlucidum</u> (A)		D	D				I	D								
Didemnidae 1 (A)	D				A	A	A	A								
<u>D. vanderhorsti</u> (A)	A													I		
<u>D. psammathodes</u> (A)								D								
<u>S. buskii</u> (BR)		D					A	D						D		
<u>L. sinuosa</u> (BR)		D					A	D	A							
Rede (BR)	D	I			A	A		I		A				D		
<u>B. hirtissima</u> (BR)	D	A		D	A	A	A							I		D
Schizoporellidae (BR)						A				A						D
<u>C. mordax</u> (BR)							A		A					D		D
<u>Spirorbis</u> spp. (PQ)												I				
Serpulideo 1 (PQ)											A			D		
<u>H. brachyacantha</u> (PQ)															I	
<u>M. americana</u> (P)			D		A		A	I		I		D				D
Espécie 16 (P)													I			
<u>C. congregata</u> (BI)								I	D	D				A		

Fig. 15 - Tipo de interação existente entre as espécies da coluna à esquerda em relação às espécies da linha superior, para os pares em que esta interação foi significativa (índice de qui-quadrado de Yates corrigido). A (associação) = a espécie da coluna é mais frequente na presença da espécie da linha superior; D (dissociação) a espécie da coluna é mais frequente na ausência da espécie da linha superior; I (indiferença) = a frequência da espécie da coluna independe da presença ou ausência da espécie da linha superior. A = Ascidiacea, BR = Bryozoa, PQ = Polychaeta, P = Porifera, BI = Bivalvia.

PRAIA GRANDE ESTRATO SUPERIOR			
	<u>Spirorbis</u> spp. (PQ)	<u>P. minutus</u> (PQ)	<u>H. brachyacantha</u> (PQ)
<u>Spirorbis</u> spp. (PQ)		D	D
<u>P. minutus</u> (PQ)	A		
<u>H. brachyacantha</u> (PQ)	A		

PRAIA GRANDE ESTRATO INFERIOR									
	<u>D. vanderhorsti</u> (A)	Rede (BR)	<u>B. hirtissima</u> (BR)	<u>Spirorbis</u> spp. (PQ)	Serpulídeo 1 (PQ)	<u>P. minutus</u> (PQ)	<u>H. brachyacantha</u> (PQ)	<u>O. puelchana</u> (BI)	<u>C. congregata</u> (BI)
<u>D. vanderhorsti</u> (A)				A					
Rede (BR)			D						
<u>B. hirtissima</u> (BR)	A							I	
<u>Spirorbis</u> spp. (PQ)	D					D	I		
Serpulídeo 1 (PQ)				A					
<u>P. minutus</u> (PQ)				A			D		
<u>H. brachyacantha</u> (PQ)						A			
<u>O. puelchana</u> (BI)			D						D
<u>C. congregata</u> (BI)								A	

Fig. 16 - Tipo de interação existente entre as espécies da coluna à esquerda em relação às espécies da linha superior, para os pares em que esta interação foi significativa (índice de qui-quadrado de Yates corrigido). A (associação) = a espécie da coluna é mais frequente na presença da espécie da linha superior; D (dissociação) a espécie da coluna é mais frequente na ausência da espécie da linha superior; I (indiferença) = a frequência da espécie da coluna independe da presença ou ausência da espécie da linha superior. A = Ascidiacea, BR = Bryozoa, PQ = Polychaeta, P = Porifera, BI = Bivalvia.

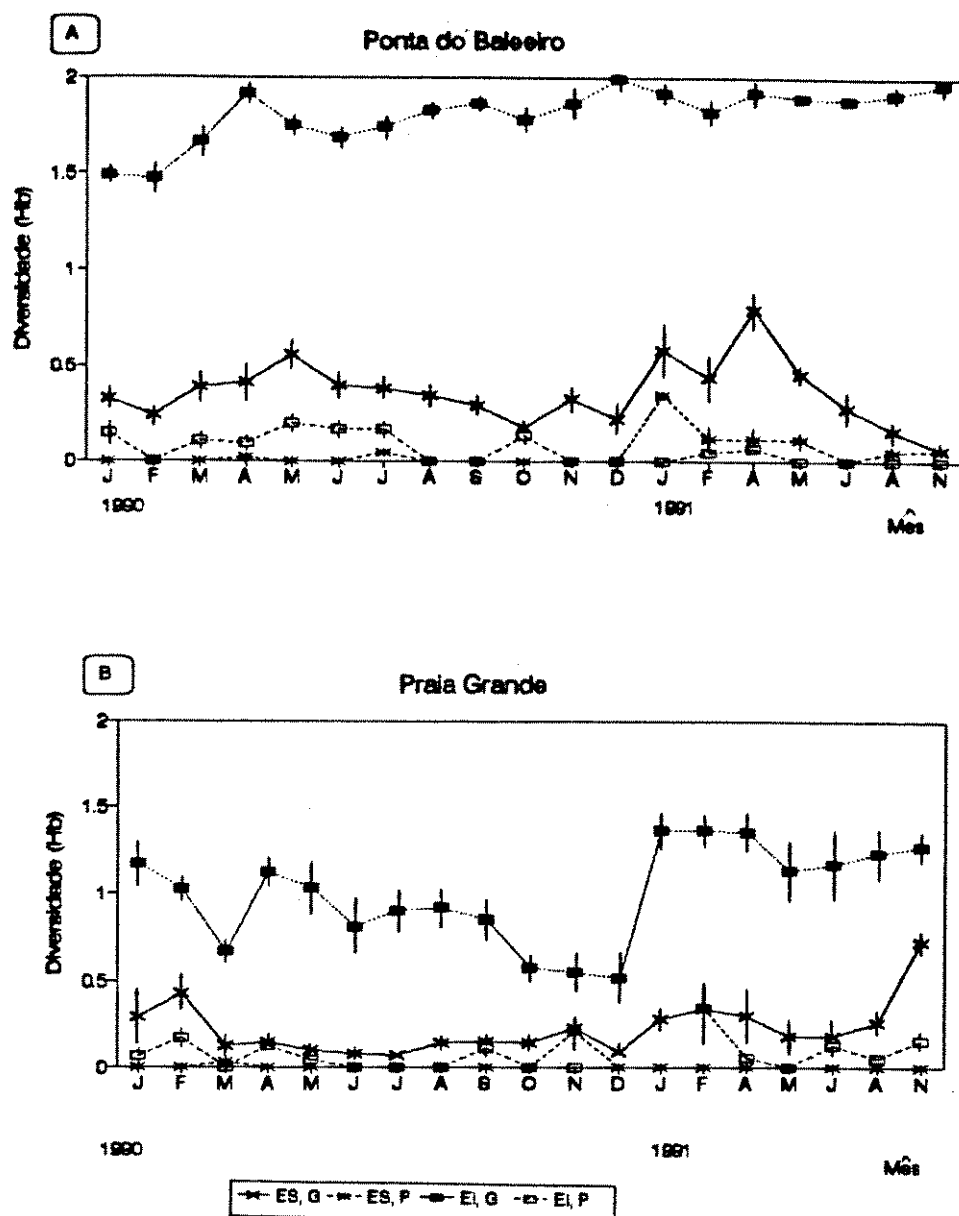


Fig. 17 - Diversidade média mensal (índice de Brillouin) da comunidade sob pedras grandes e pequenas nos dois estratos da Ponta do Baleeiro (A) e da Praia Grande (B). As barras verticais indicam o erro da média. ES = estrato superior, EI = estrato inferior, G = pedras grandes, P = pedras pequenas.

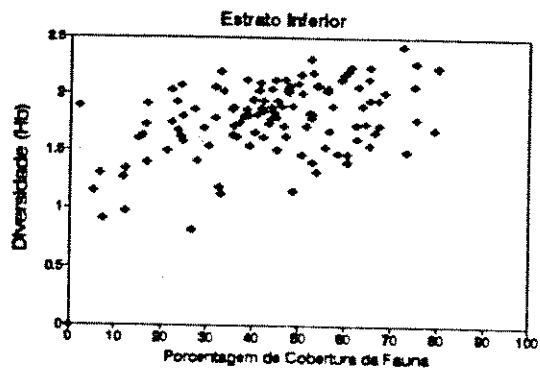
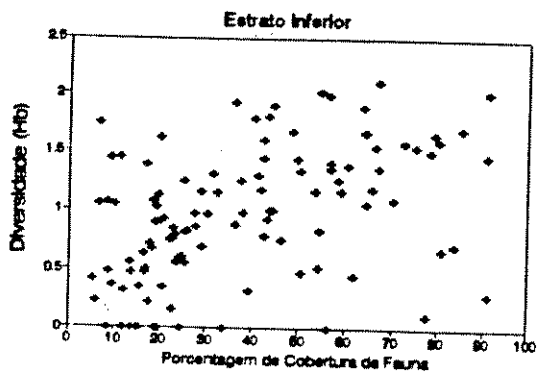
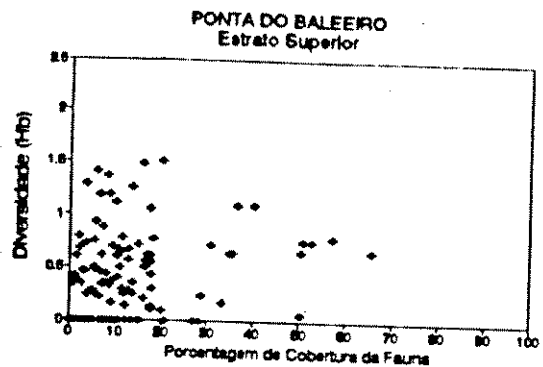
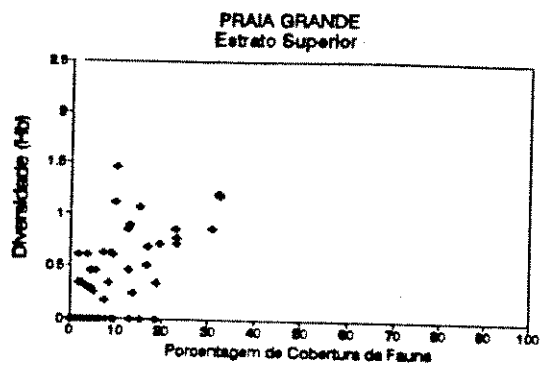


Fig. 18 - Relação entre diversidade (índice de Brillouin) e porcentagem de cobertura total da fauna em cada uma das pedras grandes na Ponta do Baleeiro e na Praia Grande.

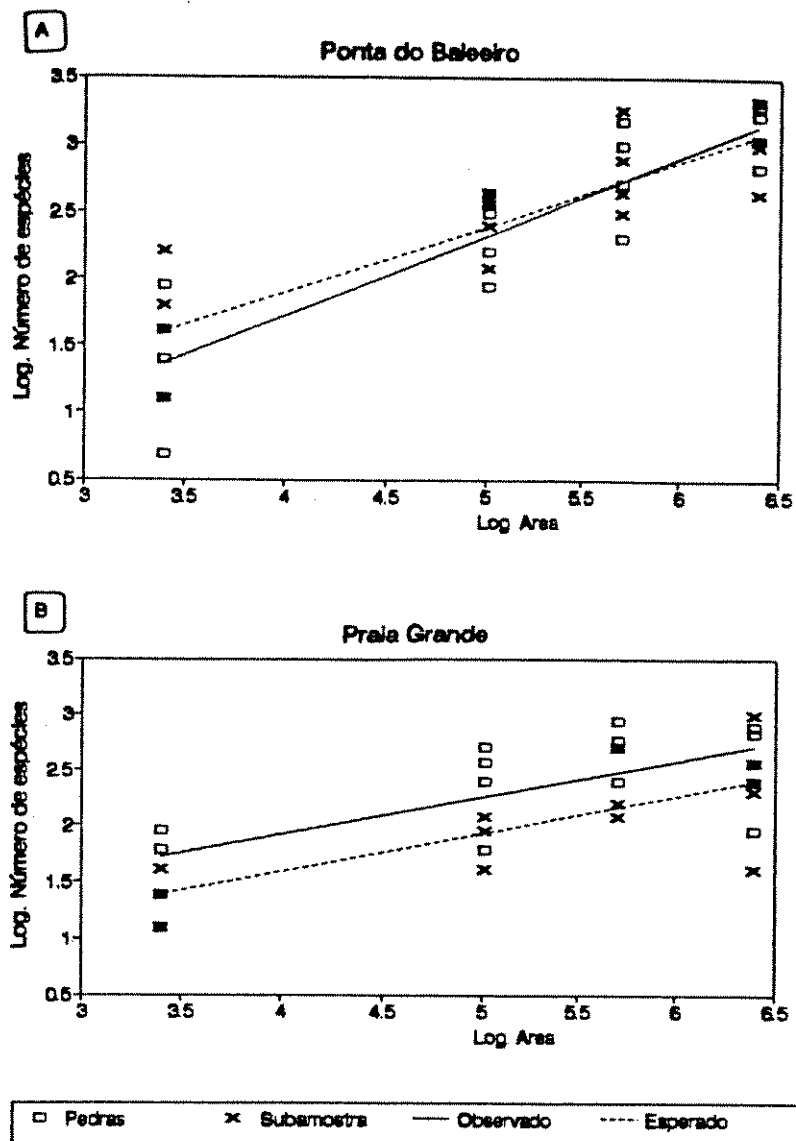


Fig. 19 - Número de espécies encontrado em diferentes tamanhos de pedras e em subamostras de tamanhos equivalentes (ver no texto as fórmulas das retas de regressão) para A. Ponta do Baleeiro e B. Praia Grande. A reta observada corresponde às pedras e a esperada corresponde às subamostras.

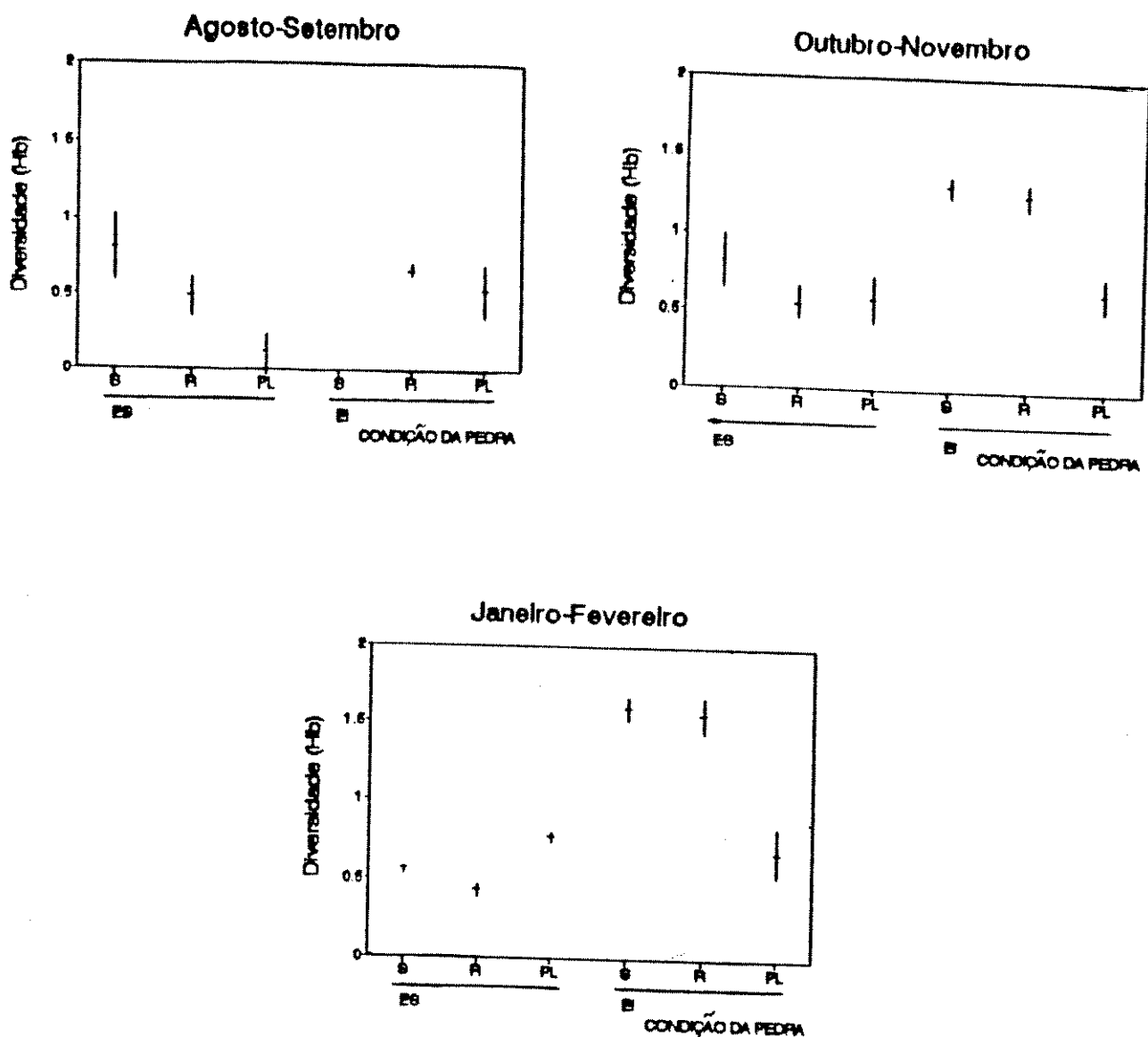
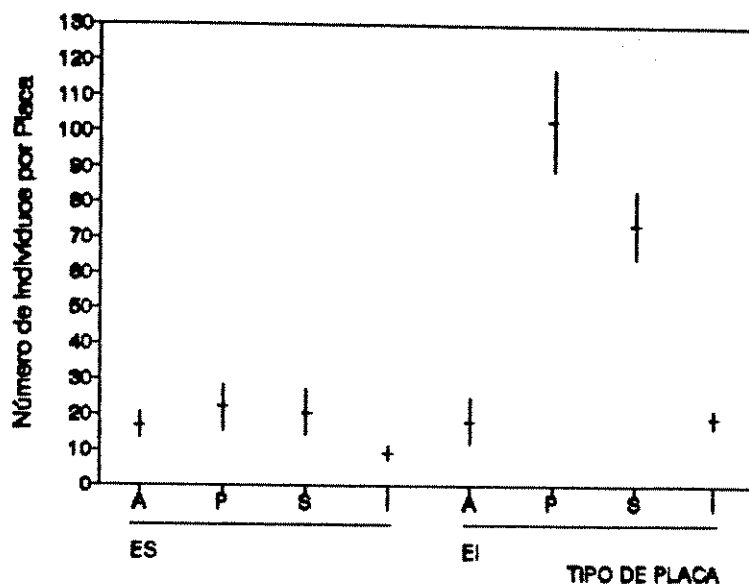


Fig. 20 - Diversidade média (índice de Brillouin) e erro da média (barras verticais) para cada condição das pedras no experimento de estabilização de pedras pequenas. S = pedra de sucessão, R = pedra de recrutamento, PL = pedra livre, ES = estrato superior, EI = estrato inferior.

A



B

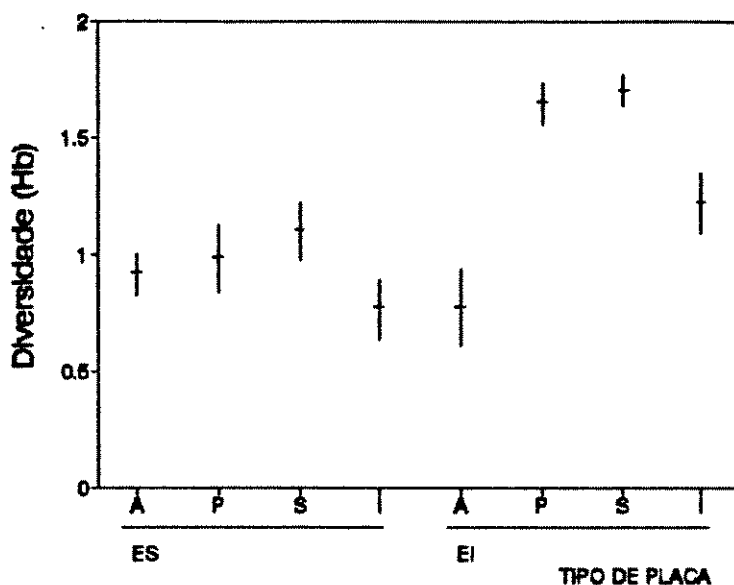


Fig. 21 - A. Número médio de indivíduos por placa e B. diversidade média (índice de Brillouin) e erro da média (barras verticais) para cada um dos tipos de placas observadas no experimento de recrutamento, na Ponta do Baleeiro. A = placa sobre areia, P = placa sobre pedra, S = placa superior e I = placa inferior de duas placas justapostas horizontalmente (ver texto), ES = estrato superior, EI = estrato inferior.

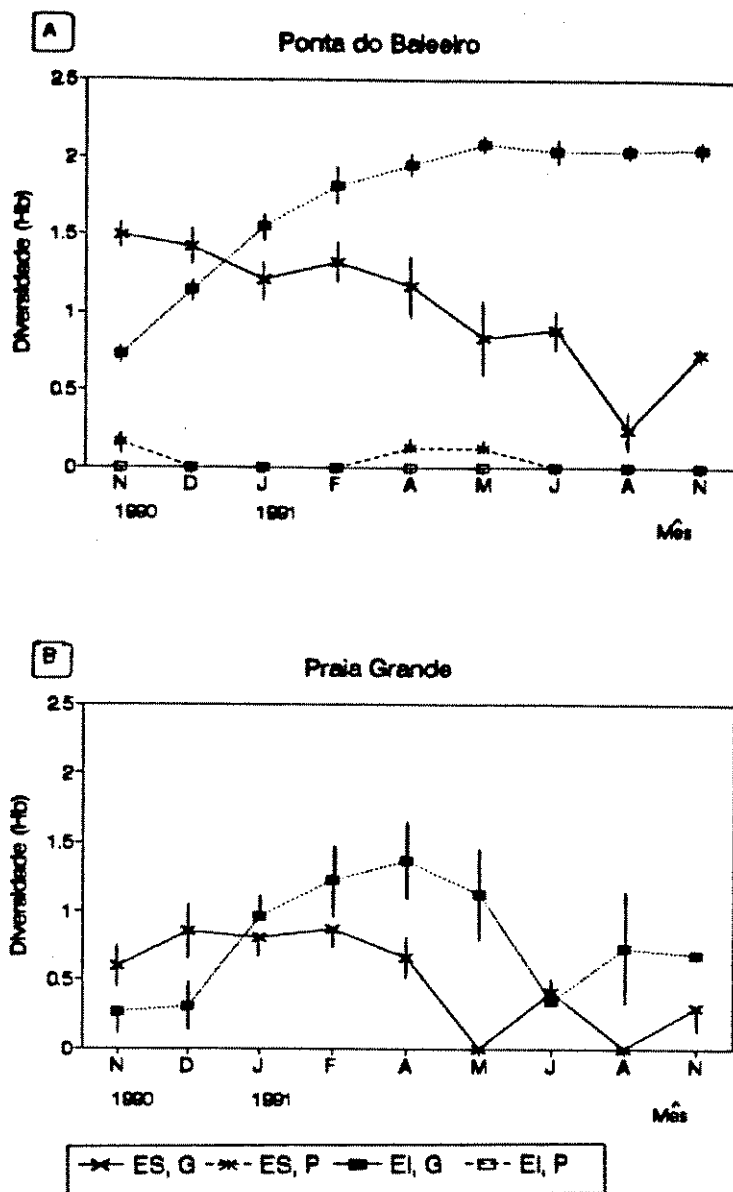


Fig. 22 - Diversidade média mensal (índice de Brillouin) da comunidade das pedras que foram transpostas entre os dois estratos de um mesmo costão. ES = estrato superior, EI = estrato inferior, G = pedras grandes, P = pedras pequenas.

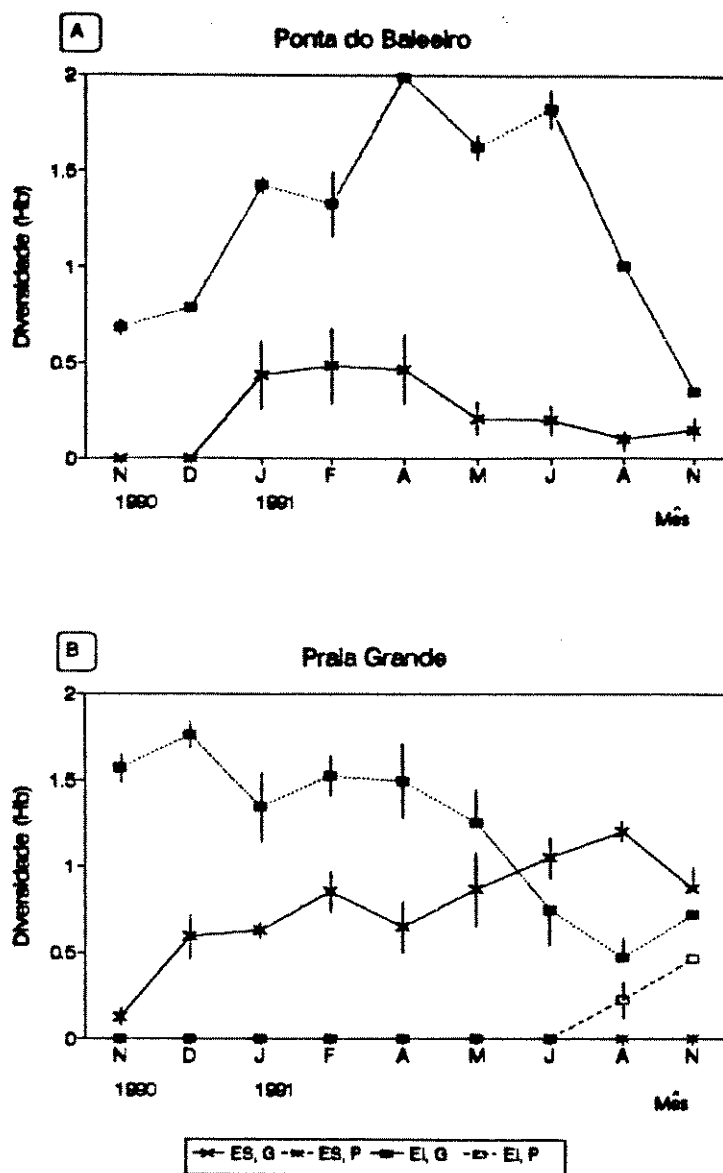


Fig. 23 - Diversidade média mensal (índice de Brillouin) da comunidade das pedras que foram transpostas entre os dois costões em um mesmo estrato. ES = estrato superior, EI = estrato inferior, G = pedras grandes, P = pedras pequenas.

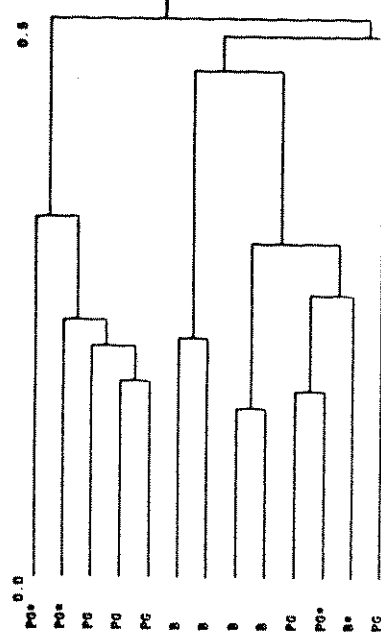
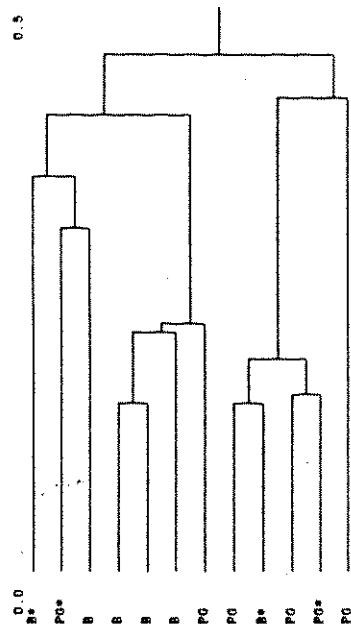
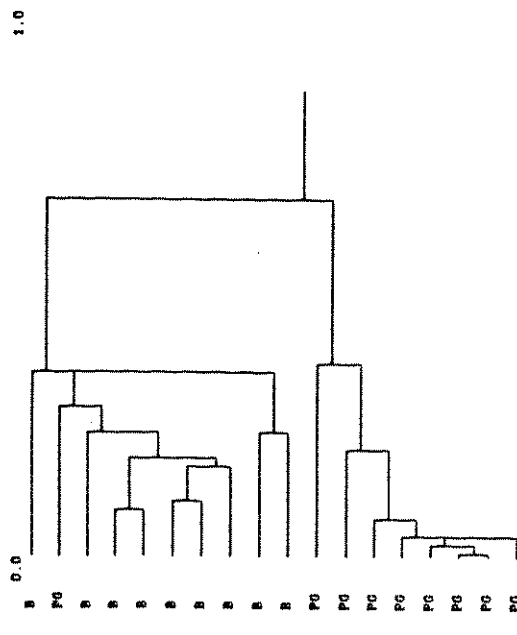
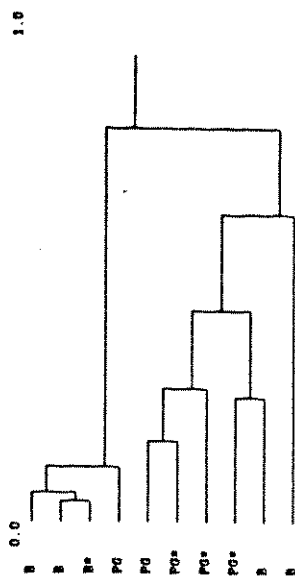
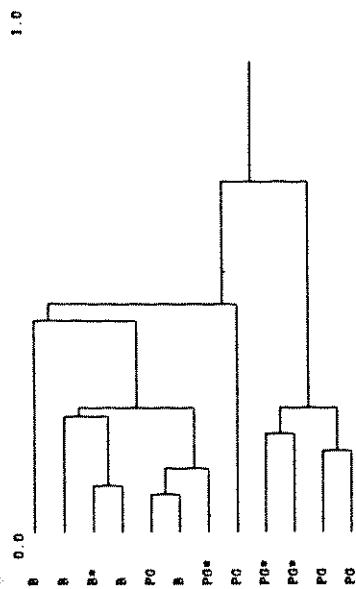
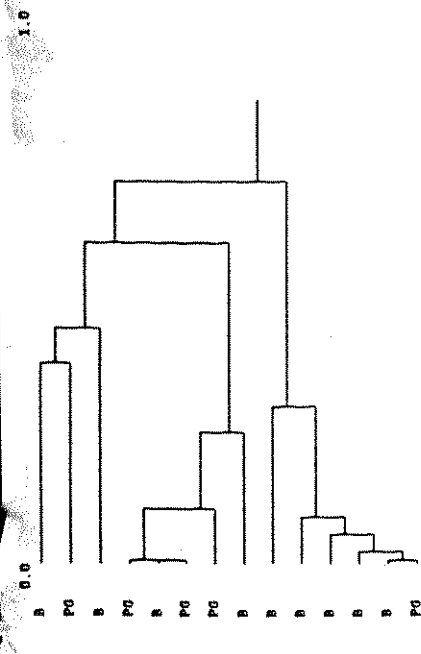
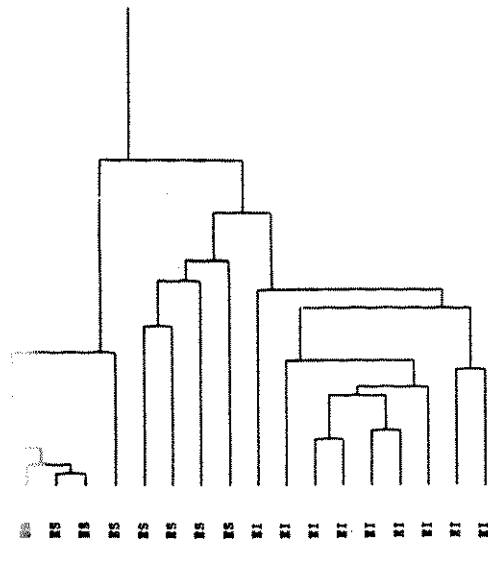
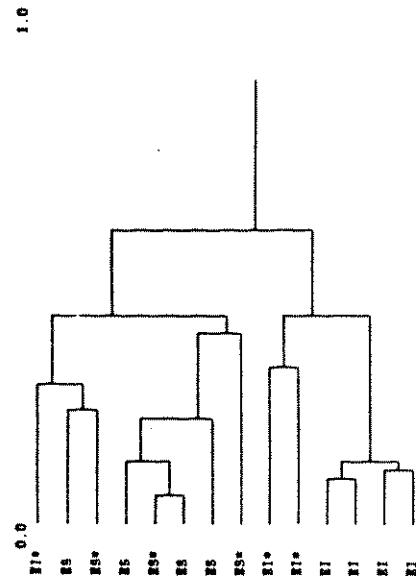


Fig. 24 - Dendrogramas de similaridade das comunidades das pedras transpostas entre os costões (*), no mesmo estrato, e as pedras mantidas no mesmo costão (B = Ponta do Baleeiro e PG = Praia Grande) em outubro/90, abril e novembro/91. A. Estrato Superior; B. Estrato Inferior. Os dendrogramas foram calculados pelo método de médias aritméticas da distância Euclidiana do índice de similaridade de Morisita-Horn.

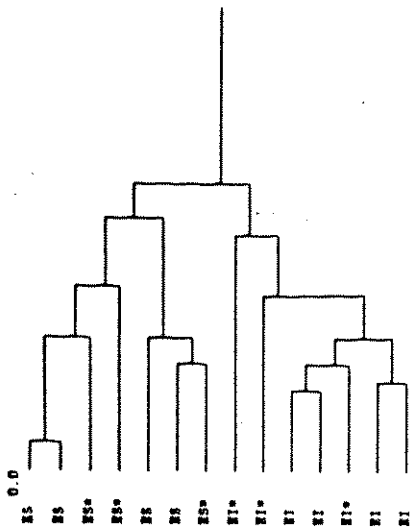


Outubro/90

B



Abril/91



Novembro/91

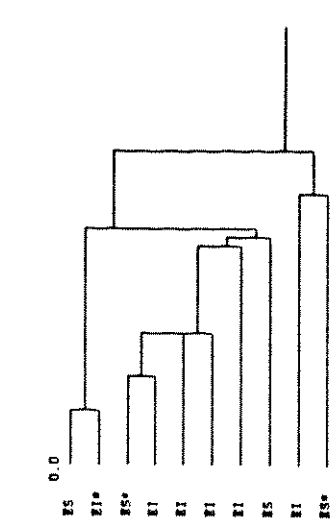
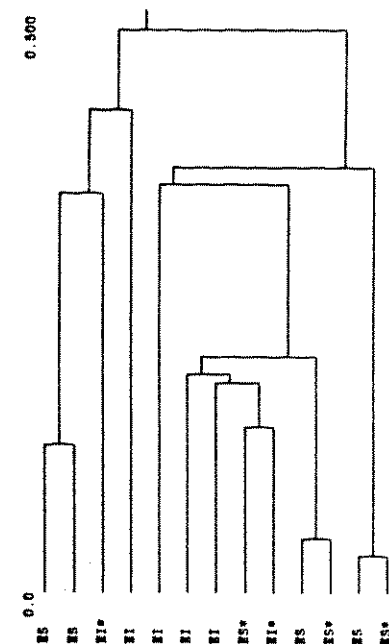
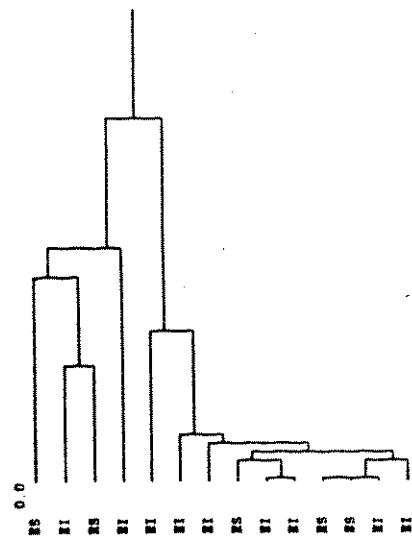


Fig. 25 - Dendrogramas de similaridade das pedras transpostas entre os estratos de um mesmo costão (*), e as pedras mantidas no mesmo estrato (ES = estrato superior, EI = estrato inferior), em outubro/90, abril e novembro/91. A. Ponta do Baleeiro; B. Praia Grande. Os dendrogramas foram calculados pelo método de médias aritméticas da distância Euclidiana do índice de similaridade de Morisita-Horn.