

UNIVERSIDADE FEDERAL FLUMINENSE  
INSTITUTO DE QUÍMICA  
PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS - GEOQUÍMICA AMBIENTAL

ADRIANA CARVALHAL FONSECA

ESTRUTURA E PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA DAS COMUNIDADES DE  
MACROALGAS E DINÂMICA DE NUTRIENTES NO SISTEMA RECIFAL DO ATOL  
DAS ROCAS, RN - BRASIL



Niterói  
2010

ADRIANA CARVALHAL FONSECA

ESTRUTURA E PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA DAS COMUNIDADES DE  
MACROALGAS E DINÂMICA DE NUTRIENTES NO SISTEMA RECIFAL DO ATOL  
DAS ROCAS, RN - BRASIL

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal Fluminense, como requisito parcial para obtenção do Grau de Doutor. Área de Concentração: Geoquímica Ambiental.

Orientador: Prof. Dr. BASTIAAN KNOPPERS  
Co – Orientador: Prof. Dr. ROBERTO VILLAÇA

Niterói  
2010

F733 Fonseca, Adriana Carvalhal.

Estrutura e produtividade primária das comunidades de macroalgas e dinâmica de nutrientes no sistema recifal do Atol das Rocas, RN – Brasil. / Adriana Carvalhal Fonseca. – Niterói, RJ : [s.n.], 2010.

f. : il. ; 30 cm.

Tese (Doutorado em Geociências – Geoquímica Ambiental) - Universidade Federal Fluminense, 2010. Orientador: Prof. Dr. Bastiaan Adriaan Knoppers. Co-Orientador: Prof. Dr. Roberto Villaça.

1.Alga. 2.Macroalga. 3.Ambiente marinho. 4. Tese. 5. Produção Intelectual. 6. Título.

CDD 574.526367

ADRIANA CARVALHAL FONSECA

ESTRUTURA E PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA DAS COMUNIDADES DE  
MACROALGAS E DINÂMICA DE NUTRIENTES NO SISTEMA RECIFAL DO ATOL  
DAS ROCAS, RN - BRASIL

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação  
em Geociências da Universidade Federal  
Fluminense, como requisito parcial para  
obtenção do Grau de Doutor. Área de  
Concentração: Geoquímica Ambiental.

Aprovada em 31 de maio de 2010.

BANCA EXAMINADORA

---

**Prof. Dr. Bastiaan Adriaan Knoppers – Orientador**  
Universidade Federal Fluminense

---

**Prof. Dr. Roberto Campos Villaça – Co-orientador**  
Universidade Federal Fluminense

---

**Prof. Dr. Clovis Barreira e Castro**  
Universidade Federal do Rio de Janeiro – Museu Nacional

---

**Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Yocie Yoneshigue Valentin**  
Universidade Federal do Rio de Janeiro

---

**Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Cátia Fernandes Barbosa**  
Universidade Federal Fluminense

---

**Prof. Dr. Renato Campello Cordeiro**  
Universidade Federal Fluminense

*Às mulheres da minha vida,  
minha mãe, minha madrinha,  
minha irmã e minha filha,  
pelo que representam para mim.*

*Aos homens da minha vida,  
meu pai e meu marido,  
pelo apoio nos momentos difíceis.*

*Aos meus cães,  
pela alegria e carinho incondicionais.*

## AGRADECIMENTOS

Aos meus orientadores, Dr. Bastiaan Knoppers e Dr. Roberto Villaça, pela confiança e apoio, fundamentais para a conclusão desse projeto.

Ao meu marido Ricardo e minha filha Bianca, por entenderem a necessidade da minha ausência durante tantos momentos importantes ao longo desses últimos anos.

Aos amigos, Pedro de Senna Figueiredo, Leonardo Santi, Alexandre Almeida, Cláudio Pezzela (*in memoriam*), Leonardo Vidal Marques, Alexandre Villas Boas, e em especial a minha irmã Flávia Fonseca, pela essencial ajuda nos trabalhos de campo.

A amiga Elizamara Sabadini, pela essencial ajuda nas análises de laboratório.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, em especial a chefe da Reserva Biológica do Atol das Rocas, Maurizélia Brito, pela facilitação dos trabalhos de pesquisa na ReBio.

Aos meus chefes no Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Rômulo Mello e Marília Marini, pelo essencial apoio na concessão da licença para conclusão dessa Tese de Doutorado.

A Fundação O Boticário de Proteção à Natureza pelo financiamento do projeto e a CAPES pela bolsa de doutorado concedida nos anos de 2001 e 2002.

- *A vida é longuíssima para se errar, mas assombrosamente curta para se viver. A consciência da brevidade da vida perturba a vaidade dos meus neurônios e me faz ver que sou um caminhante que cintila nas curvas da existência e se dissipa aos primeiros raios do tempo. Nesse breve intervalo entre cintilar e dissipar, ando a procura de quem sou. Procurei-me em muitos lugares, mas me achei num lugar anônimo, no único lugar onde as vaias e os aplausos são a mesma coisa, o único lugar onde ninguém pode entrar sem permitirmos, nem nós mesmos.*

- *O passado é meu algoz, não me permite o retorno, mas me faz enxergar que não posso mudar o que fui, mas posso construir o que serei. Podem me chamar de louco, psicótico, maluco, não importa. O que importa é que, como todo mortal, um dia terminarei o show da existência no pequeno palco de um túmulo, diante de uma platéia em lágrimas.*

- *Nesse dia, não quero que digam: “Eis que nesse túmulo repousa um homem rico, famoso e poderoso, cujos feitos estão nos anais da história”. E nem que digam: “Eis que jaz nele um homem ético e justo”. Pois isso é mera obrigação. Mas espero que digam: “Eis que nesse túmulo repousa um simples caminhante que entendeu um pouco o que é ser um ser humano, que aprendeu um pouco a ser apaixonado pela humanidade e conseguiu um pouco vender sonhos para outros passantes...”.*

Augusto Cury

O VENDEDOR DE SONHOS, p. 285-287.

## SUMÁRIO

<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	9
<b>LISTA DE TABELAS</b> .....	10
<b>LISTA DE ABREVIATURAS, SIGLAS E SÍMBOLOS</b> .....	11
<b>RESUMO</b> .....	12
<b>ABSTRACT</b> .....	13
<b>1 - INTRODUÇÃO</b> .....	14
<b>2 - OBJETIVOS E HIPÓTESES</b> .....	17
2.1 – OBJETIVO GERAL.....	17
2.2 – OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	17
2.3 - HIPÓTESES DE TRABALHO.....	17
<b>3 - EMBASAMENTO TEÓRICO</b> .....	18
3.1 - OS RECIFES BIOLÓGICOS.....	18
3.2 - OS RECIFES BRASILEIROS.....	20
3.3 - DINÂMICA DE NUTRIENTES E PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA EM AMBIENTES RECIFAIS.....	23
3.4 - PRINCIPAIS PRODUTORES PRIMÁRIOS EM AMBIENTES RECIFAIS.....	26
<b>4 – ÁREA DE ESTUDO</b> .....	29
4.1 - LOCALIZAÇÃO, GEOMORFOLOGIA E COMPOSIÇÃO DO RECIFE.....	29
4.2 - CLIMATOLOGIA E DADOS OCEANOGRÁFICOS.....	34
4.3 - ESTRUTURA GEOLÓGICA E DESENVOLVIMENTO DO ATOL.....	35
<b>5 – RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	36
5.1 - COMPOSIÇÃO E DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES DE MACROALGAS.....	36
<b>5.1.1 - Introdução</b> .....	37
<b>5.1.2 - Material e métodos</b> .....	37
<b>5.1.3 - Resultados</b> .....	38
5.1.3.1 - Composição das espécies.....	38
5.1.3.2 - Distribuição espacial.....	40
<b>5.1.4 - Discussão e Conclusão</b> .....	43
5.1.4.1 - Composição das espécies.....	43
5.1.4.2 - Distribuição espacial.....	43
5.1.4.3 - Padrões biogeográficos.....	45



5.2 – ESTRUTURA DA COMUNIDADE BÊNTECA DO PLATÔ RECIFAL.....	53
<b>5.2.1 - Introdução.....</b>	<b>54</b>
<b>5.2.2 - Material e métodos.....</b>	<b>55</b>
5.2.2.1 - Amostragem.....	55
5.2.2.2 - Análise dos dados.....	56
<b>5.2.3 - Resultados.....</b>	<b>57</b>
5.2.3.1 - Descrição da comunidade.....	57
5.2.3.2 - Análises estatísticas.....	61
5.2.3.3 - Sub-habitats do platô recifal.....	62
5.2.3.4 - Diferenças sazonais.....	65
<b>5.2.4 - Discussão e Conclusão.....</b>	<b>65</b>
5.2.4.1 - Aspectos da estrutura da comunidade.....	65
5.2.4.2 - Comparação entre os sub-habitats.....	68
5.3 - DINÂMICA DE NUTRIENTES E PRODUTIVIDADE DAS PRINCIPAIS ESPÉCIES DE MACROALGAS.....	70
<b>5.3.1 - Introdução.....</b>	<b>70</b>
<b>5.3.2 - Material e Métodos.....</b>	<b>72</b>
5.3.2.1 - Amostragem da água para análise dos nutrientes.....	72
5.3.2.2 - Amostragem das macroalgas para análise de nutrientes nos tecidos.....	73
5.3.2.3 - Experimentos de produtividade.....	75
<b>5.3.3 - Resultados.....</b>	<b>76</b>
5.3.3.1 - Parâmetros físico-químicos.....	76
5.3.3.2 - Dinâmica dos nutrientes.....	79
5.3.3.2 - Produtividade primária das macroalgas.....	84
<b>5.3.4 - Discussão e Conclusão.....</b>	<b>89</b>
5.3.4.1 - Condições físico-químicas do ambiente recifal.....	89
5.3.4.2 - Disponibilidade de nutrientes.....	89
5.3.4.3 - Concentração de nutrientes nos tecidos algáceos.....	95
5.3.4.4 - Produtividade primária das macroalgas.....	98
<b>6 – CONCLUSÕES GERAIS.....</b>	<b>102</b>
<b>7 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>104</b>
<b>8 – ANEXOS.....</b>	<b>117</b>

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Distribuição dos recifes brasileiros ao longo da costa.....	22
Figura 2 - Mapa de localização e limites da Reserva Biológica do Atol das Rocas.....	29
Figura 3 - Esquema geomorfológico do Atol das Rocas.....	30
Figura 4 - Vista aérea do Atol das Rocas.....	33
Figura 5 - Vista da Baía da Lama.....	33
Figura 6 - Proporção dos táxons de macroalgas no Atol das Rocas.....	39
Figura 7 - Imagens da comunidade de macroalgas nos habitats recifais internos.....	40
Figura 8 - Imagens da comunidade de macroalgas nos habitats recifais externos.....	41
Figura 9 - Diagrama de Cluster dos habitats recifais em função da composição das espécies de macroalgas.....	42
Figura 10 - Número de táxons de macroalgas em cada habitat recifal.....	42
Figura 11 - Área de estudo mostrando as estações de amostragem ao longo do platô recifal (T1 – T10).....	55
Figura 12 - Espécies de macroalgas dominantes no platô recifal.....	57
Figura 13 - Variação da biomassa das principais espécies de macroalgas frondosas no platô recifal.....	59
Figura 14 - Fauna sésil encontrada no platô recifal.....	59
Figura 15 - Análise de MDS entre as estações do platô recifal (T1-T10).....	61
Figura 16 - Porcentagem media da cobertura dos principais organismos bênticos nos 3 sub-habitats do platô recifal.....	64
Figura 17 - Amostragem de água na coluna d'água e nos tapetes algáceos.....	73
Figura 18 - Área de estudo mostrando as estações de coleta de água ao longo do sistema recifal (A1-A6), na Baía da Lama (B1-B5) e nos tapetes algáceos (C1-C5).....	74
Figura 19 - Experimentos de produtividade.....	75
Figura 20 - Gráfico da PCA dos parâmetros físico químicos nas estações da coluna d'água (variações de maré e sazonais) .....	78
Figura 21 - Variação da concentração de nitrogênio e fósforo inorgânicos dissolvidos ao longo do sistema recifal.....	81
Figura 22 - Gráfico da PCA dos nutrientes nas estações da coluna d'água (variações de maré e sazonais).....	81
Figura 23 - Gráfico da PCA dos nutrientes nas estações da coluna d'água e nos tapetes algáceos (variações entre as estações).....	82
Figura 24 - Irradiância solar ao longo do dia.....	84
Figura 25 - Produtividade líquida das principais espécies de macroalgas.....	85
Figura 26 - Curvas P X I das espécies de algas vermelhas formadoras de tufos.....	87
Figura 27 - Curvas P X I das espécies crostosas.....	88

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Lista das 143 espécies de macroalgas registradas para o Atol das Rocas.....	47
Tabela 2 - Cobertura média ( $\pm$ DP) dos organismos bênticos registrados no platô recifal do Atol das Rocas.....	58
Tabela 3 - Dados da diversidade ao longo das dez estações amostradas.....	60
Tabela 4 - Sumário dos resultados da análise de SIMPER.....	63
Tabela 5 - Valores médios ( $\pm$ DP) dos parâmetros físico-químicos ao longo do sistema recifal.....	77
Tabela 6 - Valores médios ( $\pm$ DP) dos parâmetros físico-químicos na Baía da Lama.....	77
Tabela 7 - Valores dos coeficientes na combinação linear das variáveis que compõe os eixos da PCA dos parâmetros físico químicos nas estações da coluna d'água e porcentagem da variação explicada por cada eixo.....	79
Tabela 8 - Média ( $\pm$ DP) e faixa de variação (Min.-Max.) das concentrações de nutrientes nas estações ao longo do sistema recifal, Baía da Lama e tapetes algáceos.....	80
Tabela 9 - Valores dos coeficientes na combinação linear das variáveis que compõe os eixos da PCA dos nutrientes nas estações da coluna d'água e porcentagem da variação explicada por cada eixo.....	83
Tabela 10 - Valores dos coeficientes na combinação linear das variáveis que compõe os eixos da PCA dos nutrientes nas estações da coluna d'água e tapetes algáceos e porcentagem da variação explicada por cada eixo.....	83
Tabela 11 - Média ( $\pm$ DP) e faixa de variação (Min.-Max.) do conteúdo de nutrientes nos tecidos algáceos e no guano das aves.....	83
Tabela 12 - Biomassa e cobertura das espécies dominantes no platô recifal do Atol das Rocas.....	86
Tabela 13 - Média da concentração de nutrientes e táxons dominantes em ambientes recifais considerados naturalmente ou antropogenicamente nutridos e realmente oligotróficos.....	92
Tabela 14 - Média do conteúdo de nutrientes em tecidos de macroalgas de ambientes recifais nutridos (N) e realmente oligotróficos (O).....	97
Tabela 15 - Média e faixa de variação (Min-Max) da produtividade líquida ( $\text{mg C peso seco}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) dos grupos morfo-funcionais das algas corticadas ramificadas e crostosas no Atol das Rocas e em outros trabalhos.....	99

## LISTA DE ABREVIATURAS, SIGLAS E SÍMBOLOS

N	Direção Norte
S	Direção Sul
E	Direção Leste
W	Direção Oeste
SE	Direção Sudeste
SW	Direção Sudoeste
NE	Direção Nordeste
NW	Direção Noroeste
ka AP	Milhares de anos antes da presente data
UPGMA	“Unweighted Pair Group Method Average”
DP	Desvio padrão
Min	Mínimo valor observado
Max	Máximo valor observado
d	Dia
h	Hora
PO <sub>4</sub>	Fosfato
NH <sub>4</sub>	Amônia
NO <sub>2</sub>	Nitrito
NO <sub>3</sub>	Nitrato
O <sub>2</sub>	Oxigênio
HCl	Ácido Clorídrico
CHCl <sub>3</sub>	Clorofórmio
N:P	Razão entre nitrogênio e fósforo
C	Carbono
NID	Nitrogênio inorgânico dissolvido
PID	Fósforo inorgânico dissolvido
DBO	Demanda Biológica de Oxigênio
PAR	Radiação fotossinteticamente ativa
μE	Micro Einstein
μM	Micro Molar

## RESUMO

O presente estudo abordou a composição, distribuição espacial e produtividade das macroalgas no recife do Atol das Rocas, RN, avaliando a influência da disponibilidade de nutrientes sobre a estrutura das comunidades de macroalgas do platô recifal. O Atol das Rocas constitui o único atol do Atlântico Sul e apresenta características bastante peculiares, já que diferente dos atóis encontrados no Indo-Pacífico e Caribe, cujos principais construtores são os corais hermatípicos, sua formação é composta majoritariamente por algas coralinas incrustantes, que correspondem a mais de 60% da construção recifal. O estudo foi realizado entre os anos de 1999 a 2003, ao longo de sete campanhas de campo com duração de aproximadamente três semanas cada, sendo quatro em meses de inverno (Julho/1999, Junho/2000, Junho/2001 e Junho/2002) e três em meses de verão (Dezembro/2000, Março/2002 e Dezembro/2003). Os resultados obtidos são apresentados em três capítulos, onde no primeiro é analisada a composição e distribuição espacial das comunidades de macroalgas no ambiente recifal, como um todo; no segundo é analisada a estrutura da comunidade bêntica do platô recifal e; no terceiro é analisada a dinâmica de nutrientes no sistema recifal e a produtividade primária das principais espécies de macroalgas no platô recifal. A flora marinha do Atol das Rocas totaliza atualmente, 143 táxons de macroalgas, sendo o Phylum Rhodophyta o grupo dominante. A distribuição e riqueza das espécies de macroalgas nos diferentes habitats recifais ocorre de forma diferenciada, sendo os habitats internos (platô recifal, crista interna e piscinas internas) menos ricos e dominados principalmente por espécies com crescimento crostoso ou em tufos, e os habitats externos (frente recifal, reentrâncias da crista recifal e piscinas externas) mais ricos e dominados principalmente por espécies frondosas. No platô recifal as espécies de algas vermelhas formadoras de tufos *Digenea simplex* e *Gelidiella acerosa*, juntamente com a alga verde crostosa *Dictyosphaeria ocellata* e a coralinácea incrustante *Hydrolithon pachydermum* são as espécies dominantes. As pequenas variações observadas para o índice de Diversidade de Shannon (2,75 – 3,18), Riqueza taxonômica (13 – 16) e Equitatividade (0,70 - 0,84), ao longo das campanhas de campo, refletem uma alta estabilidade temporal na estrutura da comunidade do platô recifal. Estimativas da produtividade líquida diária das três principais espécies de macroalgas não calcárias, por área do platô recifal, apontaram valores de 15,55g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para *D. simplex*, 11,11g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para *G. acerosa* e 1,92g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para *D. ocellata*. Os dados relativos à dinâmica de nutrientes no sistema recifal indicam que a alta taxa de produtividade primária observada para a comunidade de macroalgas do platô recifal é sustentada pela nutrição da coluna d'água, devido ao guano das aves marinhas; pelo acúmulo de nutrientes remineralizados dentro dos tapetes algáceos e provavelmente também por elevadas taxas de advecção de nutrientes na coluna d'água, durante condições de maré vazante e enchente. De maneira geral, a estruturação das comunidades de macroalgas no sistema recifal do Atol das Rocas parece ser determinada por fatores ambientais, principalmente dessecação e intensa irradiação solar, associada a uma baixa pressão de herbivoria, que atuam de forma diferenciada nos diferentes habitats recifais.

Palavras-chave: Comunidade de macroalgas; ambiente recifal; dinâmica de nutrientes, produtividade primária, Atol das Rocas.

## ABSTRACT

This study addressed the composition, spatial distribution and productivity of the macroalgal assemblages on Atol das Rocas reef, evaluating the influence of nutrient availability on the macroalgal community structure of the reef flat. Atol das Rocas is located 266 km off the NE Brazilian coast and corresponds to the sole atoll of the SW Atlantic and one of the smallest in the world. In contrast to the atolls of the Indo-Pacific and Caribbean waters, mainly constructed by hermatypic corals, the reef framework of Atol das Rocas is almost completely built by coralline algae. The study was performed over the years 1999 to 2003, encompassing seven (three-weekly) field surveys, with four set in winter (July/1999, June/2000, June/2002) and three set in summer (December/2000, March/2002, December/2003). The results are presented in three chapters: in the first is analyzed the composition and spatial distribution of the macroalgal assemblages in the whole reef system; in the second is analyzed the benthic community structure of the reef flat habitat and; in the third is analyzed the nutrient dynamics on the reef system and the primary productivity of the main macroalgae species of the reef flat. The marine flora of Atol das Rocas actually totalizes 143 taxa of macroalgae, with the Rhodophyta as the dominant group. The inner habitats (the reef flat, internal ridge and inner pools) harbored fewer macroalgal species and are dominated by crustose and turf-forming species. The outer habitats (the reef front, reef crest crevices and outer pools) were richer and dominated by leafy species. In the reef flat, the turf forming red macroalgae *Digenea simplex* and *Gelidiella acerosa*, along with the crustose green macroalgae *Dictyosphaeria ocellata* and the crustose coralline *Hydrolithon pachydermum* were the dominant species. The Shannon Index of Diversity ranged between 2,75 to 3,18, Richness between 13 to 16 and Evenness between 0,70 to 0,84, indicating a high equitability within the few species observed on the reef flat. The small ranges of the indices together reflected the temporal stability of the community structure. Estimates of net primary productivity of the three main non calcareous macroalgal species, per unit of reef flat surface area, pointed values of 15,55g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> for *D. simplex*, 11,11g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> for *G. acerosa* and 1,92g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> for *D. ocellata*. The reef system nutrients dynamic data indicated that high primary productivity observed for the reef flat macroalgal community is due to (1) a relative guano enrichment of the water column; (2) efficient accumulation of remineralized benthic nutrients within algal mats during low tides and; (3) high nutrient advection rates from the water column during flooding and ebbing conditions. As a whole, the macroalgal community structure on Atol das Rocas reef seems to be strictly related to environmental factors, such as, prolonged desiccation periods and intense solar irradiation, together with a low herbivory pressure, which acts differentially in each reef habitat.

Key-words: Macroalgal community; reef environment; nutrients dynamics; primary productivity; Atol das Rocas.

## **1 INTRODUÇÃO**

Os ambientes recifais são extremamente importantes em termos de recursos biológicos, com incomparável diversidade, constituindo um banco genético de vital relevância para usos atuais e futuros da população do planeta. Os recifes próximos à costa oferecem proteção contra a ação erosiva do hidrodinamismo, provocado principalmente pelo efeito das ondas e marés, além de constituírem importantes fontes de sedimento para praias arenosas. São importantes indicadores do nível do mar em outras eras geológicas e atualmente são também considerados eficazes indicadores de mudanças globais no clima do planeta, justificando um grande investimento internacional em atividades de monitoramento (Birkeland 1997).

A Reserva Biológica do Atol das Rocas foi criada pelo Decreto Federal nº 83.549 de cinco de junho de 1979, sendo a primeira unidade de conservação marinha criada no Brasil. A feição geomorfológica que caracteriza e justifica a criação da Reserva é a presença do Atol das Rocas, um recife oceânico em forma de atol. O Atol das Rocas é considerado um sistema recifal bastante singular, já que: (1) é o único atol no Atlântico Sul e; (2) diferente dos atóis encontrados no Indo-Pacífico e Caribe, cujos principais construtores são os corais hermatípicos, foi construído majoritariamente por algas coralinas incrustantes e apenas secundariamente por corais (Kikuchi 2002). A singularidade do ambiente recifal do Atol das Rocas tem atraído um grande interesse científico, no entanto, a despeito deste interesse, e em função das dificuldades de acesso e permanência na Reserva, estudos sobre a produtividade bêntica e a dinâmica de nutrientes no sistema recifal do Atol das Rocas são inexistentes.

A biogeoquímica (taxas com que os nutrientes são importados, incorporados, convertidos, reciclados, excretados e exportados por uma comunidade) de um sistema recifal é dominada por processos bênticos aeróbicos de produção, calcificação e respiração (Hatcher 1997). Apesar de ocorrerem principalmente em oceanos tropicais, conhecidamente

oligotróficos, os ambientes recifais suportam uma das mais altas taxas de produtividade bruta entre os sistemas subaquáticos. No entanto, a produtividade primária bruta – quantidade total de matéria orgânica produzida pela fotossíntese – é quase que totalmente consumida pelo próprio recife, na respiração. A produtividade líquida é em média apenas 2-3% da produtividade bruta, sendo apenas ligeiramente mais alta do que a produtividade líquida observada para o oceano ao redor, por unidade de área (Hatcher 1990). Os processos biogeoquímicos de produção e respiração são controlados principalmente pela dinâmica dos fluxos de nutrientes, bem como apresentam reflexos sobre essa dinâmica.

Os sistemas recifais, como um todo, necessitam de pequena demanda de nutrientes e contribuem muito pouco em relação a ecossistemas adjacentes, já que a criação e a reutilização de matéria orgânica dissolvida ou particulada é uma função interna dominante nesses tipos de sistemas (Kinsey 1985). Sistemas recifais hidrodinamicamente mais fechados, como os atóis, tendem a apresentar processos de reciclagem extremamente eficientes, o que faz com que a produtividade líquida nesses sistemas seja próxima a zero ou muitas vezes negativa (Hatcher 1997).

Observações preliminares no Atol das Rocas indicaram uma co-dominância de macroalgas calcárias e frondosas entre os organismos bênticos produtores, o que não é comum em sistemas teoricamente oligotróficos como este, já que a baixa disponibilidade de nutrientes tende a controlar a abundância de macroalgas (Lapointe et al. 1992a; Lapointe 1997). O fato de ser uma área protegida por Lei Federal e localizada em águas oceânicas, faz com que os impactos antrópicos possam ser considerados negligíveis no Atol das Rocas, conferindo a este sistema recifal um nível de preservação que o torna capaz de fornecer importantes informações acerca dos processos naturais que sustentam a produtividade da comunidade bêntica recifal, propiciando um maior conhecimento sobre a biogeoquímica dos sistemas recifais e fornecendo subsídios para ações de manejo e gestão desses ecossistemas.

Nesse sentido, o presente estudo avaliou a composição, estrutura e produtividade primária das comunidades de macroalgas, relacionando-as a dinâmica de nutrientes no sistema recifal do Atol das Rocas. Os resultados alcançados são apresentados em três capítulos, onde: no capítulo (1) é analisada a composição e distribuição das espécies de macroalgas em todo o ambiente recifal; no capítulo (2) é analisada a estrutura e diversidade da comunidade bêntica no platô recifal; e no capítulo (3) é analisada a dinâmica de nutrientes no sistema recifal e a produtividade primária das principais espécies de macroalgas no platô recifal. Em todos os capítulos são discutidos os aspectos ecológicos determinantes para os padrões de distribuição, abundância, produtividade e estrutura das comunidades de



macroalgas encontradas no ambiente recifal do Atol das Rocas, com ênfase no habitat do platô recifal. A estrutura de cada capítulo está organizada em quatro itens: (i) introdução; (ii) material e métodos; (iii) resultados, e (iv) discussão e conclusão.

## **2 OBJETIVOS E HIPÓTESES**

### **2.1 OBJETIVO GERAL**

Avaliar a relevância da limitação por nutrientes na produtividade primária e estruturação das comunidades de macroalgas no sistema recifal do Atol das Rocas.

### **2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- (1) Determinar a composição e distribuição espacial das macroalgas no sistema recifal do Atol das Rocas.
- (2) Determinar a estrutura das comunidades bênticas no platô recifal.
- (3) Avaliar a dinâmica de nutrientes ao longo do sistema recifal, relacionando-a a produtividade primária das principais espécies de macroalgas no platô recifal.

### **2.3 HIPÓTESES DE TRABALHO**

- (1) A produtividade das macroalgas é limitada pela baixa concentração de nutrientes no sistema recifal do Atol das Rocas, sendo este o principal fator responsável pela estruturação dessas comunidades.
- (2) O sistema recifal do Atol das Rocas é predominantemente heterotrófico, ou seja, a respiração bruta suplanta a produtividade bruta ( $P < R$ ), representando assim uma fonte de nutrientes inorgânicos para o oceano.

### **3 EMBASAMENTO TEÓRICO**

#### **3.1 OS RECIFES BIOLÓGICOS**

Os recifes biológicos são construções rígidas formadas pela deposição de carbonato de cálcio por organismos vivos. Correspondem acerca de 15% do fundo marinho entre 0 e 30m de profundidade, cobrindo cerca de 0,2% da área oceânica mundial, o que corresponde a aproximadamente 600.000km<sup>2</sup>. Podem alcançar extremos de mais de 1.300m de espessura entre a superfície e sua base vulcânica, como o Atol Enewetak no Pacífico, e 2.000km de extensão, como a Grande Barreira de Corais da Austrália (Birkeland 1997).

Os corais escleractínios (Subclasse Hexacorallia, Ordem Scleractinia) são os principais construtores dos recifes atuais, estando distribuídos por todos os mares tropicais, mas com centro de riqueza máxima na região Malásica-Australiana e um secundário no Caribe. Os hidrocorais (Classe Hydrozoa) também têm grande importância, particularmente na borda da construção recifal, onde muitas vezes são os organismos dominantes. Os octocorais (Subclasse Octocorallia) contribuem com suas espículas calcárias à sedimentação recifal (Villaça 2009).

Apesar do predomínio das construções coralíneas, outros organismos também podem desempenhar importante papel como construtores dos recifes, tanto na formação do esqueleto principal (construtores primários), como no preenchimento de espaços internos e na consolidação do recife (construtores secundários). As algas calcárias (Ordem Corallinales) exercem um papel fundamental na consolidação e na modelagem da superfície de construções coralinas, sendo muitas vezes também, importantes construtores da estrutura primária do recife. Outras macroalgas participam ativamente de construções biológicas, sendo grandes fornecedoras de sedimentos carbonáticos, como é o caso de espécies de clorófitas das ordens

Caulerpales (e.g. *Penicillus*) e Dasycladales (e.g. *Halimeda*). Formas bentônicas de foraminíferos são outros grandes fornecedores de calcário nas formações recifais e desempenham papel não negligenciável como construtores secundários e fornecedores de sedimento. As esponjas marinhas também têm importância considerável e multiforme nesses ambientes, tendo contribuído para a formação de antigos recifes como os arqueociatídeos, estromatoporóides, tabulares, quetídeos, esfinctozoários e faretronídeos. Outros construtores são os anelídeos, da família Sabellariidae, que atualmente estão amplamente distribuídos nas regiões tropicais (recifes de *Phragmatopoma*) e mares temperados e frios (recifes de *Sabellaria* das costas atlânticas) e os moluscos vermetídeos (Classe Gastropoda), que produzem edificações mistas com algas calcárias na maior parte dos mares tropicais e subtropicais. Podemos citar ainda construções formadas por aglomerações de tubos calcários, chamados de recifes de serpulídeos (Birkeland 1997; Nybakken e Bertness 2004; Villaça 2009).

Os ambientes recifais apresentam uma elevada diversidade de organismos, sendo um dos principais fatores responsáveis, o fato de que esses ambientes proporcionem um mosaico de diferentes habitats, que podem ser encontrados dentro de uma área relativamente pequena. Outro fato importante é que a relativa estabilidade dos recifes ao longo do tempo evolucionário possibilitou a coevolução de muitas interações com alto grau de especialização. No entanto, o desenvolvimento de ambientes recifais, principalmente recifes de coral, está limitado aos oceanos tropicais e subtropicais, entre as latitudes de 20°N e 20°S, onde a temperatura anual oscila aproximadamente entre 20-30°C (Nybakken e Bertness 2004; Villaça 2009). Além das condições específicas de temperatura e luminosidade, as baixas concentrações de nutrientes, encontradas nas águas dos oceanos tropicais, são imprescindíveis para o desenvolvimento e manutenção desses ambientes. Estudos revelaram que as concentrações de nitrogênio e fósforo inorgânico dissolvido (NID e PID) não devem ultrapassar os valores de 1,0µM e 0,1µM, respectivamente (Bell 1992, Lapointe et al. 1992b, Lapointe 1997, 1999).

Duas grandes províncias de recifes são identificadas: Indo-Pacífica (expande-se a partir do sudeste da Ásia, por sobre a Polinésia e Austrália, e a leste por sobre o Oceano Índico até a África) e Atlântica (expande-se da Flórida ao Brasil, incluindo Bermuda, Bahamas, Caribe, Belize e Golfo do México). A primeira chega a ter 700 espécies em 80 gêneros de coral, enquanto que a segunda tem cerca de 62 espécies em 36 gêneros. Evidências mostram que a maior taxa de evolução no Indo-Pacífico (duas vezes maior), somada a uma relativa estabilidade ambiental e maior área, provavelmente contam para a diferença em

diversidade entre as duas províncias. Num gradiente horizontal, em ambas as províncias, ocorre um declínio do número de espécies quando se distânciam dos centros de dispersão. Num gradiente vertical, enquanto que no Indo-Pacífico as espécies se sucedem em função do aumento da profundidade, no Caribe, com menos espécies, estas respondem com variações morfológicas aos níveis decrescentes de luminosidade. Em grande parte dos recifes de coral do mundo, a maior diversidade de espécies ocorre geralmente em camadas superficiais entre 15 e 20 metros de profundidade (Birkeland 1997; Villaça 2009). No Brasil, os recifes apresentam padrões distintos, com sua máxima diversidade entre os cinco primeiros metros de profundidade. Em profundidades maiores, a queda na diversidade normalmente é devida à diminuição acentuada da luminosidade, o que poderíamos supor que ocorre em profundidades menores nos recifes brasileiros, dada a menor transparência das águas no nosso litoral (Leão et al. 2003; Villaça 2009).

As formações recifais podem-se apresentar basicamente sobre três diferentes tipos, como descreve a Teoria da Subsidência, elaborada por Darwin e que continua sendo respeitada até os dias de hoje: atóis, recifes de barreira e recifes de franja (Birkeland 1997; Nybakken e Bertness 2004). Os atóis são facilmente distinguíveis, já que constituem recifes com formato circular, que surgem em águas oceânicas profundas, abrigam extensas lagunas internas e, em alguns casos, ilhas arenosas formadas pelo acúmulo contínuo de detritos calcários na parte abrigada do recife. No mundo existem 425 atóis documentados, sendo o maior número encontrado na província do Indo-Pacífico (Adjeround et al. 2000). Os dois outros tipos de recifes ocorrem adjacentes a massas de terra, sendo que o recife em barreira situa-se a uma maior distância da massa de terra, da qual está separado por um canal de água profunda (Nybakken e Bertness 2004). Essa teoria é adequada principalmente aos recifes do Indo-Pacífico e alguns do Caribe, porém não explica todos os tipos de construções recifais existentes, sobretudo aquelas presentes na costa brasileira, como é o caso das construções em forma de cogumelos – Chapeirões – encontrados na região de Abrolhos, NE do Brasil.

### 3.2 OS RECIFES BRASILEIROS

Os recifes brasileiros estão distribuídos entre o litoral do Estado do Maranhão, ao norte da costa brasileira e na região de Cabo Frio, no litoral do Rio de Janeiro (Figura 1). Os extremos dessas regiões representam um claro empobrecimento em espécies e bioconstruções, devido, sobretudo à influência da foz do Amazonas ao norte e às baixas temperaturas da água

do mar, ao sul. A fauna coralina brasileira é bastante pobre em espécies se comparada às do Caribe e Indo-Pacífico: são conhecidas apenas 18 espécies da Ordem Scleractinia. Por outro lado, apresenta um alto grau de endemismo: seis das 18 espécies de corais pétreos só são encontradas em águas brasileiras – o que aponta para um isolamento relativamente antigo dos recifes brasileiros (Leão et al. 2003).

As primeiras descrições mais detalhadas dos recifes brasileiros foram realizadas por Hartt (1870, apud Leão et al. 2003). Posteriormente, destaca-se a contribuição de Branner (1904, apud Leão et al. 2003), pela grande abrangência e mais recentemente a do pesquisador francês Jacques Laborel (1967, 1969). Os estudos sobre os recifes brasileiros se intensificaram efetivamente a partir da década de 1980. A história geológica e o mapeamento dos recifes brasileiros atualmente são bem conhecidos por meio dos trabalhos desenvolvidos pela Dra. Zelinda M. A. N. Leão e colaboradores (Leão 1983, 1994, 1996; Leão et al. 1985, 1988, 1997, 2003; Kikuchi e Leão 1998; Leão e Kikuchi 1999 e outros). Estudos sobre diversos aspectos das comunidades recifais brasileiras vêm sendo realizados, especialmente na área de Abrolhos, por diversos pesquisadores (Young 1986; Pitombo et al. 1988; Coutinho et al. 1993; Castro 1994; Ferreira et al. 1995; Pinto-Paiva e Fonteles-Filho 1996; Villaça e Pitombo 1998; Figueiredo 1997; Castro e Pires 1999; Costa Jr. et al. 2001; Ferreira et al. 2004; Figueiredo et al. 2008 e outros). No recife do Atol das Rocas, os estudos já realizados referem-se principalmente ao desenvolvimento geológico do recife (Kikuchi e Leão 1997; Gherardi e Bosence 1999, 2001, 2005) e levantamentos florísticos e faunísticos (Tinoco 1966; Oliveira Filho e Ugadim 1974, 1976; Rios 1979; Echeverria et al. 1996; Moraes e Muricy 1999 e outros), sendo ainda poucos e recentes os estudos abordando aspectos ecológicos da comunidade recifal (Rosa e Moura 1997; Netto et al. 1999a, b; Neves e Omena 2003; Villas Boas et al. 2005; Marques et al. 2006).

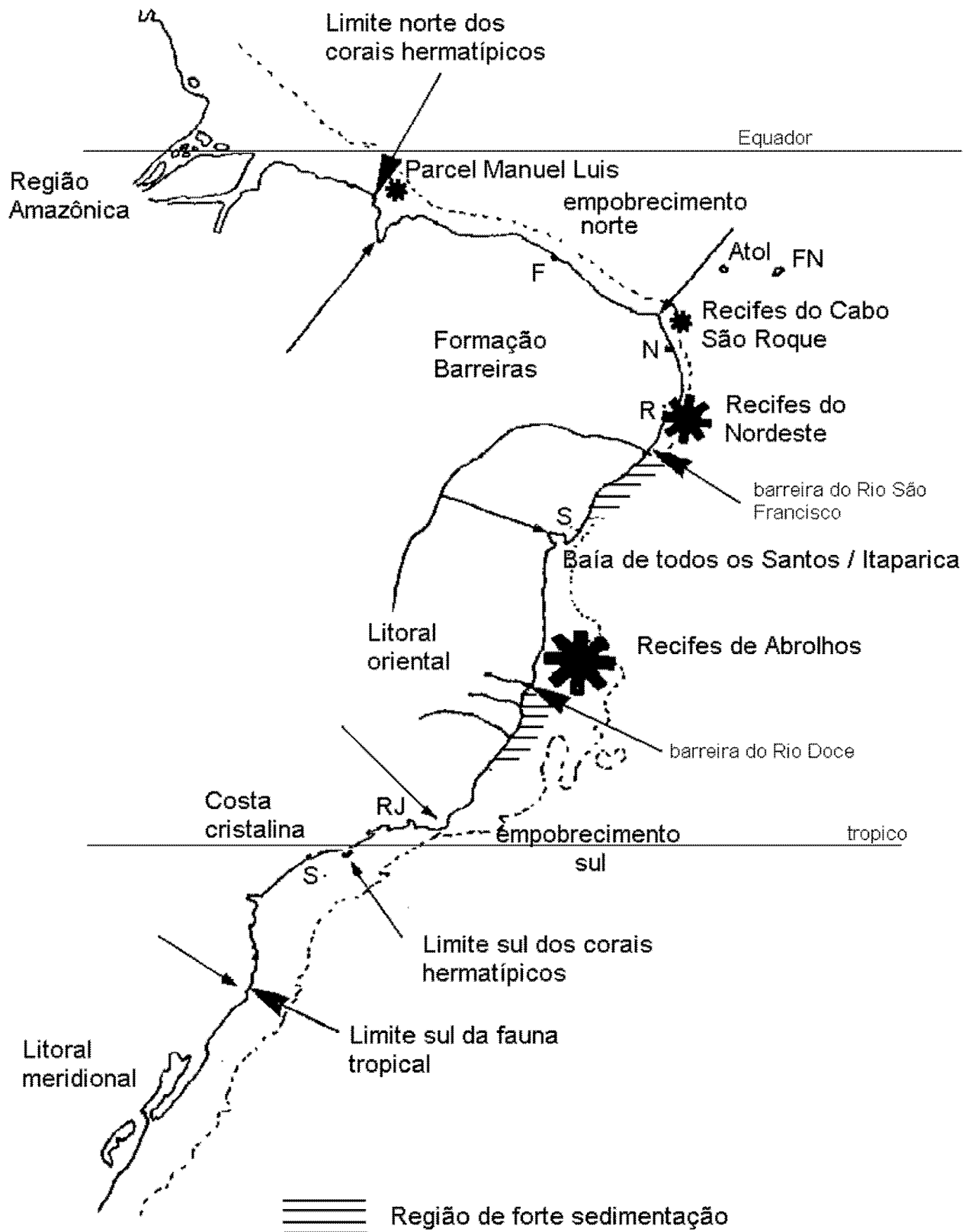


Figura 1: Distribuição dos recifes brasileiros ao longo da costa (adaptado de Labrel 1969 em Villaçá 2009).

### 3.3 DINÂMICA DE NUTRIENTES E PRODUTIVIDADE PRIMÁRIA EM AMBIENTES RECIFAIS

Embora os oceanos tropicais sejam conhecidamente oligotróficos, apresentando baixas concentrações de nutrientes dissolvidos, os sistemas recifais que neles se desenvolvem estão entre os ambientes que apresentam as maiores taxas de produtividade bruta e biomassa do mundo. A matéria orgânica produzida em um ambiente recifal é cerca de 30 a 250 vezes maior do que nos oceanos abertos. Enquanto a produtividade bruta nos oceanos tropicais é de cerca  $18-50 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ , nos ambientes recifais esta pode chegar a  $1500-5000 \text{ g C m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ , sendo esses ecossistemas considerados verdadeiros oásis de produtividade nos oceanos (Hatcher 1990).

As altas taxas de produtividade bruta observadas em sistemas recifais estão relacionadas principalmente a uma grande habilidade de retenção de nutrientes sob forma de biomassa e no sedimento, além da eficiente reciclagem entre os animais e plantas (Szmant-Froelich 1983; Atkinson 1987; Hatcher 1990, 1997). A complexa estrutura recifal, com suas diversas cavidades e interstícios (piscinas, poças, túneis ou simples buracos), contém uma grande variedade de sedimentos vindos de diferentes fontes, incluindo carbonatos, gerados pela degradação da própria estrutura recifal, material fecal de invertebrados e peixes, que incrustam as paredes dessas cavidades ou as utilizam como esconderijos, ou mesmo materiais vindos de fora do sistema recifal, de fontes terrestres ou pelágicas, que ficam aprisionados na medida em que a água percola a superfície porosa da estrutura recifal. A matéria orgânica encontrada nesses sedimentos é prontamente metabolizada por uma grande diversidade de microorganismos bentônicos, naturalmente presentes nesses ambientes, ocorrendo uma rápida remineralização dos nutrientes (Entsch et al. 1983; Kinsey 1985; Charpy-Roubaud et al. 1996). Estudos apontaram concentrações de NID e NOD na água proveniente de cavidades de estruturas recifais cerca de três a quatro vezes superiores às do oceano ao redor (Andrews e Muller 1983; Szmant-Froelich 1983). Aparentemente, o que ocorre nos ambientes recifais é uma liberação em pulsos da água enriquecida em nutrientes encontrada nessas cavidades e interstícios, propiciando aos produtores primários bentônicos curtos episódios de exposição a maiores concentrações de nutrientes e assim a manutenção das altas taxas de produtividade bruta observadas para os sistemas recifais.

Entre os principais fatores associados à eficiência do processo de reciclagem dos nutrientes estão a morfologia e as condições hidrodinâmicas do recife. Sistemas recifais hidrodinamicamente mais fechados favorecem os processos de reciclagem, possibilitando a



ocorrência de altas taxas de produtividade bruta, com requerimento de pouca entrada de nutrientes novos. Por outro lado, em sistemas recifais submetidos a intenso hidrodinamismo, a reciclagem se torna menos eficiente, já que os nutrientes regenerados nas cavidades recifais são rapidamente diluídos e carreados para fora do sistema. Nessas condições, um maior suprimento de nutrientes novos é necessário para manutenção de altas taxas de produtividade bruta (Hatcher 1997). O intenso fluxo de água em sistemas recifais hidrodinamicamente mais abertos propicia, em contrapartida, um aumento no suprimento advectivo de nutrientes (concentração x fluxo) para os organismos autótrofos, sendo muitas vezes suficiente para garantir altas taxas de produtividade bruta, mesmo com baixíssimas concentrações de nutrientes na coluna d'água (Larned e Atkinson 1997, McCook 1999). Numa escala entre os diferentes tipos de formações recifais tem-se em um extremo os atóis oceânicos com seus anéis recifais circulares e emergentes, onde a hidrodinâmica interna é baixa e os processos de reciclagem suplantam a entrada de nutrientes novos do oceano. No outro extremo estão os recifes em barreira com suas extensões lineares, onde o hidrodinamismo é geralmente intenso e o alto fluxo de nutrientes novos provenientes do oceano suplanta os processos de reciclagem (Hatcher 1997). Dessa forma podemos dizer que a disponibilidade de nutrientes em sistemas recifais não depende apenas da concentração na coluna d'água, mas principalmente das taxas de fluxos biogeoquímicos e físicos, onde o grau de hidrodinamismo e a morfologia do recife têm relevante importância.

O balanço entre produção orgânica e decomposição, simplificada, pode ser analisado como sendo a taxa do fluxo biogênico do reservatório inorgânico para o orgânico dividido pelo fluxo oposto. Num sistema eufótico fechado, essa razão pode ser bem representada pela produtividade primária (fotossíntese) dividida pela respiração total num mesmo período de tempo – a razão P/R. Embora os sistemas recifais suportem altas taxas de produtividade bruta, possuem um ganho orgânico (E) tipicamente muito pequeno em termos de fluxo total de carbono através do sistema, isto é, o que é fixado na fotossíntese bruta (P) é aproximadamente igual ao que é consumido na respiração bruta (R). Assim,  $E = (P - R)$  se aproxima de zero ao longo do tempo e a razão entre P/R gira em torno de 1 (Kinsey 1985). Um desvio positivo indica um recife acumulando ou exportando material orgânico, enquanto que um desvio negativo indica um recife decompondo ou importando material orgânico. Assim, alguns sistemas recifais parecem ser autótrofos ( $E > 0$ ) e requerem um “input” de nutrientes inorgânicos para sustentar a produtividade primária, enquanto que outros, heterótrofos ( $E < 0$ ), necessitam de um “input” de matéria orgânica para satisfazer o requerimento para a respiração da comunidade (Hatcher 1997; Charpy et al. 1998). É

importante ressaltar que mesmo quando os mecanismos de reciclagem são 100% eficientes, estes não podem suprir o sistema dos nutrientes necessários para que ocorra produtividade líquida positiva. Se apenas nutrientes regenerados estiverem disponíveis, a produtividade bruta não poderá exceder a respiração (razão P/R  $\leq 1$ ), sendo dessa forma necessário um “input” de nutrientes novos para que ocorra produtividade líquida no sistema (razão P/R  $> 1$ ). Por outro lado, se os mecanismos de reciclagem se mostram ineficientes, é necessário um grande “input” de nutrientes novos para que se mantenha um estado de equilíbrio da biomassa. Os atóis, com seus extensos e multizonados platôs recifais, lagunas com longo tempo de retenção da água e restrita troca com o oceano ao redor, garantem que a maior parte da matéria orgânica produzida no sistema seja reciclada internamente, havendo pouco ou mesmo nenhum excesso de produção a ser exportado pelo sistema ( $E \approx 0$ ). No extremo oposto estão os recifes barreira, onde a entrada de nutrientes novos predomina sobre os processos de reciclagem, propiciando um maior excesso de produção a ser exportado pelo sistema ( $E > 0$ ) (Hatcher 1997).

Nutrientes novos podem entrar nos sistemas recifais principalmente por fontes terrestres e oceânicas, mas também por deposição atmosférica, águas subterrâneas e no caso do nitrogênio, por fixação de  $N_2$  “in situ” (Hatcher 1997; Szmant 2002). Podemos considerar como de fontes terrestres, aqueles nutrientes oriundos de vulcões ou descargas de rios continentais e no caso de recifes remotos, como os atóis oceânicos, o guano de aves marinhas (Littler et al. 1991, Lapointe et al. 1992b). As fontes oceânicas de nutrientes irão depender da concentração de nutrientes na água e do fluxo de circulação da água sobre o recife. A ocorrência de ressurgência pode, ocasionalmente, aumentar a concentração de nutrientes na água (Rougerie 1995, Rougerie et al. 1997) e o intenso hidrodinamismo, característico de sistemas recifais abertos, pode provocar um alto fluxo advectivo, aumentando o suprimento de nutrientes para a produção primária (Larned e Atkinson 1997).

Os processos opostos de produção e decomposição operam em todos os níveis de organização do sistema recifal. Nos níveis mais baixos de organização, as populações e organismos, ocorrem freqüentemente alterações nesse balanço. No entanto, nos mais altos níveis de integração biológica, a comunidade e o ecossistema, os ambientes recifais exibem taxas relativamente baixas de incremento e perda de biomassa, isto é, são homeostáticos ou alto regulatórios (Hatcher 1997). Assim, em longo prazo, a importação de matéria em sistemas recifais equivale à exportação, havendo pouca troca de matéria orgânica com o oceano (Kinsey 1985). Por outro lado, podem existir grandes diferenças entre as diversas zonas do recife nas suas estratégias para o manejo dos nutrientes. A complexa morfologia

recifal cria diversos micro-habitats que favorecem a dominância de organismos produtores ou decompositores, propiciando a alternância entre zonas autotróficas e heterotróficas. O transporte entre as zonas é de extrema importância, tanto no que diz respeito aos nutrientes inorgânicos como também em relação à matéria orgânica. Os sedimentos lagunares constituem áreas de intensa atividade microbiana, o que torna a laguna interna dos atóis uma zona quase sempre heterotrófica, onde o excesso de produção de zonas recifais adjacentes é decomposto e reciclado e os nutrientes são novamente disponibilizados para a produção primária. (Hatcher 1990, 1997; Charpy-Roubaud et al. 1996; Charpy et al. 1998). Áreas com extensas coberturas de corais e algas, como é o caso dos platôs recifais, tendem a apresentar maior produtividade e conseqüentemente maior probabilidade de serem autótrofas (Charpy-Roubaud et al. 1990; Miyajima et al. 2007), no entanto, áreas de platôs recifais dominadas por algas coralináceas incrustantes, parecem ter menor atividade de produção (Hawkins e Lewis 1982), sendo apenas modestamente autótrofas.

### 3.4 PRINCIPAIS PRODUTORES PRIMÁRIOS EM AMBIENTES RECIFAIS

Os vegetais marinhos bentônicos são os principais produtores primários de sistemas recifais, podendo ser diferenciados em algas bentônicas e fanerógamas marinhas (Odum e Odum 1955; Wanders 1976; Littler et al. 1987; Borowitzka 1991). A comunidade de algas bentônicas de um sistema recifal inclui pequenas formas filamentosas, referidas como tufo; grandes e frondosas macroalgas, tanto carnosas quanto calcárias; e as algas coralináceas que formam crostas no substrato exposto do recife (Littler e Littler 1984) Essas comunidades desempenham papel crucial na captura e transferência de energia solar para os herbívoros, sendo a principal rota de entrada de energia e biomassa na cadeia alimentar.

As algas filamentosas tendem a se apresentar como principais contribuintes para a produtividade primária em ambientes recifais. No entanto, onde as condições favorecem o aparecimento de macroalgas frondosas e fanerógamas marinhas, essas comunidades de alta biomassa podem contribuir substancialmente para a produtividade orgânica do sistema. A contribuição das comunidades de algas coralináceas é mínima, na maior parte dos ambientes recifais, devido principalmente a uma baixa produtividade específica. Usando uma abordagem morfo-funcional, podemos dizer que as algas filamentosas estão entre os principais produtores primários de um sistema recifal, seguidas das foliáceas, das corticadas, das coriáceas e por último das calcárias articuladas e das crostosas (Littler et al. 1983).

As pequenas ou indetectáveis concentrações de nutrientes na coluna d'água de sistemas recifais não submetidos a distúrbios, resulta numa limitação de nutrientes, principalmente nitrogênio e fósforo, para a produtividade das algas bentônicas e conseqüentemente determina um limite máximo para o desenvolvimento de sua cobertura e biomassa (Lapointe 1997, 1999; Lapointe et al. 1987, 1997, 2004; Littler et al. 2006). Essa limitação por nutrientes é mais pronunciada nas algas com formas grandes e de crescimento rápido, e isso restringe em muito a sua capacidade de competir com os corais e com as algas filamentosas (Littler e Littler 1984, 2007).

Por outro lado, McCook (1999) ressalta que existem poucas evidências de que a baixa concentração de nutrientes em ambientes recifais seja realmente um fator limitante para o desenvolvimento das algas bentônicas. “Não é a concentração de nutrientes que é crítica para o crescimento, mas sim o suprimento e a taxa de absorção, onde a concentração é apenas um dos aspectos. Assim, as algas podem atingir altas taxas de crescimento, mesmo em áreas com pequenas concentrações de nutrientes, se o suprimento advectivo e a turbulência de mistura ao redor das camadas adjacentes forem suficientes”. Ainda, além dos nutrientes disponíveis na coluna d'água, as algas bentônicas podem ter acesso a fontes de nutrientes derivados do sedimento. A remineralização da matéria orgânica nos sedimentos das diversas cavidades e interstícios da estrutura recifal, bem como no espaço interno de densos tapetes algáceos, tem sido identificado como uma potencial fonte de nutrientes para as comunidades bênticas recifais (Krause-Jensen et al. 1996; Larned 1998; Stimson e Larned 2000).

A razão com que o nitrogênio e o fósforo são incorporados pelas comunidades bênticas recifais é geralmente proporcional à disponibilidade de nutrientes e sua taxa de absorção (Bilger e Atkinson 1995). O conteúdo de nitrogênio e fósforo e a razão N:P no tecido das algas são considerados excelentes indicadores do suprimento de nutrientes, já que ao integrar a absorção de nutrientes ao longo do tempo, promove uma medida direta da disponibilidade desses elementos no sistema recifal (Lapointe et al. 1992a; McCook 1999; Fong et al 2001; Littler e Littler 2007).

O nitrogênio tem sido tradicionalmente considerado como o principal nutriente limitante da produtividade primária em oceanos tropicais. No entanto, modelos biogeoquímicos de regulação de nutrientes (Smith 1984) e mais recentemente experimentos “in situ” de produtividade de macroalgas (Lapointe 1997; Lapointe et al. 1987, 1992a; Littler et al. 1991) sugerem que fósforo, mais que o nitrogênio, constitui preferencialmente o nutriente limitante em sistemas carbonáticos bem oxigenados, já que nesses sistemas observa-se um grande potencial físico-químico para a perda de compostos inorgânicos de fósforo para

os sedimentos carbonáticos (Delgado e Lapointe 1994; McGlattery et al. 1994). Amostras de água de sistemas carbonáticos tropicais tendem a apresentar uma razão DIN:DIP superior à razão de Redfield (16:1), o que é consistente com uma limitação da produtividade fitoplanctônica por fósforo (Littler et al. 1991, Lapointe et al. 1992a). Um exemplo desse padrão pode ser observado no recife do Banco de Abrolhos na costa Leste do Brasil, um sistema carbonático onde se registrou uma razão DIN:DIP em torno de 30 (Knoppers et al. 1999).

A distribuição e abundância das macroalgas em sistemas recifais são influenciadas ainda pela pressão de herbivoria (Carpenter 1986). Um grande número de herbívoros é comum em sistemas recifais, podendo exercer um forte controle sobre a abundância das espécies vegetais (Lewis 1985, 1986; Hay 1991). Só poderá haver um acúmulo de biomassa se a produção de tecidos nas algas excederem o total de perdas, incluindo as perdas para os herbívoros e isso só poderá acontecer se a pressão de herbivoria for reduzida ou naturalmente baixa (McCook 1999; Belliveau e Paul 2002; McClanaham et al. 2003; Mork et al. 2009). O desenvolvimento de alta biomassa de macroalgas ocorre quando os corais hermatípicos não são os organismos dominantes, devido principalmente a uma baixa pressão de herbivoria e/ou ao incremento no suprimento de nutrientes (Lapointe 1999, Stimson et al. 2001; Schaffelke et al. 2005).

## 4 ÁREA DE ESTUDO

### 4.1 LOCALIZAÇÃO, GEOMORFOLOGIA E COMPOSIÇÃO DO ATOL

A Reserva Biológica do Atol das Rocas compreende uma área de aproximadamente  $360\text{km}^2$  delimitada pela isóbata de 1000m de um monte submarino pertencente à Cadeia de Montanhas de Fernando de Noronha. Está localizada a nordeste da margem continental brasileira entre as coordenadas  $03^{\circ}45'$  e  $03^{\circ}56'$  latitude sul e  $33^{\circ}37'$  e  $33^{\circ}56'$  longitude oeste, à distância de 266km da cidade de Natal, RN no sentido oeste-sudoeste e 145km do Arquipélago de Fernando de Noronha no sentido leste (Figura 2).



Figura 2: Mapa de localização e limites da Reserva Biológica do Atol das Rocas.

O recife do Atol das Rocas propriamente dito possui um formato anelar elíptico com diâmetros E-W e N-S de aproximadamente 3,5km e 2,5km, respectivamente e área interna de aproximadamente 7,5km<sup>2</sup>. Apesar de suas reduzidas dimensões apresenta subdivisão de ambientes similares aos atóis do Caribe. Na Figura 3 é apresentada a configuração geomorfológica do Atol das Rocas de acordo com Kikuchi (1994).

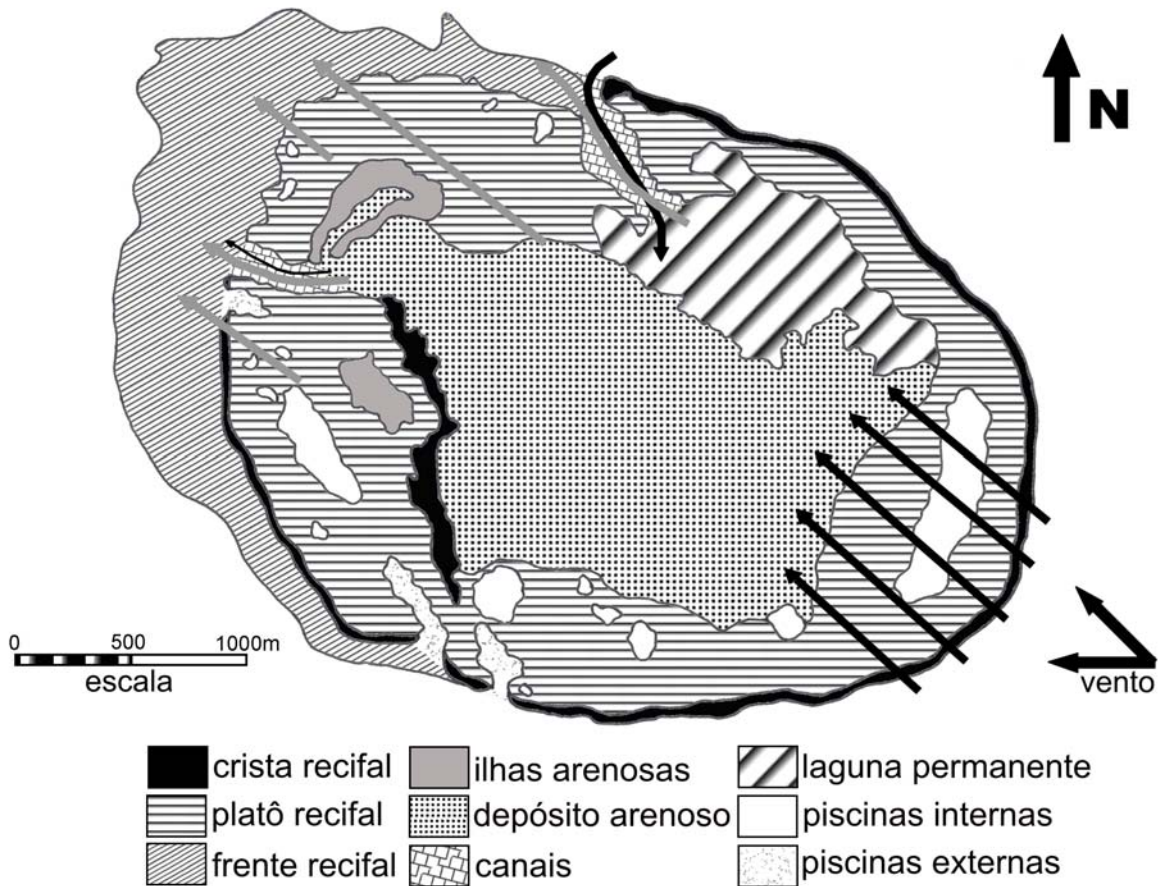


Figura 3: Esquema geomorfológico do Atol das Rocas mostrando os habitats recifais e o padrão de circulação interna da corrente: setas pretas = maré enchente; setas cinza = maré vazante. Adaptado de Kikuchi et al. (1997)

A **frente recifal** constitui a porção situada fora do anel recifal, que cresce em direção ao mar aberto. Estende-se da borda externa da crista recifal até o fundo submarino adjacente, em profundidades de até 18m. A frente recifal apresenta duas feições distintas: na porção a barlavento (lados E e SE) a frente recifal é abrupta constituindo uma escarpa de aproximadamente 10m de profundidade; na porção a sotavento (lado W) a frente recifal possui declividade suave (aproximadamente 1°15'), atingindo uma extensão horizontal de até 600m. Nesta porção encontram-se reentrâncias escavadas na parede do recife, muito semelhantes a feições descritas para recifes do Caribe e Indo-Pacífico, denominadas “spur-

and-groove”. Além de pequenas reentrâncias, a frente recifal apresenta reentrâncias de grandes dimensões, as quais chamamos de **piscinas externas**. A maior delas é o chamado “Salão”, localizado na parte sul da frente recifal, onde se observa profundidades de até 12m e a maior densidade de corais no atol.

A **crista recifal** acompanha a borda externa do recife, podendo atingir largura de cerca de 5m e altura de até 0,5m acima da superfície do platô recifal. A crista tem aspecto maciço, sendo construída por algas calcárias incrustantes e moluscos vermetídeos. É uma feição praticamente contínua, desaparecendo apenas na pequena porção de sotavento do atol, a NW da Ilha do Farol. Constitui o local onde as ondas batem prontamente no recife, sendo o primeiro a ficar exposto ao ar nas baixamares.

O **platô recifal** (Figura 4B) se apresenta contíguo à crista recifal, no lado interno, onde o recife apresenta uma superfície rasa e plana, que nas baixamares chega a ficar até 2m acima do Nível Médio do Mar (NMM), sendo assim exposto a longos períodos de dessecação e altos níveis de irradiação. O platô compreende o anel recifal, cuja largura varia de cerca de 100m na porção W, acerca de 800m na porção leste do atol, e o **depósito arenoso**, que ocupa praticamente toda a porção interna do recife. O anel recifal constitui a faixa periférica de pavimento recifal que delimita a parte interna do recife, possui área total de aproximadamente 2,6km<sup>2</sup>, sendo constituído principalmente por algas calcárias incrustantes e moluscos vermetídeos. Esse anel pode ser subdividido num arco de barlavento, que compreende todo o contorno, no sentido horário, desde o canal da “Barreta Grande” até o canal da “Barretinha”, e um arco de sotavento, que consiste na parte onde se localiza a Ilha do Farol. Ao longo de todo o anel recifal encontram-se cavidades de variados tamanhos, desde pequenas poças de alguns centímetros até **piscinas internas** com 400m de extensão e profundidade de até 3m, como é o caso da piscina das Tartarugas. Essas piscinas estão preenchidas por sedimento arenoso e nas de maior dimensão ocorrem, com frequência, colunas recifais isoladas. No lado E e SE do anel encontram-se as “rocas”, que são resquícios, em forma de cálices, de uma estrutura do recife mais elevada que a atual. O **depósito arenoso** constitui uma área central recoberta por sedimento inconsolidado, composto basicamente por fragmentos de algas coralináceas (> 50%), testas de foraminíferos (10%) e fragmentos de moluscos (10%), de tamanho médio a fino. No lado W do atol uma crista algálica, denominada de **crista interna**, de composição similar a crista recifal e altura de cerca de 0,5m em relação à superfície do depósito arenoso, se desenvolve a leste da Ilha do Cemitério.



Na parte NE do recife encontra-se a única **laguna permanente**, com profundidades que variam de 0,5m até no máximo 6m. A comunicação da laguna com o oceano aberto se dá através do canal da Barreta Grande.

Os **canais** são interrupções no anel recifal, que comunicam a parte interna do atol com o seu entorno. Estas discontinuidades são denominadas barretas e situam-se, uma na parte W do atol, a **Barretinha**, e outra na porção N do anel recifal, a **Barreta Grande**. A Barretinha é menor, com profundidades de cerca de 4m e fundo recoberto por areia. A movimentação de água nesse canal se dá sempre no sentido de escoamento para fora do recife, independente do sentido da maré. As dimensões da Barreta Grande são maiores, com largura que atinge até 100m e profundidade variando entre 4m, na parte mais interna, até 10m, no limite externo do canal. Essa barreta é formada por espaços entre colunas recifais, o que lhe confere o aspecto de canais meandrantés. A movimentação da água é alternante, de acordo com o sentido das correntes de maré.

Duas **ilhas arenosas** (Figura 4A) ocorrem na parte oeste do atol, que ficam emersas mesmo nas mais altas marés. A ilha mais ao sul é chamada de **Cemitério** e possui altura de cerca de 2m acima do nível do platô recifal. Seu contorno é delimitado por um depósito de praia nas faces NW e SW e por um afloramento de calcarenito de praia nas faces NE e S. O topo da ilha é recoberto por uma camada de cerca de 20 cm de solo, com teor elevado de fosfato e matéria orgânica, onde cresce vegetação do tipo gramínea. A ilha mais ao norte é chamada de **Farol**, por abrigar um farol. Essa ilha é mais alongada, com a forma de um anzol, possuindo altura de cerca de 3m acima do nível do platô recifal. Não apresenta afloramentos de calcarenito e a região central da ilha encontra-se coberta por vegetação rasteira. O formato em anzol delimita uma pequena enseada, chamada de **Baía da Lama** (Figura 5), que seca totalmente durante as marés baixas. Nessa enseada de aproximadamente 550m de comprimento e largura variando entre cerca de 30 e 75m ocorre grande acúmulo de matéria orgânica, crescendo sobre o sedimento uma película esverdeada, formada provavelmente por microorganismos. Colônias com mais de cem mil aves marinhas, entre Atobás (*Sula* spp.), Trinta-réis (*Sterna fuscata*), Viuvinhas (*Anous* spp.) e Fragatas (*Fregata magnificens*), nidificam nessas duas ilhas arenosas e/ou forrageiam na área do Atol das Rocas.



Figura 4: Vista aérea do Atol das Rocas. Na foto A, porção oeste em primeiro plano, mostrando as duas ilhas arenosas; na foto B, porção nordeste em primeiro plano, mostrando o platô recifal a barlavento.



Figura 5: Vista da Baía da Lama. Na foto A, todo o ambiente na maré baixa; na foto B, porção inferior (fundo) na maré cheia; na foto C, porção superior (boca) na maré cheia.

## 4.2 CLIMATOLOGIA E DADOS OCEANOGRÁFICOS

O clima no Atol das Rocas é influenciado pela migração N-S da Zona de Convergência Intertropical (ZCIT). Ventos alísios provenientes de SE e E, com velocidades entre 6 a 11m s<sup>-1</sup>, predominam o ano todo, sendo que durante o verão (dezembro a abril) observa-se uma frequência de 50% para ventos SE e 35% para ventos E, enquanto que no inverno (junho a agosto) ocorre uma intensificação dos ventos SE, chegando a uma frequência de 70% em relação a 25% de ventos E (Gherardi e Bosence 2001).

As chuvas apresentam-se irregularmente distribuídas ao longo do ano e a temperatura atmosférica não apresenta um padrão sazonal, oscilando diariamente entre cerca de 25 e 32°C (Kikuchi 1994).

As águas que banham o atol são as da Corrente Sul Equatorial (CSE), que apresentam uma deriva constante para oeste, com velocidade média de 30cm/s, salinidade entre 36 e 37, e características tipicamente oligotróficas (Ekau e Knoppers 1999). A temperatura superficial da água na parte externa do recife apresenta-se entre 27 e 29°C, enquanto que na parte interna registram-se valores entre 24 e 36°C. A salinidade na parte interna do recife pode chegar a 42 durante a maré baixa.

As ondas observadas na área do atol são provenientes, em mais de 80%, do quadrante E e cerca de 15%, do quadrante NE. São ondas com período curto, de 4 a 7s e altura entre 1 e 2m, sendo influenciadas pelo regime dos ventos alísios. A frequência de ondas longas, provenientes das regiões de tempestades do Atlântico Norte ou Equatorial é baixa. No entanto, durante os meses de dezembro a março, observa-se a ocorrência de ondas com períodos longos, entre 15 e 18s, provenientes do quadrante N, com alturas que podem chegar a mais de 2m (Kikuchi e Leão 1997).

As marés são semidiurnas, com uma amplitude máxima de 3,8m, o que caracteriza um regime de mesomarés (Gherardi e Bosence 2001). Essa grande amplitude de maré faz com que o platô recifal fique totalmente emerso durante a maré baixa, assegurando um isolamento da parte interna do recife em relação ao oceano por mais de 8h por ciclo de maré. A inundação da parte interna do atol pelas marés ocorre de modo unidirecional, indo de sudeste para noroeste. A maré invade o atol pelo canal da Barreta Grande e por cima da margem sudeste, criando uma corrente, bastante veloz, que sai a noroeste pelo canal da Barretinha (Echeverria et al. 1997) (Figura 3).

#### 4.3 DESENVOLVIMENTO DO ATOL E ESTRUTURA GEOLÓGICA/ BIOLÓGICA.

O Atol das Rocas é o único atol no Oceano Atlântico Sul e o único recife oceânico no Atlântico Sul Ocidental Equatorial que emerge ao nível do mar. Seu desenvolvimento ocorreu sobre a parte leste do topo de um monte submarino aplainado, que se estende aproximadamente 26km E-W e 8km N-S, e cuja profundidade encontra-se a pouco mais de 15m, nos arredores do recife, até cerca de 30m, na borda do topo. Este monte, de origem vulcânica, pertence à cadeia de montes submarinos, de direção E-W, conhecido como Zona de Fratura de Fernando de Noronha e se eleva de profundidades de até 4.000m (Kikuchi 1994).

O embasamento vulcânico do Atol das Rocas teve provável origem no Terciário e encontra-se a profundidade de 35 a 45m. Sobre este substrato assenta-se uma rocha carbonática recifal de idade pleistocênica, com espessura de 25 a 35m, cujo topo encontra-se a profundidades de 7,5 a 11m. O crescimento do recife atual iniciou-se na primeira metade do Holoceno, a aproximadamente 6,5ka AP, a partir da região E-SE, a barlavento, prosseguindo para W e N, a sotavento, em núcleos dispostos em arco, até se consolidar com a aproximação do nível do mar. Antes de 2,5ka AP o recife teria atingido, a barlavento, a altura do atual nível do mar, e teria crescido pelo menos até cerca de 3m acima do atual platô recifal, o que pode ser atestado pela ocorrência de resquícios da construção recifal, sob a forma cálices, na parte E do atol (as “rocas”). A taxa de crescimento, acompanhando a subida do nível do mar, variou entre 1,5 a 3,2mm ano<sup>-1</sup>, atingindo, nos dias de hoje, espessura de pelo menos 12m, equivalente a taxa de crescimento de outros recifes que apresentam estrutura com composição similar (Kikuchi e Leão 1997).

Diferente dos atóis encontrados no Indo-Pacífico e Caribe, cujos principais construtores são os corais hermatípicos, sua formação é composta majoritariamente por algas coralináceas, que correspondem a mais de 60% da construção recifal (Kikuchi e Leão 1997). Quatro gêneros destas algas foram identificados fazendo parte do arcabouço primário do recife: *Porolithon*, *Lithoporella*, *Lithophyllum* e *Sporolithon*, sendo *P. pachydermum* a espécie mais representativa. Associados às algas coralináceas encontram-se os gastrópodos vermetídeos *Petalconchus varians* e *Dendropoma irregulare* e foraminíferos incrustantes, representados principalmente por *Homotrema rubrum*, sendo cada um destes grupos responsáveis por cerca de 6% da construção recifal. O arcabouço secundário é formado pelos corais *Siderastrea stellata*, *Favia gravida*, *Mussismilia hispida*, *Agaricia agaricites* e *Porites* sp., sendo estes responsáveis por apenas 10% da construção recifal (Gherardi e Bosense 1999).

## 5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 5.1 COMPOSIÇÃO E DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES DE MACROALGAS

Nesse capítulo é analisada a composição e distribuição espacial das espécies de macroalgas no ambiente recifal do Atol das Rocas, como um todo. O levantamento dos dados foi realizado durante os anos de 1999 a 2003, ao longo de sete campanhas de campo com duração de aproximadamente 3 semanas cada. Quarenta e sete novas ocorrências foram registradas, as quais somadas aos registros de trabalhos anteriores totalizam 143 táxons de macroalgas atualmente conhecidos para a flora marinha do Atol das Rocas. O Phylum Rhodophyta constitui o grupo dominante e a maioria dos novos táxons foi registrada na frente recifal e nas piscinas. Em termos de distribuição biogeográfica o Atol das Rocas possui algumas espécies de macroalgas desconhecidas para águas brasileiras, mas que, no entanto, são comuns à flora dos recifes do Caribe. Os habitats internos do recife do Atol das Rocas (platô recifal, crista interna e piscinas internas) apresentaram menor número de espécies do que os habitats externos (frente recifal, reentrâncias da crista recifal e piscinas externas). Esse padrão está provavelmente relacionado ao fato de que os habitats internos estão submetidos a prolongados períodos de dessecação e intensa irradiância solar, juntamente com oscilações abruptas de temperatura e salinidade, controladas pelo regime de meso-marés que atua no Atol das Rocas. Os habitats externos, por sua vez, são menos afetados por esses impactos e governados principalmente pela dinâmica oceânica.

O conteúdo desse capítulo foi apresentado no artigo **“Species composition and distribution of macroalgae on Atol das Rocas, Brazil, SW-Atlantic”**, publicado na revista *Botanica Marina*, volume 53 (2010): 113-122 (Anexo I).

### 5.1.1 Introdução

Desde as primeiras expedições oceanográficas internacionais no final do século 19, das quais se destaca a famosa expedição Challenger entre 1873-1876, a flora marinha das ilhas oceânicas brasileiras havia sido objeto de pouco interesse científico, até recentemente. As informações taxonômicas desses locais afastados da costa eram esparsas e a coleta das espécies era geralmente feita por meio de dragagens. Foram apenas a partir dos anos 1970s que algumas ilhas oceânicas Brasileiras, incluindo o Atol das Rocas, foram objetos de estudos mais intensivos acerca da composição das espécies de algas e corais (Oliveira Filho e Ugadim 1974, 1976; Echeverria et al. 1997; Gherardi e Bosence 1999, 2001). Apesar de esses estudos terem contribuído significativamente para o conhecimento da biogeografia da flora marinha Brasileira, ainda há pouca informação sobre a composição, distribuição espacial e ecologia das algas bênticas nesses habitats oceânicos.

O objetivo desse capítulo é atualizar o inventário taxonômico das espécies de macroalgas do Atol das Rocas, discutindo acerca dos aspectos ecológicos que determinam a ocorrência e distribuição das espécies nos diferentes habitats recifais. Os dados obtidos têm o propósito de fornecer mais detalhes sobre a ecologia descritiva das comunidades de macroalgas do sistema recifal do Atol das Rocas, como um todo.

### 5.1.2 Material e Métodos

Os dados foram coletados entre os anos de 1999 a 2003 ao longo de sete campanhas de campo, sendo quatro em meses de inverno (Julho/1999, Junho/2000, Junho/2001 e Julho/2002) e três em meses de verão (Dezembro/2000, Março/2002 e Dezembro/2003), com duração de aproximadamente três semanas cada. As amostragens das macroalgas foram feitas manualmente nos diferentes habitats recifais, sendo a maior parte realizada durante a maré baixa. As amostragens nas piscinas e na frente recifal foram realizadas por meio de mergulho livre e/ou autônomo. Todos os diferentes ambientes geomorfológicos do recife foram visitados mais de uma vez a cada campanha de campo, garantindo uma ampla amostragem em todos os tipos de habitats recifais.

Literatura especializada na taxonomia de macroalgas no Brasil e Caribe foi utilizada para a identificação das espécies (Joly 1957; Taylor 1960; Oliveira-Filho 1969; Yoneshigue

1985; Paula 1988; Littler e Littler 2000) e o banco de dados AlgaeBase (2009) para a padronização da nomenclatura. Todo o material coletado encontra-se depositado no herbário da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ).

Para analisar as diferenças na distribuição espacial das macroalgas entre os habitats recifais foi realizada uma análise de Cluster pelo método de agrupamento UPGMA, utilizando-se os dados de presença e ausência das espécies e o índice de similaridade de Bray-Curtis.

### 5.1.3 Resultados

#### 5.1.3.1 Composição das espécies

O presente estudo revelou 47 novos registros de macroalgas para o recife do Atol das Rocas, sendo 14 Chlorophyta, 14 Ochrophyta e 19 Rhodophyta. Uma das espécies de algas vermelhas (*Laurencia caraibica*) e duas das espécies de algas marrons (*Dictyota friabilis* e *Dictyopteris jamaicensis*) foram registradas como novas ocorrências para o Brasil em artigos previamente publicados (Fuji e Villaça 2003; Barbosa et al. 2003; Villaça e Jensen 2006).

Adicionando esses novos registros aqueles já descritos por Oliveira Filho e Ugadim (1976) e Gherardi e Bosence (1999), 143 táxons são atualmente conhecidos para a flora marinha do Atol das Rocas (Tabela 1), sendo 52% do Phylum Rhodophyta, 25% do Phylum Chlorophyta e 22% do Phylum Ochrophyta (Figura 6). Cabe destacar que dois táxons de algas vermelhas descritos por Oliveira Filho e Ugadim (1976), *Galaxaura lapidescens* (Ellis et Sol.) Lamour. e *G. squalida* Kjellm. são considerados sinônimos de *G. rugosa*, de acordo com o AlgaeBase (2009). Os índices R/P (Rhodophyta/Ochrophyta, Feldman 1937) e (R+C)/P ((Rhodophyta+ Chlorophyta)/ Ochrophyta, Cheney 1977), usados para descrição de padrões biogeográficos por meio da razão entre os Phylum das algas (Kaldy et al. 1995; Guimaraens e Coutinho 1996; Figueiredo et al. 2008), foram respectivamente 2,4 e 3,5.

De acordo com a percentagem dos táxons nas diferentes ordens, o Phylum Chlorophyta foi dominado pelas seguintes ordens: Bryopsidales (36%), Cladophorales (19%), Ulvales (19%) e Siphonocladales (17%). A Família Udoteaceae não esteve representada no Atol das Rocas (Genus *Halimeda*, *Penicillus* e outros), apesar das espécies dessa Família serem extremamente comuns em outros ambientes recifais do Brasil e Caribe. Dentre as



Ochrophyta, as Dictyotales foram a ordem dominante, com 63% do número total de táxons, seguida pelas Ectocarpales (19%), Fucales (9%) e Sphacelariales (6%). Dentre as Rhodophyta, 56% dos táxons pertenceram a Ordem Ceramiales, sendo esta a de maior riqueza de espécies no Atol das Rocas. As outras ordens foram de importância secundária em termos de número de espécies e incluíram Corallinales (12%), Gelidiales (9%) e Gigartinales (7%). Duas ordens, Halymeniales e Gracilariales, presentes na maior parte dos ambientes recifais Brasileiros, não foram encontradas no Atol das Rocas (Figura 6). Entre as Corallinales, Gherardi e Bosence (1999) identificaram as espécies *Porolithon* cf. *pachydermum*, *Porolithon* sp., *Lithophyllum* sp., *Lithoporella* sp. e *Sporolithon* sp. No entanto, para o gênero *Porolithon*, Villas Bôas et al. (2005) confirmou apenas a presença de uma espécie, *P. pachydermum*, com duas formas distintas de crescimento, o que pode ter levado a uma interpretação errônea por Gherardi e Bosence (1999), como duas espécies diferentes. Cabe destacar que *P. pachydermum* é considerado sinônimo de *Hydrolithon pachydermum* pelo AlgaeBase (2009).

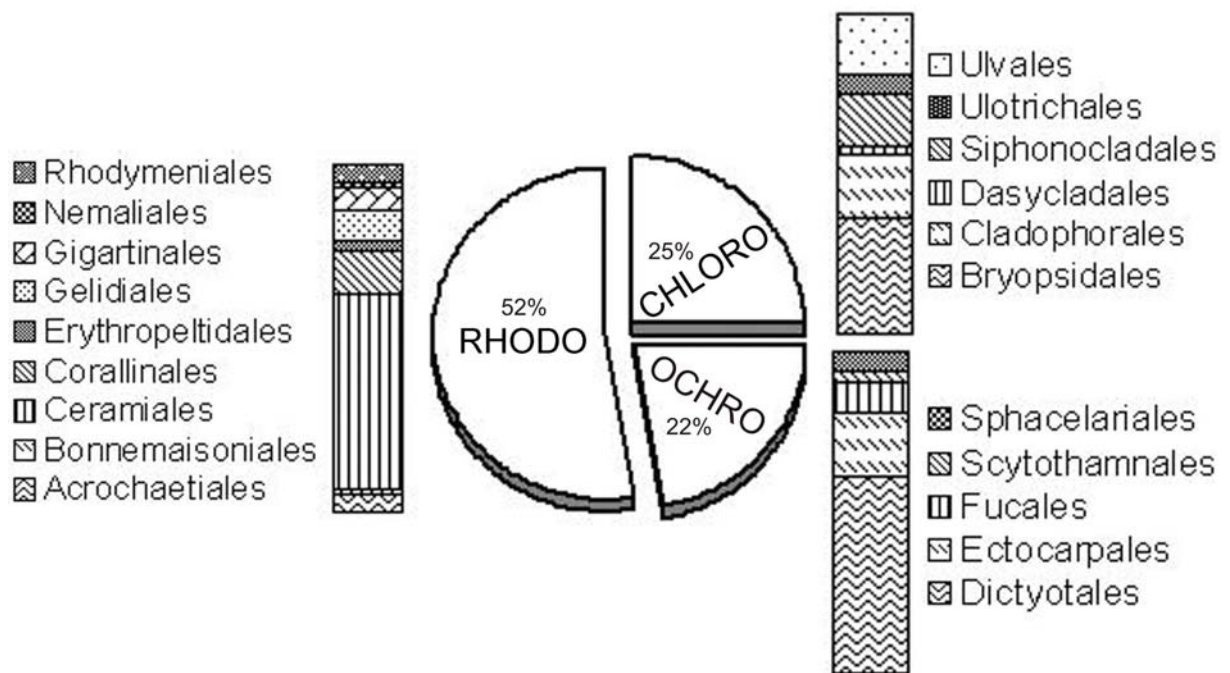


Figura 6: Proporção dos táxons de macroalgas no Atol das Rocas. RHODO=Rhodophyta, CHLORO=Chlorophyta, OCHRO=Ochrophyta.



### 5.1.3.2 Distribuição espacial

Os ambientes mais adequados para o desenvolvimento das macroalgas no Atol das Rocas foram o platô recifal, as cristas recifal e interna, a frente recifal e as piscinas. No entanto, foram também encontradas macroalgas sobre o substrato arenoso, algumas vezes em altas densidades, como é caso dos tapetes das algas verdes *Enteromorpha multiramosa* e *Rhizoclonium* sp., sobre algumas partes do depósito arenoso (Figura 7).

O platô recifal apresentou uma monotonia fisionômica, com poucos organismos substituindo-se uns aos outros nas diferentes áreas. As macroalgas foram os organismos dominantes na maior parte do platô recifal, sendo *Digenea simplex* e *Dictyosphaeria ocellata* as espécies de macroalgas frondosas mais comuns. *Gelidiella acerosa* também se apresentou de forma freqüente, porém com uma distribuição mais localizada a certas áreas do platô recifal. Deve-se destacar que todo o substrato do platô recifal é composto pela coralinácea incrustante *Hydrolithon pachydermum*, sob forma de crostas vivas ou mortas, dependendo da parte do recife (Figura 7).

A superfície da crista recifal mostrou-se praticamente desprovida de macroalgas frondosas, provavelmente devido a forte ação das ondas, sendo colonizada principalmente pela coralinácea *Hydrolithon pachydermum*. No entanto, nesse ambiente ocorrem muitas fendas e depressões que abrigam uma relativa riqueza de espécies, tais como *Anadyomene saldanhae*, *Caulerpa* spp., *Codium* spp., *Dictyota* spp., *Lobophora variegata*, *Galaxaura rugosa*, *Gelidiopsis* spp. e *Gelidiella* spp. A crista interna é contígua ao platô recifal e sua composição específica mostrou-se similar ao platô recifal (Figura 7).



Figura 7: Imagens da comunidade de macroalgas nos habitats recifais internos.

Observou-se um claro contraste entre a composição das espécies na frente recifal em comparação com o platô recifal. Na porção a sotavento, a parede da frente recifal entre 1 a 3m de profundidade apresentou-se coberta por *Bryopsis plumosa* e *Dictyota friabilis*, o que

conferiu ao fundo recifal uma coloração verde azulada. Entre 3 a 6m de profundidade densas populações de *Bryothamnion triquetrum* foram encontradas. *Sargassum polyceratium* também foi uma espécie abundante próximo ao declive da parede recifal. Entre 6 a 15m, já no declive da parede recifal, as algas pardas mostraram-se conspícuas, com largas manchas de *Dictyopteris jamaicensis*, *D. justii*, *Stypopodium zonale* e *Dictyota* spp. Tapetes verdes de *Caulerpa verticillata* também foram encontrados em algumas áreas nessa mesma profundidade, o que conferiu ao fundo uma coloração de diferentes tons desde o verde até o marrom (Figura 8).

As piscinas apresentaram uma grande variação na composição das espécies, principalmente entre as piscinas externas e internas. Nas piscinas externas observam-se as maiores profundidades (5 a 15m) e um substrato mais complexo. Nelas, *Caulerpa* spp. mostrou-se como uma espécie bastante comum, juntamente com tufo de *Jania* spp. e algumas espécies de algas pardas como *Dictyota* spp. e *Lobophora variegata*, ocorrendo nas partes mais profundas (Figura 8). Nas piscinas internas observam-se profundidades menores (2 a 3m) e um fundo composto basicamente por areia e alguns recifes esparsos. Substratos calcários consolidados são encontrados apenas nas bordas dessas piscinas ou nos pequenos recifes internos. Nelas, *Gelidiella setacea* mostrou-se como a espécie mais comum nas profundidades mais rasas. *Galaxaura rugosa* e *Lobophora variegata* foram as espécies dominantes nas partes mais profundas. Nas partes das piscinas sob menor influência da luminosidade, longos filamentos violetas de Cyanobacteria foram comumente encontrados.



Figura 8: Imagens da comunidade de macroalgas nos habitats recifais externos.

A análise de Cluster revelou uma clara distinção entre os habitats inter-marés internos (crista interna e platô recifal) e os outros, na parte externa do recife ou voltados para ela (frente recifal, crista recifal e piscinas externas). As piscinas internas diferiram desses dois grupos, parecendo compor um sistema a parte (Figura 9).

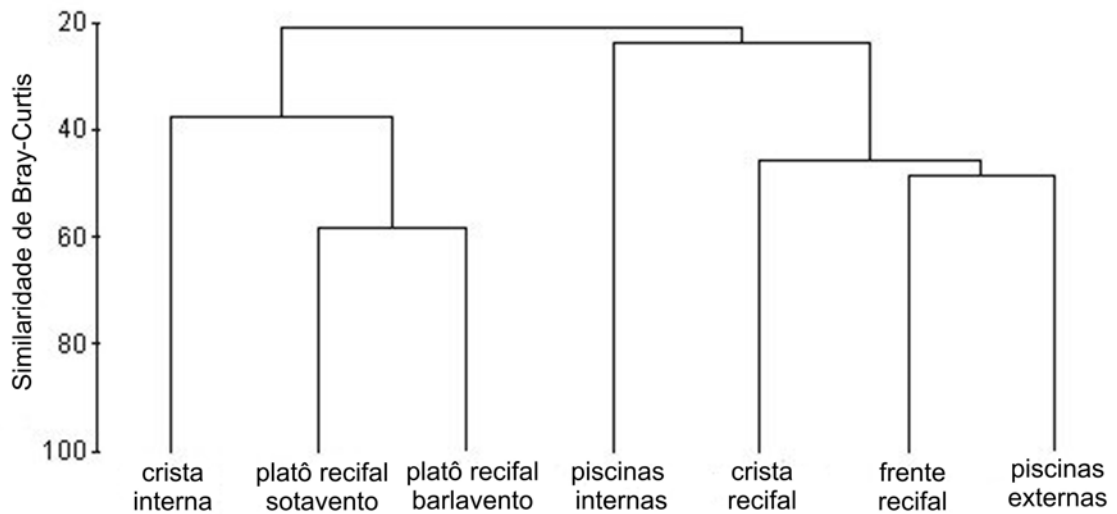


Figura 9: Diagrama de Cluster dos habitats recifais em função da composição das espécies de macroalgas. Método de agrupamento UPGMA.

O número de espécies de macroalgas em cada habitat recifal (Figura 10) explica a maior parte da diferença observada entre eles. Os habitats internos mostraram-se mais pobres em número de espécies que os habitats externos, sendo as piscinas internas o habitat que apresentou o menor número de espécies. Os habitats mais profundos (frente recifal e piscinas externas) tiveram uma maior proporção de Ochrophyta em relação à Chlorophyta.

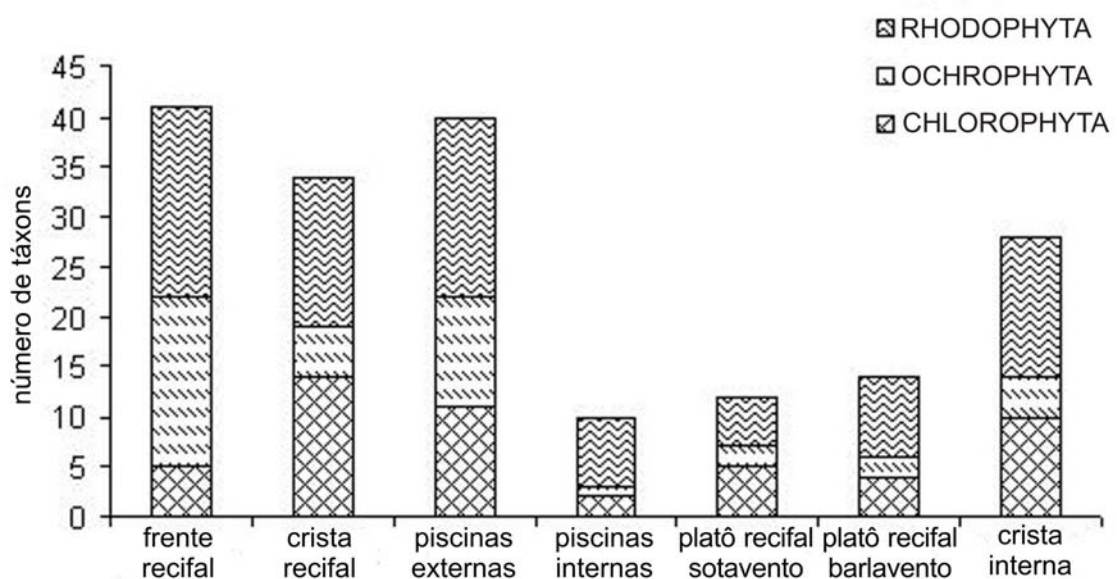


Figura 10: Número de táxons de macroalgas em cada habitat recifal.

## 5.1.4 Discussão e Conclusão

### 5.1.4.1 Composição das espécies

Este estudo revelou 47 táxons de macroalgas, além dos 92 táxons já registrados por Oliveira Filho e Ugadim (1976) e os quatro táxons de algas coralináceas coletados por Gherardi e Bosence (1999). Assim, atualmente, um total de 143 táxons compõe a flora marinha do Atol das Rocas, sendo a maior parte representada pelas algas vermelhas. A principal diferença entre este estudo e o realizado por Oliveira Filho e Ugadim (1976) está na composição das Chlorophyta e Ochrophyta, o que deve se atribuir ao fato de que o presente estudo inclui um número bem maior de habitats que o anterior.

O total de táxons de macroalgas no Atol das Rocas é comparável ao Arquipélago de Fernando de Noronha (157) e ao Banco de Abrolhos (148), os dois ambientes recifais mais bem estudados em águas brasileiras (Villaça et al. 2006). A dominância das algas vermelhas, sendo a Ordem Ceramiales a melhor representada entre elas, é também comparável a outras áreas recifais no Brasil (Figueiredo et al. 2008). Igualmente, a predominância da Ordem Bryopsidales e Cladophorales, dentre o Phylum Chlorophyta e da Ordem Dictyotales e Ectocarpales dentre o Phylum Ochrophyta, são características comuns às áreas recifais brasileiras como um todo. No entanto, a comunidade de macroalgas do Atol das Rocas revelou algumas peculiaridades, tais como, a ausência da Família Udoteacea dentre a Ordem Bryopsidales e a ausência de representantes da Ordem Halymeniales e Gracilariales. Essas ordens contêm gêneros comumente encontrados em outros ambientes recifais do Brasil e Caribe, incluindo *Halimeda*, *Udotea* e *Gracilaria* (Silva et al. 1987; Pereira et al. 1996; Paula et al. 2003; Nunes 2005; Figueiredo et al. 2008).

### 5.1.4.2 Distribuição espacial

A distribuição espacial das macroalgas no Atol das Rocas parece estar correlacionada a um gradiente de fatores físicos tais como, dessecação, irradiância, temperatura e salinidade. A superfície da plataforma recifal do Atol das Rocas fica totalmente emersa durante a maré baixa. Assim, de acordo com o regime semi-diurno de meso-marés que atua na região, os habitats inter-marés internos (crista interna e platô recifal) são submetidos a prolongados

períodos de exposição aérea, o que resulta num intenso stress de dessecação para as comunidades de macroalgas. Esses habitats apresentam baixa riqueza de espécies e são dominados por espécies de macroalgas formadoras de tufos e crostosas, tais como *Digenea simplex*, *Gelidiella acerosa*, *Dictyosphaeria ocellata* e *Hydrolithon pachydermum*, que são conhecidamente resistentes à dessecação (Littler et al. 1987; Norton 1991; Airolidi et al. 1996; Larned e Atkinson 1997). A crista recifal externa, apesar de também ser submetida à exposição aérea durante a maré baixa, é menos afetada pela dessecação, já que recebe um “spray” contínuo da ação das ondas. A retenção de água nas depressões e cavidades desse habitat permite o desenvolvimento de uma flora relativamente rica, incluindo algumas espécies de macroalgas frondosas.

As piscinas internas, apesar de não secarem na maré baixa, ficam bastante rasas, de forma que a comunidade de macroalgas é constantemente submetida à intensa radiação solar, altas temperaturas e salinidades. Os efeitos negativos da intensa radiação solar sobre essas comunidades, bem como de grandes flutuações de temperatura e salinidade em partes rasas do platô recifal, foram descritos por outros autores (Morrissey 1980; Morrison 1988; Marques et al. 2006). A reduzida disponibilidade de substrato consolidado nas piscinas internas, provavelmente também significa um fator limitante para a fixação e desenvolvimento das macroalgas.

A frente recifal e as piscinas externas, por outro lado, encontram-se constantemente submersas e apresentam maiores profundidades, o que suporta uma flora mais rica de macroalgas. Macroalgas frondosas, tais como *Bryothamnion triquetrum*, *Caulerpa verticillata*, *Dictyota* spp., *Dictyopteris* spp., *Sargassum polyceratium* e *Stypopodium zonale* são dominantes nesses habitats, que apresentam uma maior proporção de espécies do Phylum Ochrophyta. No Atol das Rocas, a maior proporção de Ochrophyta em habitats com profundidades superiores a 6m está provavelmente associada a uma maior estabilidade ambiental em termos de irradiância solar e ausência de dessecação. O incremento na cobertura de macroalgas frondosas em um gradiente ao longo das partes mais internas para as partes mais externas do recife, concomitante a uma diminuição da cobertura das algas em tufos, consiste em um padrão observado também em outros ambientes recifais (Morrissey 1980; Littler et al. 1987; Rodrigues et al. 1997).

A Teoria da Dominância Relativa (RDT, Littler e Littler 1984) prevê um incremento na cobertura de macroalgas frondosas em ambientes com alta disponibilidade de nutrientes e

baixa pressão de herbivoria. A frente recifal do Atol das Rocas corresponde a um ambiente submetido à intensa energia das ondas, onde a constante mistura da coluna d'água propicia um reabastecimento freqüente de nutrientes inorgânicos, potencialmente aumentando a produção primária e possibilitando o desenvolvimento de uma densa cobertura de macroalgas frondosas. Diversos outros estudos levantaram a hipótese da ocorrência desse mecanismo de dinâmica de nutrientes para explicar a grande abundância de macroalgas frondosas em frentes recifais (Lobban e Harrison 1997; Vroom et al. 2005). Ainda, a força do movimento da água também pode prevenir a intensa atividade de herbivoria por peixes e ouriços (Connor e Adey 1977).

#### 5.1.4.3 Padrões biogeográficos

Os índices fitogeográficos de Feldmann e Cheney indicaram valores menores que quatro, o que é inesperadamente baixo para regiões tropicais. Os baixos valores observados são indicativos de que os Phylum Rhodophyta e Chlorophyta estão sub-representados no Atol das Rocas. A ausência da Família Udoteacea, bem como da Ordem Halymeniales e Gracilariales, certamente contribuem para essa anomalia. Figueiredo et al. (2008) também encontrou índices de Feldmann e Cheney mais baixos do que o esperado para algumas regiões da costa norte e nordeste do Brasil. Estes foram atribuídos principalmente à escassez de estudos em algumas áreas, e também ao baixo número de espécies em função do impacto da carga de sedimentos do continente, que resulta em alta turbidez. De fato, a riqueza de flora do Atol das Rocas, bem como de outras áreas recifais Brasileiras, é considerada baixa se comparada com ambientes recifais do Caribe (Littler e Littler 2000; Figueiredo et al. 2008). É possível que os recifes brasileiros ainda estejam sub-estudados ou expostos a perturbações adicionais desconhecidas, se comparados a outras regiões. Para o recife do Atol das Rocas, este estudo postula que as duras condições físicas, tais como prolongados períodos de dessecação associados à intensa irradiação solar, que atuam sobre o platô recifal por períodos superiores às 8h durante os ciclos semidiurnos das marés, podem estar contribuindo para a redução da riqueza de espécies e dos índices biogeográficos de macroalgas. Outra possível explicação para essa baixa riqueza da flora é simplesmente o isolamento geográfico do Atol das Rocas e seu diminuto tamanho. Van den Hoek (1987) postulou que o baixo número de espécies na flora de algumas ilhas do Atlântico pode estar refletindo dificuldades no

estabelecimento de macroalgas vindas de áreas doadoras e também a relação espécie-área. De acordo com a clássica teoria de MacArthur e Wilson (1963), sendo uma pequena ilha isolada, o Atol das Rocas possui provavelmente menos espécies que grandes porções continentais ou mesmo ilhas maiores próximas à costa, já que a taxa de imigração das espécies tende a ser baixa e a taxa de extinção alta.

A origem da flora marinha brasileira foi inicialmente postulada como sendo derivada do Caribe, já que a composição das espécies apresenta uma relativa similaridade entre ambas as áreas (Taylor 1955; Diaz – Piferrer 1969; Oliveira Filho 1977). Recentemente, Horta et al. (2001) argumentou que a flora marinha do Brasil não foi originária do Caribe, mas sim do Indo-Pacífico, com as espécies sendo transportadas e introduzidas no Atlântico Sul pela mudança nos padrões de circulação das correntes oceânicas durante a deriva continental no Período Cretáceo. As similaridades entre as floras do Brasil e Caribe foram atribuídas a uma fonte comum, proveniente do Indo-Pacífico, mas com disseminação ocorrendo por processos geológicos e oceanográficos independentes. Praticamente toda a flora do Atol das Rocas é encontrada ao longo do cinturão do Atlântico, desde a costa oeste da África, passando pelo Brasil, até o Caribe, e espécies endêmicas estão ausentes. No entanto, a flora marinha do Atol das Rocas possui algumas espécies, como *Acrochaetium unipes* e *Dictyopteris jamaicensis*, que são desconhecidas para o resto das águas Brasileiras, apesar de serem comuns em ambientes recifais do Caribe. O fato da flora da costa norte e nordeste do Brasil, incluindo os ambientes recifais, ainda estar sub-estudada constitui uma explicação razoável para esse fato. No entanto, cabe ressaltar que o Atol das Rocas é o único atol no Oceano Atlântico e que a maior parte dos ambientes recifais brasileiros restantes são recifes costeiros largamente afetados pela descarga continental, e algumas ilhas vulcânicas oceânicas esparsas. O maior sistema recifal carbonático Brasileiro, o Banco de Abrolhos, está, por sua vez, localizado mais ao sul, em águas rasas e costeiras e possui uma formação geomorfológica específica (Leão et al. 2003), sendo também afetado por descargas continentais (Knoppers et al. 1999, Souza e Knoppers 2003).

**Tabela 1:** Lista das 143 espécies de macroalgas registradas para o Atol das Rocas. **A** = espécies registradas por Oliveira Filho e Ugadim (1976); **B** = espécies registradas por Gherardi e Bosence (1999); **C** = espécies registradas no presente estudo.

Espécies de macroalgas	A	B	C
<b>CHLOROPHYTA</b>			
<i>Acrochaete viridis</i> (Reinke) R. Nielsen	1	-	1
<i>Anadyomene saldanhae</i> A. B. Joly et E. C. Oliveira	-	-	1
<i>Anadyomene stellata</i> (Wulfen) C. Agardh	1	-	-
<i>Blastophysa rhizopus</i> Reinke	1	-	-
<i>Bryopsis pennata</i> J.V. Lamouroux	1	-	1
<i>Bryopsis pennata</i> var. <i>secunda</i> (Harvey) Collins et Hervey	1	-	1
<i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C. Agardh	-	-	1
<i>Caulerpa cupressoides</i> (West) C. Agardh	-	-	1
<i>Caulerpa cupressoides</i> var. <i>lycopodium</i> Weber-van Bosse	1	-	1
<i>Caulerpa mexicana</i> Sonder ex Kützing	-	-	1
<i>Caulerpa pusilla</i> (Kützing) J. Agardh	-	-	1
<i>Caulerpa pusilla</i> var. <i>mucronata</i> A.B. Joly et Sazima	-	-	1
<i>Caulerpa verticillata</i> J. Agardh	-	-	1
<i>Cladophora brasiliiana</i> G.Martens	1	-	-
<i>Cladophora dalmatica</i> Kützing	-	-	1
<i>Cladophora vagabunda</i> (Linnaeus) Hoek	-	-	1
<i>Cladophoropsis membranacea</i> (Hofman Bang ex C. Agardh) Børgesen	1	-	1
<i>Codium intertextum</i> F.S. Collins et Hervey	1	-	1
<i>Codium repens</i> Vickers	-	-	1
<i>Derbesia</i> sp.	-	-	1
<i>Dictyosphaeria ocellata</i> (M.A. Howe) J.L. Olsen-Stojkovich	1	-	1
<i>Dictyosphaeria versluysii</i> Weber-van Bosse	1	-	1
<i>Enteromorpha multiramosa</i> Bliding	1	-	1
<i>Neomeris annulata</i> Dickie	-	-	1



<i>Petrosiphon adhaerens</i> M.A. Howe	1	-	-
<i>Phaeophila dendroides</i> (P.L. Crouan <i>et</i> H.M. Crouan) Batters	1	-	-
<i>Phyllocladon anastomosans</i> (Harvey) Kraft <i>et</i> M.J. Wynne	1	-	1
<i>Pringsheimiella scutata</i> (Reinke) Marchewianka	1	-	-
<i>Rhizoclonium</i> sp.	-	-	1
<i>Ulothrix</i> sp.	1	-	-
<i>Ulva fasciata</i> Delile	1	-	-
<i>Ulva flexuosa</i> Wulfen	1	-	-
<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus	1	-	1
<i>Urospora penicilliformis</i> (Roth) J.E. Areschoug	1	-	-
<i>Valonia macrophysa</i> Kützing	-	-	1
<i>Valonia ventricosa</i> J. Agardh	1	-	1
<b>Total taxa</b>	<b>22</b>	<b>0</b>	<b>26</b>

---

**OCHROPHYTA**

<i>Asteronema breviarticulatum</i> (J. Agardh) Ouriques & Bouzon	1	-	1
<i>Bachelotia antillarum</i> (Grunow) Gerloff	1	-	-
<i>Canistrocarpus cervicornis</i> (Kützing) De Paula & De Clerck	-	-	1
<i>Canistrocarpus crispatus</i> (J.V. Lamouroux) De Paula & De Clerck	-	-	1
<i>Dictyopteris delicatula</i> J.V. Lamouroux	1	-	1
<i>Dictyopteris jamaicensis</i> W.R. Taylor	-	-	1
<i>Dictyopteris justii</i> J.V. Lamouroux	1	-	1
<i>Dictyota bartayresiana</i> J.V. Lamouroux	1	-	1
<i>Dictyota ciliolata</i> Sonder ex Kützing	1	-	1
<i>Dictyota crenulata</i> J. Agardh	1	-	-
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) J.V. Lamouroux	1	-	-
<i>Dictyota dichotoma</i> var. <i>intricata</i> (C. Agardh) Greville	1	-	-
<i>Dictyota friabilis</i> Setchell	-	-	1
<i>Dictyota guineensis</i> (Kützing) P.L. Crouan <i>et</i> H.M. Crouan	-	-	1
<i>Dictyota menstrualis</i> (Hoyt) Schnetter, Hörning & Weber-Peukert	-	-	1

<i>Dictyota mertensii</i> (Martius) Kützing	-	-	1
<i>Dictyota pinnatifida</i> Kützing	-	-	1
<i>Dictyota pulchella</i> Hörnig <i>et</i> Schnetter	-	-	1
<i>Ectocarpus variabilis</i> Vickers	1	-	-
<i>Feldmannia indica</i> (Sonder) Womersley <i>et</i> A. Bailey	1	-	-
<i>Feldmannia lebelii</i> (Areschoug ex P.L. Crouan <i>et</i> H.M. Crouan) G. Hamel	1	-	-
<i>Hincksia mitchelliae</i> (Harvey) P.C. Silva	-	-	1
<i>Kuetzingiella elachistaeformis</i> (Heydrich) M. Balakrishnan <i>et</i> Kinkar	1	-	-
<i>Lobophora variegata</i> (J.V. Lamouroux) Womersley <i>ex</i> Oliveira	1	-	1
<i>Padina</i> sp.	-	-	1
<i>Sargassum hystrix</i> J. Agardh	-	-	1
<i>Sargassum polyceratium</i> Montagne	1	-	1
<i>Sargassum vulgare</i> C. Agardh	-	-	1
<i>Spatoglossum schroederi</i> (C. Agardh) Kützing	-	-	1
<i>Sphacelaria brachygona</i> Montagne	1	-	-
<i>Sphacelaria rigidula</i> Kützing	1	-	-
<i>Stypodium zonale</i> (J.V. Lamouroux) Papenfuss	1	-	1
<b>Total taxa</b>	<b>18</b>	<b>0</b>	<b>21</b>

---

## RHODOPHYTA

<i>Acrochaetium hypneae</i> (Børgesen) Børgesen	1	-	-
<i>Acrochaetium microscopicum</i> (Nägeli <i>ex</i> Kützing) Nägeli	1	-	-
<i>Acrochaetium phacelorhizum</i> Børgesen	1	-	-
<i>Acrochaetium unipes</i> Børgesen	1	-	-
<i>Anotrichium tenue</i> (C. Agardh) Nägeli	1	-	1
<i>Antithamnion antillanum</i> Børgesen	-	-	1
<i>Antithamnionella graeffei</i> (Grunow) Athanasiadis	1	-	-
<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan de Saint-Léon	1	-	-
<i>Botryocladia pyriformis</i> (Børgesen) Kylin	-	-	1
<i>Bryothamnion triquetrum</i> (S.G. Gmelin) M.A. Howe	1	-	1

<i>Centroceras clavulatum</i> (C. Agardh) Montagne	1	-	1
<i>Centrocerocolax ubatubensis</i> A.B. Joly	1	-	-
<i>Ceramium brasiliense</i> A.B. Joly	1	-	-
<i>Ceramium brevizonatum</i> var. <i>caraicum</i> H.E. Petersen <i>et</i> Børgesen	1	-	1
<i>Ceramium codii</i> (H. Richards) Mazoyer	1	-	-
<i>Ceramium dawsonii</i> A.B. Joly	1	-	-
<i>Ceramium luetzelburgii</i> O.C. Schmidt	1	-	1
<i>Ceramium vagans</i> P.C. Silva	1	-	-
<i>Champia minuscula</i> A.B. Joly <i>et</i> Ugadim	1	-	1
<i>Champia parvula</i> (C. Agardh) Harvey	-	-	1
<i>Chondracanthus acicularis</i> (Roth) Fredericq	-	-	1
<i>Chondrophyucus flagelliferus</i> (J. Agardh) K.W. Nam	-	-	1
<i>Chondrophyucus papillosus</i> (C. Agardh) D.J. Garbary & J.T. Harper	1	-	-
<i>Crouania attenuata</i> (C. Agardh) J. Agardh	1	-	1
<i>Dasya rigidula</i> (Kützing) Ardissonne	1	-	-
<i>Digenea simplex</i> (Wulfen) C. Agardh	1	-	1
<i>Dipterosiphonia dendritica</i> (C. Agardh) F. Schmitz	1	-	-
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh	1	-	-
<i>Galaxaura rugosa</i> (J. Ellis <i>et</i> Solander) J.V. Lamouroux	1	-	1
<i>Gayliella transversalis</i> (F.S. Collins <i>et</i> Hervey) T.O. Cho & Fredericq	1	-	-
<i>Gelidiella acerosa</i> (Forsskål) Feldmann <i>et</i> G. Hamel	1	-	1
<i>Gelidiella setacea</i> (Feldmann) Feldmann <i>et</i> G. Hamel	1	-	1
<i>Gelidiopsis intricata</i> (C. Agardh) Vickers	1	-	1
<i>Gelidiopsis planicaulis</i> (W.R. Taylor) W.R. Taylor	1	-	1
<i>Gelidiopsis variabilis</i> (J. Agardh) Schmitz	-	-	1
<i>Gelidium americanum</i> (W.R. Taylor) Santelices	-	-	1
<i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis	-	-	1
<i>Griffithsia caribaea</i> G. Feldmann	1	-	-
<i>Griffithsia schousboei</i> Montagne	1	-	1

<i>Herposiphonia secunda</i> (C. Agardh) Ambronn	1	-	1
<i>Herposiphonia secunda</i> f. <i>tenella</i> (C. Agardh) M.J. Wynne	1	-	1
<i>Heterosiphonia crispella</i> (C. Agardh) M.J. Wynne	1	-	-
<i>Hydrolithon pachydermum</i> (Foslie) J.C. Bailey, J.E. Gabel et D.W. Freshwater	-	1	1
<i>Hypnea musciformis</i> (Wulfen) J.V. Lamouroux	1	-	1
<i>Hypnea spinella</i> (C. Agardh) Kützing	1	-	1
<i>Hypnea volubilis</i> Searles	-	-	1
<i>Jania adhaerens</i> J.V. Lamouroux	-	-	1
<i>Jania capillacea</i> Harvey	1	-	1
<i>Jania pumila</i> J.V. Lamouroux	1	-	1
<i>Jania Rubens</i> (Linnaeus) J.V. Lamouroux	1	-	-
<i>Laurencia caraibica</i> P.C. Silva	-	-	1
<i>Laurencia decumbens</i> Kützing	1	-	-
<i>Laurencia intricata</i> J.V. Lamouroux	-	-	1
<i>Laurencia microcladia</i> Kützing	-	-	1
<i>Laurencia oliveirana</i> Yoneshigue	-	-	1
<i>Lithophyllum</i> sp.	-	1	1
<i>Lithoporella</i> sp.	-	1	1
<i>Lomentaria rawitsheri</i> A.B. Joly	-	-	1
<i>Lophosiphonia obscura</i> (C. Agardh) Falkenberg	1	-	-
<i>Neosiphonia tepida</i> (Hollenberg) S.M. Guimarães et M.T. Fujii	-	-	1
<i>Nitophyllum punctatum</i> (Stackhouse) Greville	-	-	1
<i>Pleonosporium polystichum</i> E.C. Oliveira	-	-	1
<i>Pneophyllum fragile</i> Kützing	-	-	1
<i>Polysiphonia atlantica</i> Kapraun et J.N. Norris	1	-	-
<i>Polysiphonia exilis</i> Harvey	1	-	-
<i>Polysiphonia havanensis</i> Montagne	1	-	-
<i>Polysiphonia saccorhiza</i> (F.S. Collins & Hervey) Hollenberg	1	-	-
<i>Polysiphonia scopulorum</i> Harvey	1	-	-

<i>Polysiphonia subtilissima</i> Montagne	1	-	-
<i>Sahlingia subintegra</i> (Rosenvinge) Kornmann	1	-	1
<i>Spermothamnion investiens</i> (Crouan & Crouan in Schramm <i>et</i> Mazé) Vickers	1	-	-
<i>Sporolithon</i> sp.	-	1	1
<i>Taenioma nanum</i> (Kützing) Papenfuss	1	-	-
<i>Wrangelia argus</i> (Montagne) Montagne	1	-	1
<i>Wurdemannia miniata</i> (Sprengel) Feldmann <i>et</i> G. Hamel	1	-	-
<b>Total de taxa</b>	<b>52</b>	<b>4</b>	<b>45</b>

---

## 5.2 ESTRUTURA DA COMUNIDADE BÊNICA DO PLATÔ RECIFAL

Nesse capítulo é analisada a estrutura da comunidade bêmica do platô recifal do Atol das Rocas. Os estudos foram realizados durante os anos de 1999 a 2002, englobando um total de quatro campanhas de campo, sendo duas em meses de inverno (Julho/1999 e Junho/2000) e duas em meses de verão (Dezembro/2000 e Março/2002). A alga vermelha formadora de tufo *Digenea simplex* e a coralinácea incrustante *Hydrolithon pachydermum* foram as espécies dominantes no platô recifal. A alga verde crostosa *Dictyosphaeria ocellata* e a alga vermelha formadora de tufo *Gelidiella acerosa* foram as espécies subdominantes. A biomassa de *D. simplex* apresentou valores cerca de duas vezes superiores aos das outras espécies no platô recifal, caracterizando sua relevância na estruturação da comunidade desse importante habitat recifal. O índice de Diversidade de Shannon variou entre 2,75 e 3,18, a Riqueza taxonômica entre 13 e 16 e a Equitatividade entre 0,70 e 0,84, indicando uma alta equitatividade entre os poucos táxons observados no platô recifal. As pequenas variações observadas para essas variáveis biológicas ao longo das campanhas refletem uma alta estabilidade temporal na estrutura da comunidade. Apesar da ausência de variações temporais significativas, variações espaciais na abundância das principais espécies foram observadas ao longo do platô recifal, possibilitando a definição de três “sub-habitats”. De maneira geral, o padrão de distribuição e abundância dos organismos bêmicos no platô recifal parecem estar associados às condições ambientais que prevalecem nesse ambiente, tais como baixa turbulência da água, alta sedimentação, extensos períodos de exposição aérea e baixa pressão de herbivoria.

O conteúdo desse capítulo foi apresentado no artigo “**Reef flat community structure of Atol das Rocas, NE-Brazil, SW-Atlantic**”, submetido para publicação na revista *Aquatic Biology*. O artigo foi considerado aceitável para publicação após realização das correções sugeridas pelos revisores, conforme consta nos e-mails anexos (Anexo II).

### 5.2.1 Introdução

Atóis tropicais possuem normalmente zonas geomorfológicas bem definidas, incluindo a frente recifal, a crista recifal, o platô recifal e uma laguna interna (Lalli e Parsons 1997; Levinton 2001; Nybakken e Bertness 2004). Teoricamente, cada uma dessas zonas está submetida a intrínsecas condições ambientais, o que determina um tipo de habitat específico, com comunidades bênticas próprias. As comunidades bênticas dentro de cada uma dessas zonas apresentam, hipoteticamente, uma grande similaridade entre si. No entanto, pequenas variações dos fatores físicos e bióticos que atuam localmente em uma determinada zona geomorfológica, podem determinar diferentes microcosmos e o desenvolvimento de comunidades bênticas diversas (Littler e Littler 1984; Huston 1985; Connell et al. 1997).

A zona do platô recifal constitui uma área complexa com gradientes de fatores ambientais, tais como, temperatura, turbidez e exposição área das comunidades bênticas, em função da maré (Nybakken e Bertness 2004). Esses gradientes, associados às diferenças de profundidade e tipos de substrato, propiciam um grande número de sub-habitats, o que tem resultado em subdivisões dessa zona por diferentes autores (Odum e Odum 1955; Littler et al. 1987; Rodrigues et al. 1997; Nakamura e Nakamori 2009). Para um melhor entendimento das diferenças e similaridades entre os sub-habitats encontrados dentro da zona do platô recifal, é essencial a obtenção de informações acerca da organização e estrutura das comunidades bênticas no platô recifal, bem como dos padrões físicos e geomorfológicos que atuam em cada sub-habitat (Vromm et al. 2005).

A Reserva Biológica Marinha do Atol das Rocas constitui uma área recifal preservada, que oferece condições ideais para o estudo de variações naturais nas comunidades bênticas da zona do platô recifal. No Atol das Rocas, macroalgas foliáceas, em tufos e coralináceas são os organismos dominantes na maior parte dos ambientes bênticos recifais (Villaça et al. 2001, 2006). No entanto, até recentemente, poucos estudos focaram nas comunidades bênticas do Atol das Rocas (Echeverria et al. 1997; Gherardi e Bosence 2001; Netto et al. 1999a, b) e nenhum desses incluíram as comunidades algáceas como um todo.

O presente capítulo aborda as comunidades bênticas da zona do platô recifal no Atol das Rocas e tem como principais objetivos: (1) determinar a distribuição e abundância dos organismos bênticos; (2) determinar a estrutura e diversidade das comunidades; (3) determinar as diferenças e similaridades espaciais e sazonais entre as comunidades; (4) inferir acerca dos fatores ambientais que governam a distribuição e abundância dos organismos

bênticos. Os resultados obtidos pretendem propiciar um melhor entendimento acerca da organização das comunidades bênticas no platô recifal do Atol das Rocas.

## 5.2.2 Material e métodos

### 5.2.2.1 Amostragem

Os dados foram obtidos em quatro campanhas de campo, sendo duas em meses de inverno (Julho/1999 e Junho/2000) e duas em meses de verão (Dezembro/2000 e Março/2002), com duração de aproximadamente três semanas cada. A abundância dos organismos bênticos foi estimada em função da porcentagem de cobertura em dez diferentes estações ao longo do platô recifal (Figura 11, T1 – T10).

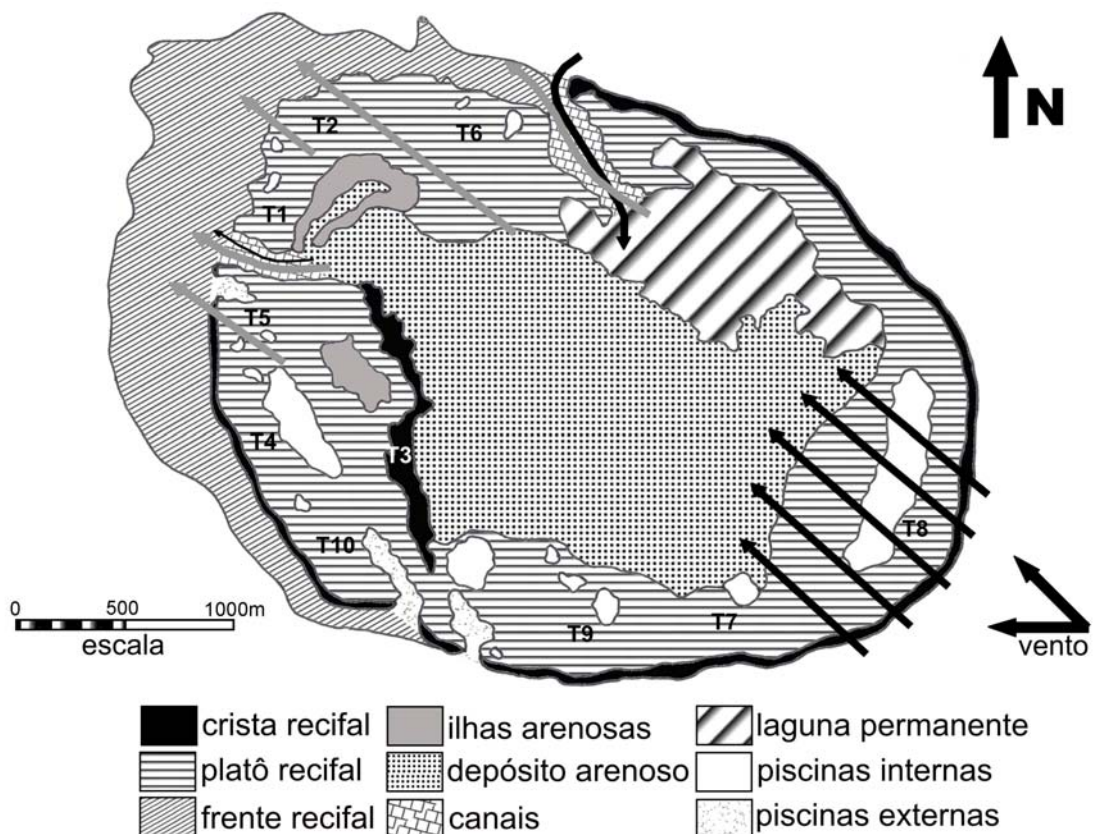


Figura 11: Área de estudo mostrando as estações de amostragem ao longo do platô recifal (T1 – T10) e; o padrão de circulação interna da corrente: setas pretas = maré enchente; setas cinza = maré vazante. Coordenadas geográficas das estações no Anexo III.

Em cada estação, 15 quadrados com 25cm de lado foram posicionados ao longo de três transeções paralelas (i.e. cinco quadrados em cada transeção), com uma distância de cinco



metros entre quadrados e transeções. As transeções foram posicionadas paralelas à crista recifal e os quadrados foram amostrados por estimativa visual, de acordo com Sabino e Villaça (1999). As posições das estações foram marcadas com GPS (Garmin Etrex 12) e marcos visuais locais, sendo revisitadas a cada campanha de campo. A biomassa total das espécies de macroalgas mais abundantes foi estimada a partir de fatores de conversão entre o peso seco e a cobertura de cada espécie. Para obtenção desses fatores a cobertura total de cada espécie foi raspada de pelo menos cinco quadrados ao longo das transeções e o peso seco constante foi obtido no laboratório. Os fatores médios foram computados e a biomassa total de cada espécie foi então estimada usando-se a média dos dados de cobertura para todo o platô recifal.

#### 5.2.2.2 Análise dos dados

As variáveis biológicas referentes à Riqueza taxonômica, índice de Diversidade de Shannon ( $H'$ ) e Equitatividade (Pielou's  $J$ ) foram calculadas para cada estação separadamente, em cada campanha de campo. A similaridade entre as estações foi analisada por meio de Escalonamento Multidimensional Não-Métrica (MDS), usando-se como dados a porcentagem de cobertura dos táxons em cada estação, transformada pela raiz quadrada, e como medida de distância, o índice de similaridade de Bray-Curtis. A contribuição de cada taxa para a similaridade dentro dos grupos e a dissimilaridade entre os grupos foi investigada por meio da Análise de Similaridade Percentual (SIMPER). O pacote estatístico PRIMER 6.0<sup>©</sup> (Primer-E) foi utilizado para essas análises.

Diferenças sazonais na cobertura dos taxa nos grupos determinados pelo MDS foram avaliadas por meio da Análise de Variância Unidirecional (ANOVA), usando-se para isso as médias das coberturas das espécies para cada grupo. O teste de Bartlett's foi utilizado para testar a normalidade e quando necessário os dados foram transformados pelo  $\log(x+1)$ . Quando ainda assim detectou-se heterogeneidade nas variâncias, o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis foi aplicado. Quando diferenças significativas foram detectadas ( $p < 0,05$ ), utilizou-se posteriormente o teste de múltiplas comparações de Tukey-Kramer, para os dados paramétricos, e o de Dunn's, para os dados não-paramétricos. O pacote estatístico GraphPad Instat<sup>©</sup> (GraphPad Software) foi utilizada para essas análises.

### 5.2.3 Resultados

#### 5.2.3.1 Descrição da comunidade

A comunidade bêntica do platô recifal apresentou uma monotonia fisionômica, com poucos táxons substituindo-se uns aos outros ao longo das diferentes estações. Considerando todas as campanhas de campo apenas 20 táxons foram registrados, sendo as macroalgas os organismos dominantes (Tabela 2).

O índice de Diversidade de Shannon ( $H'$ ) variou entre 2,75 – 3,18, a Riqueza taxonômica entre 13 – 16, e a Equitatividade (Pielou's  $J$ ) entre 0,70 – 0,84 (Tabela 3). O estrato bêntico apresentou-se de forma bi ou tri-estratificada, sendo basicamente composto por um estrato crostoso e um estrato ereto, com até 10cm de altura. O estrato ereto foi formado basicamente por espécies formadoras de tufos, principalmente as Rodophyceae *Digenea simplex* (17-29%) e *Gelidiella acerosa* (7-14%). O estrato crostoso foi composto principalmente pela coralinácea incrustante *Hydrolithon pachydermum* (15-30%) e a Chlorophyceae *Dictyosphaeria ocellata* (10-29%). Essas quatro espécies (Figura 12) alcançaram em conjunto de 68% a 95% do total da cobertura bêntica no platô recifal, como um todo.

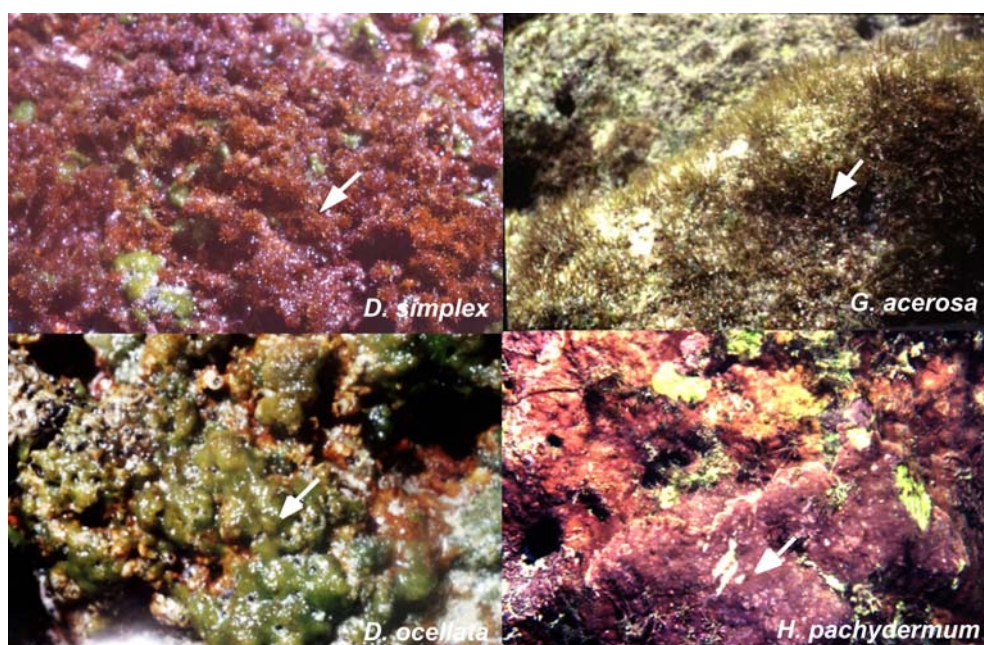


Figura 12: Espécies de macroalgas dominantes no platô recifal.

Tabela 2: Cobertura média ( $\pm$  DP) dos organismos bênticos registrados no platô recifal do Atol das Rocas. Os valores correspondem à média das dez estações amostradas. A nomenclatura das algas está de acordo com AlgaeBase (2009) e das outras espécies de acordo com Catalogue of Life (2009).

Táxons	Cobertura média (%) $\pm$ DP			
	Inverno 1999	Inverno 2000	Verão 2000	Verão 2002
<b>Bacteria</b>				
Cyanophyceae (sp.1)	5.7 $\pm$ 7.6	2.9 $\pm$ 4.1	8.2 $\pm$ 5.3	4.8 $\pm$ 7.8
<i>Lyngbya confervoides</i>	2.5 $\pm$ 5.8	10.5 $\pm$ 15.3	0.2 $\pm$ 0.6	7.6 $\pm$ 19.4
<b>Plantae</b>				
<b>Chlorophyta</b>				
<i>Cladophoropsis membranacea</i>	0.6 $\pm$ 1.9	0.2 $\pm$ 0.7	0.1 $\pm$ 0.4	1.5 $\pm$ 2.9
<i>Phyllocladon anastomosans</i>	-	-	0.1 $\pm$ 0.2	-
<i>Dictyosphaeria ocellata</i>	21.1 $\pm$ 19.4	23.1 $\pm$ 17.3	29.0 $\pm$ 22.1	9.6 $\pm$ 11.2
<i>Dictyosphaeria versluysii</i>	0.1 $\pm$ 0.1	0.2 $\pm$ 0.3	0.3 $\pm$ 0.7	3.7 $\pm$ 7.0
<i>Rhizoclonium sp.</i>	1.3 $\pm$ 2.2	0.1 $\pm$ 0.2	-	-
<b>Rhodophyta</b>				
<i>Digenea simplex</i>	29.2 $\pm$ 34.0	28.5 $\pm$ 31.8	17.3 $\pm$ 24.9	29.3 $\pm$ 28.7
<i>Herposiphonia secunda</i>	-	1.1 $\pm$ 2.7	-	-
<i>Gelidiella acerosa</i>	14.1 $\pm$ 24.4	13.0 $\pm$ 22.7	9.1 $\pm$ 14.7	7.5 $\pm$ 20.0
<i>Gelidiella setacea</i>	2.5 $\pm$ 4.0	3.0 $\pm$ 7,3	1.3 $\pm$ 2.3	1.3 $\pm$ 2.3
Corallinaceae (sp.1)	0.2 $\pm$ 0.8	0.1 $\pm$ 0.2	0.1 $\pm$ 0.4	-
<i>Hydrolithon pachydermum</i>	15.1 $\pm$ 12.6	30.1 $\pm$ 21.3	27.7 $\pm$ 19.3	22.0 $\pm$ 15.9
<i>Jania adhaerens</i>	0.3 $\pm$ 0.1	-	-	2.4 $\pm$ 5.1
<b>Phaeophyta</b>				
sp. 1 (forma crostosa)	5.9 $\pm$ 18.5	-	-	-
<b>Animalia</b>				
<i>Zoanthus sociatus</i>	18.2 $\pm$ 28.3	17.9 $\pm$ 22.9	19.9 $\pm$ 27.4	18.0 $\pm$ 28.5
<i>Siderastrea stellata</i>	0.1 $\pm$ 0.1	-	-	-
<i>Dendropoma sp.</i>	2.1 $\pm$ 4.6	0.2 $\pm$ 0.6	5.8 $\pm$ 9.4	-
<i>Plakortis sp</i>	-	-	0.3 $\pm$ 0.6	1.2 $\pm$ 1.9
Polychaeta (sp.1 – tubo de poliqueto incrustante)	12.1 $\pm$ 16.4	14.5 $\pm$ 21.3	0.2 $\pm$ 0.8	7.9 $\pm$ 13.5

Os dados de biomassa, obtidos apenas para as espécies não calcárias, apontaram valores de cerca de 969g peso seco m<sup>-2</sup> para *D. simplex*, 484g peso seco m<sup>-2</sup> para *D. ocellata* e 274g peso seco m<sup>-2</sup> para *G. acerosa*. A Figura 13 apresenta a estimativa de biomassa dessas espécies no platô recifal como um todo, ao longo do estudo.

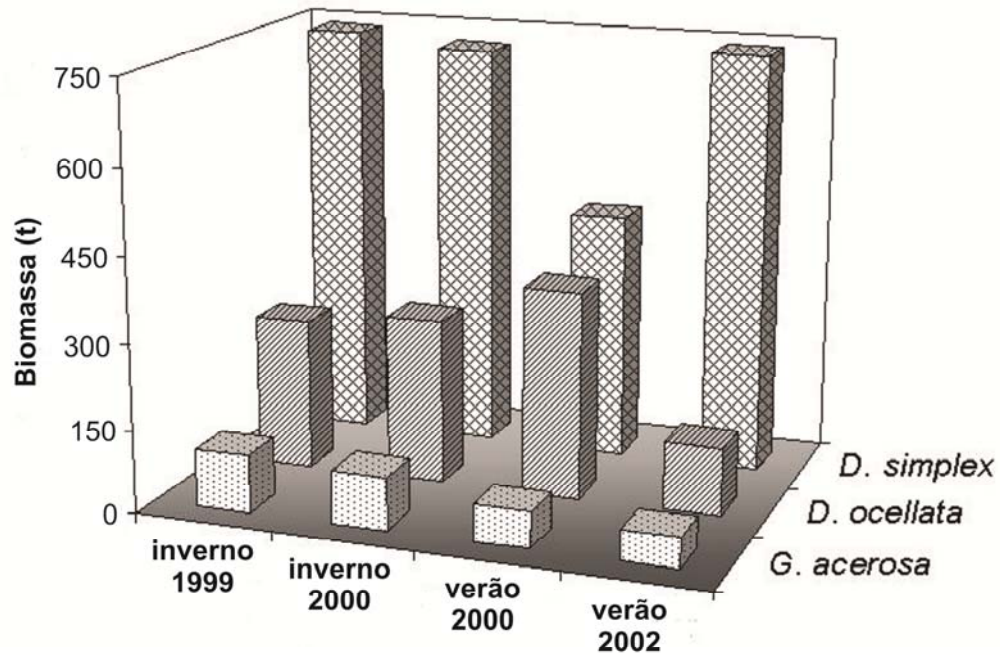


Figura 13: Variação da biomassa das principais espécies de macroalgas frondosas no platô recifal. Os valores correspondem à média das dez estações amostradas.

Apesar da dominância das macroalgas, a cobertura da fauna sésil no platô recifal mostrou-se importante (Figura 14). O zoantídeo *Zoanthus sociatus* foi dominante em algumas áreas do platô recifal (18-20%), mostrando uma grande habilidade competitiva, a ponto de em alguns locais outros organismos estarem completamente ausentes. Outros importantes componentes da fauna bêntica do platô recifal foram os tubos de poliquetos incrustantes (0.2-14%) e o molusco Vermetidae *Dendropoma* sp. (0.2-6%), que participa da construção recifal como construtor secundário (Gherardi e Bosence 1999, 2001). Apesar da maioria dos táxons, tanto da flora, quanto de invertebrados, estarem distribuídos ao longo de praticamente todo o platô recifal, algumas espécies constituíram exceções, tais como *Gelidiella acerosa* e *G. setacea*, que se encontraram restritas a alguns locais na porção a sotavento do platô recifal.



Figura 14: Fauna sésil encontrada no platô recifal

Tabela 3: Dados da diversidade ao longo das dez estações amostradas e na área total do platô recifal. Riqueza taxonômica (S), índice de Diversidade de Shannon (H') e Equitatividade (Pielou's J); W99 = Inverno/1999, W00 = Inverno/2000, S00 = Verão/2000, S02 = Verão/2002.

<b>Estações</b>	<b>anos</b>	<b>(S)</b>	<b>(H')</b>	<b>(J)</b>
<b>1</b>	W99	7,00	1,59	0,57
	W00	8,00	1,50	0,50
	S00	6,00	1,91	0,74
	S02	6,00	1,79	0,69
<b>2</b>	W99	8,00	2,33	0,78
	W00	7,00	2,44	0,87
	S00	7,00	2,44	0,87
<b>3</b>	W99	5,00	0,94	0,40
	W00	7,00	1,31	0,47
	S00	7,00	1,78	0,63
	S02	7,00	1,73	0,62
<b>4</b>	W99	7,00	1,96	0,70
	W00	8,00	2,22	0,74
	S00	5,00	1,67	0,72
<b>5</b>	W99	8,00	1,83	0,61
	W00	7,00	2,02	0,72
	S00	7,00	2,22	0,79
	S02	5,00	1,30	0,56
<b>6</b>	W99	7,00	2,19	0,78
	W00	8,00	2,26	0,75
	S00	11,00	2,22	0,64
	S02	7,00	2,00	0,71
<b>7</b>	W99	5,00	1,82	0,79
	W00	4,00	1,92	0,96
	S00	5,00	1,94	0,83
	S02	5,00	1,64	0,71
<b>8</b>	W99	6,00	2,10	0,81
	W00	5,00	2,16	0,93
	S00	6,00	1,74	0,68
	S02	8,00	2,61	0,87
<b>9</b>	W99	6,00	2,43	0,94
	W00	7,00	2,31	0,82
	S00	5,00	1,44	0,62
	S02	7,00	2,26	0,81
<b>10</b>	W99	10,00	2,29	0,69
	W00	8,00	2,33	0,78
	S00	6,00	1,84	0,71
	S02	8,00	1,80	0,60
<b>Área total do platô recifal</b>	W99	16,00	3,18	0,80
	W00	15,00	2,98	0,76
	S00	15,00	2,75	0,70
	S02	13,00	3,12	0,84



### 5.2.3.2 Análises estatísticas

A análise de MDS identificou quatro grupos principais no que se refere à distribuição e cobertura dos organismos bênticos no platô recifal. A formação dos grupos refletiu principalmente diferenças espaciais na estrutura da comunidade ao longo dessa zona recifal. O Grupo I foi composto pelas estações T1, T2 e T10; o Grupo II foi composto principalmente pelas estações T3, T5 e T6; e os Grupos III e IV foram compostos pelas estações T4, T7, T8 e T9 (Figura 15).

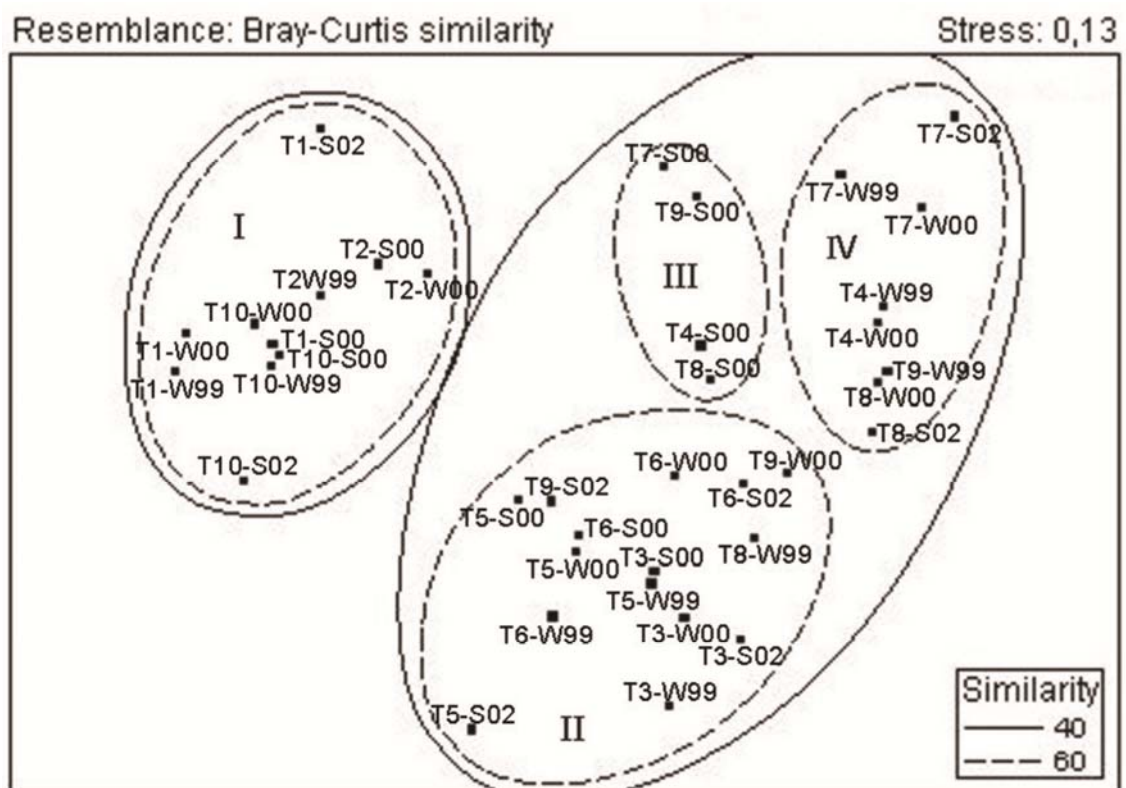


Figura 15: Análise de MDS entre as estações do platô recifal (T1-T10); W99 = inverno 1999, W00 = inverno 2000, S00 = verão 2000, S02 = verão 2002.

A análise de SIMPER mostrou que as variações de cobertura de *D. simplex*, *G. acerosa*, *Z. sociatus*, tubos de poliquetos e cianobacterias (*Lyngbya confervoides* e outra espécie não identificada) foram as que mais contribuíram para a quebra da similaridade entre os grupos. Os táxons que mais contribuíram para a caracterização do Grupo I foram *Z. sociatus* e *G. acerosa*. *D. simplex* foi o táxon mais importante na caracterização do Grupo II. *H. pachydermum* esteve bem representado em todos os grupos, porém apresentou-se de forma relevante nos Grupos III e IV. *D. ocellata* também foi importante na caracterização dos

Grupos III e IV e *L. confervoides* e os tubos de poliquetos foram importantes para caracterização apenas do Grupo IV (Tabela 5).

### 5.2.3.3 Sub-habitats do platô recifal

Os grupos definidos na análise de MDS foram considerados como diferentes sub-habitats, caracterizados por distintas estruturas da comunidade bêntica. Os Grupos III e IV foram considerados como um único sub-habitat, já que foram compostos pelas mesmas estações, diferindo apenas em relação à campanha do verão de 2000 no que diz respeito à cobertura dos tubos de poliquetos e da cianobacteria *L. confervoides*. Dessa forma, três principais sub-habitats puderam ser definidos para o platô recifal do Atol das Rocas e assim a cobertura dos organismos bênticos foi recalculada para cada sub-habitat, pela média das coberturas dos taxa entre as estações que compuseram cada sub-habitat (Figura 16).

O Sub-habitat I foi caracterizada por uma grande cobertura do zoantídeo *Z. sociatus* (41 – 57 %), juntamente com a alga vermelha *G. acerosa* (29 – 47 %) (Figura 16a). Um padrão particular da estrutura da comunidade nesse sub-habitat foi a ausência da alga vermelha *D. simplex*. O índice de Shannon variou entre 1,50 – 2,44, a Riqueza entre 6 - 10 e a Equitatividade entre 0,50 – 0,87.

O Sub-habitat II foi dominado pela alga vermelha *D. simplex* com uma cobertura que variou entre 67 – 72 %. Em contraste com o sub-habitat I *G. acerosa*, esteve sempre ausente (Figura 16b). O índice de Shannon variou entre 0,94 – 2,26, a Riqueza entre 5 – 11, e a Equitatividade entre 0,40 – 0,79.

O Sub-habitat III foi composto por uma maior cobertura da coralinácea *H. pachydermum* (23 – 48 %), juntamente com alga verde *D. ocellata* (17 – 51 %). A presença dos tubos de poliquetos (1 – 29 %) e da cianobacteria *L. confervoides* (0,5 – 26%) também foi relevante (Figura 16c). O índice de Shannon variou entre 1,44 – 2,61, a Riqueza entre 4 – 8, e a Equitatividade entre 0,62 – 0,96.

Tabela 4: Sumário dos resultados da análise de SIMPER, mostrando a percentagem de contribuição das espécies para a similaridade dentro dos grupos e para a dissimilaridade entre os grupos. Valores de contribuição superiores a 15% estão destacados em negrito.

Average similarity (%)	Grupo I 76,30	Grupo II 77,34	Grupo III 70,29	Grupo IV 74,00		
<b>Contribuição (%)</b>						
Cianobacteria	11,93	8,90	21,88			
<i>Dendropoma</i> sp.			7,66			
<i>Dictyosphaeria ocellata</i>	11,09	<b>23,44</b>	<b>34,13</b>			<b>21,27</b>
<i>Digenea simplex</i>		<b>33,75</b>				
<i>Gelidiella acerosa</i>	<b>22,67</b>					
<i>Gelidiella setacea</i>	9,92					
<i>Hydrolithon pachydermum</i>	<b>17,53</b>	<b>21,09</b>	<b>32,46</b>			<b>27,81</b>
<i>Lyngbya confervoides</i>						<b>17,72</b>
Tubos de poliquetos						<b>25,08</b>
<i>Zoanthus sociatus</i>	<b>23,98</b>	7,22				
<b>Cumulativo (%)</b>	97,11	94,39	96,13			91,88
<b>Dissimilaridade média (%)</b>	<b>1 x 2</b> 50,70	<b>1 x 3</b> 55,01	<b>1 x 4</b> 67,89	<b>2 x 3</b> 39,39	<b>2 x 4</b> 47,00	<b>3 x 4</b> 45,11
<b>Contribuição (%)</b>						
Cianobacteria	6,31	4,17	9,06	9,14	10,84	<b>18,85</b>
<i>Dendropoma</i> sp.	5,52	8,51		12,01	3,67	11,85
<i>Dictyosphaeria ocellata</i>	5,78	10,52	6,35	7,97	5,95	6,05
<i>Dictyosphaeria versluysii</i>	3,86			5,82	5,88	6,26
<i>Digenea simplex</i>	<b>22,48</b>	7,41	7,31	<b>22,32</b>		11,08
<i>Gelidiella acerosa</i>	<b>18,65</b>	<b>19,50</b>	<b>15,04</b>		<b>15,24</b>	
<i>Gelidiella setacea</i>	9,41	10,37	7,44			
<i>Hydrolithon pachydermum</i>		5,74	4,07	8,45	6,20	
<i>Lyngbya confervoides</i>			11,92	5,89	<b>15,69</b>	<b>17,18</b>
Polychaeta (tubos)	5,75	4,02	13,09	8,00	<b>17,20</b>	<b>21,57</b>
<i>Zoanthus sociatus</i>	12,54	<b>20,70</b>	<b>15,97</b>	<b>13,81</b>	11,00	
<b>Cumulativo (%)</b>	90,27	90,94	90,26	93,40	91,68	92,85



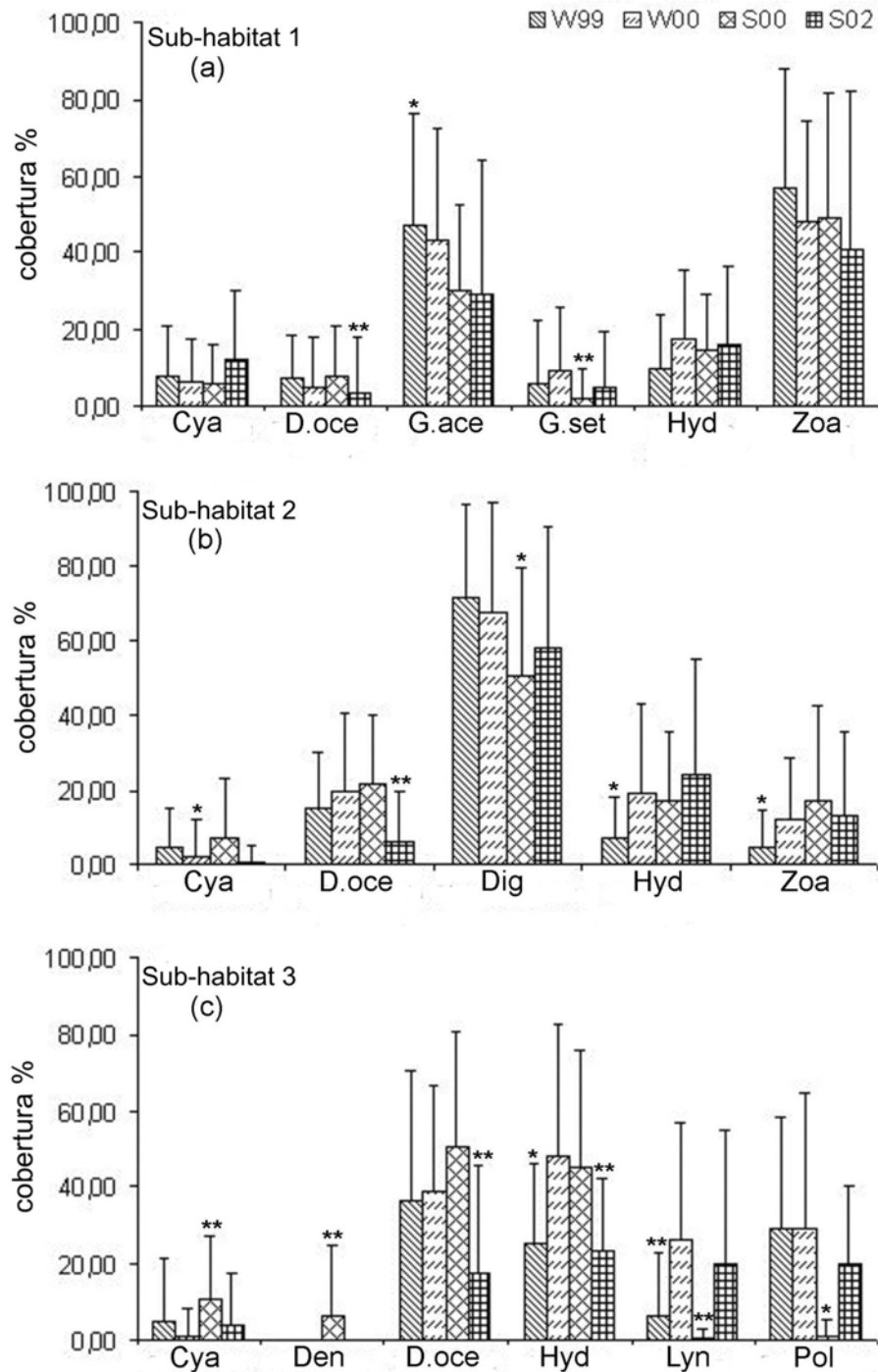


Figura 16: Porcentagem media da cobertura dos principais organismos bênticos nos 3 sub-habitats do platô recifal, apontando as diferenças significativas obtidas nos testes posteriores de Tukey-Kramer ou Dunn's (\* $p < 0,05$ , \*\* $p < 0,01$ ); Cya = cianobacteria, Den = *Dendropoma* sp., Dig = *Digenea simplex*, D.oce = *Dictyosphaeria ocellata*, G.ace = *Gelidiella acerosa*, G.set = *Gelidiella setacea*, Hyd = *Hydrolithon pachydermum*, Lyn = *Lyngbya confervoides*, Pol = tubos de poliquetos, Zoa = *Zoanthus sociatus*; W99 = Inverno/1999, W00 = Inverno/2000, S00 = Verão/2000, S02 = Verão/2002.

#### 5.2.3.4 Diferenças sazonais

Apesar das análises de variância realizadas terem apontado diferenças significativas ( $p < 0.05$  e  $p < 0.01$ ) na cobertura dos táxons nos diferentes períodos de amostragem (Figura 16), estas não puderam ser atribuídas a um claro padrão sazonal, parecendo estarem mais relacionadas a um padrão de distribuição em manchas das espécies. A análise de MDS também revelou alguma diferença na cobertura dos táxons no verão do ano 2000 nas estações T4, T7, T8 e T9 (Grupos III e IV). A análise de SIMPER mostrou que essa diferença esteve relacionada a variações na cobertura dos tubos de poliqueto e da cianobacteria *L. confervoides*. No entanto, esse padrão não foi novamente observado no verão do ano 2002. Dessa forma, assumiu-se que essas diferenças não foram ocasionadas por uma variabilidade sazonal bem definida, parecendo estar mais relacionadas a uma variabilidade local na cobertura dessas espécies.

#### 5.2.4 Discussão e Conclusão

##### 5.2.4.1 Aspectos da estrutura da comunidade

O Atol das Rocas corresponde a um dos menores atóis do mundo, com uma plataforma recifal que emerge acerca de 2m acima do Nível Médio do Mar (NMM) e um anel recifal praticamente fechado, que circunscribe internamente uma pequena laguna e um depósito arenoso. A zona do platô recifal no Atol das Rocas apresenta uma grande escassez de espécies de corais hermatípicos e sua cobertura bêntica é dominada por espécies de macroalgas formadoras de tufos e crostosas. Kikuchi e Leão (1997) consideraram a ausência dos corais hermatípicos como uma das características mais marcantes do platô recifal do Atol das Rocas, quando comparado a outros atóis dos oceanos Atlântico e Pacífico, onde esses organismos dominam a maior parte das superfícies recifais (Odum e Odum 1955; Stoddart 1962; Milliman 1967,1969), ou pelo menos aparecem como importantes componentes da comunidade bêntica (Vroom et al. 2005).

A espécie de alga vermelha formadora de tufo *D. simplex* e a coralinácea incrustante *H. pachydermum* foram as espécies dominantes na maior parte do platô recifal. A espécie de alga verde com crescimento crostoso *D. ocellata* e a espécie de alga vermelha formadora de tufo *G. acerosa* foram as espécies subdominantes. *D. simplex* apresentou valores de biomassa

em torno de 969 g peso seco m<sup>-2</sup>, o que correspondeu a mais que o dobro dos valores apresentados pelas espécies subdominantes, corroborando com a relevância dessa espécie na estruturação da comunidade bêntica do platô recifal. De forma geral, o índice de Shannon (H') apresentou uma relativa similaridade com comunidades de platô recifal de outras áreas recifais saudáveis do Caribe e Pacífico (Huston 1985; Littler et al. 1987; Rodrigues et al. 1997). Os valores de Riqueza, apesar de serem considerados baixos se comparados com essas mesmas áreas, são compatíveis com os valores encontrados por Adjeround et al. (2000) em lagunas de alguns pequenos atóis do Arquipélago de Tuamotu, na Polinésia Francesa. De acordo com a teoria de MacArthur e Wilson (1963), o baixo número de espécies pode estar diretamente relacionado à pequena área do platô recifal do Atol das Rocas. Adjeround et al. (2000) sugere ainda que a comunidade bêntica de atóis mais fechados tende a ser dominada por poucas espécies, em função da pouca interação com o oceano ao redor. A comunidade bêntica do platô recifal do Atol das Rocas, apesar de apresentar baixa Riqueza, apresenta uma alta Equitatividade, o que sugere uma distribuição equilibrada de poucas espécies ao longo do platô recifal. A pequena variância dessas variáveis biológicas, ao longo das diferentes campanhas de campo, sugere também que a estrutura da comunidade apresentou-se relativamente estável ao longo tempo.

De forma geral, os principais fatores que controlam a distribuição e zonação dos organismos bênticos em sistema recifais são: a energia das ondas (turbulência e atrito da água); a alta penetração da luz (em função da profundidade e pouca turbidez da água); a topografia do fundo e; a sedimentação (Diaz et al. 2000; Levinton 2001; Nybakken e Bertness 2004; Kench e Brander 2006). Em atóis oceânicos, a estrutura da comunidade é altamente influenciada pela ação das ondas, um produto dos ventos dominantes e do grau de exposição às condições oceânicas (Nybakken e Bertness 2004). Uma alta energia física propicia um ambiente adequado para a dominância de corais hermatípicos e algas coralináceas incrustantes (Morrisey 1980). De forma contrária, o platô recifal do Atol das Rocas apresenta uma grande escassez de espécies de corais, o que poderia estar primeiramente relacionado ao alto grau de proteção da ação das ondas, em função da alta elevação da plataforma recifal (2m acima do NMM). De acordo com Kench e Brander (2006), platôs recifais com altas elevações são eficientes na filtragem e dissipação da energia das ondas, o que resulta ainda em um baixo potencial de trabalho geomórfico, menor intensidade do transporte de sedimento e alto acúmulo de sedimento ao longo do platô recifal. Nesse sentido, espera-se que o platô recifal do Atol das Rocas também seja governado por esses padrões. Ainda, o longo período de exposição aérea, que chega a mais de 8hrs por ciclo de maré, constitui uma importante

característica dessa zona recifal no Atol das Rocas. Os efeitos deletérios da sedimentação e da dessecação na diversidade e abundância dos corais foram reportados por vários autores (Odum e Odum 1955; Roy e Smith 1971; Loya 1976; Morrissey 1980, Nybakken e Bertness 2004), sendo esses fatores também importantes para explicar a escassez de corais no platô recifal do Atol das Rocas.

As altas coberturas de macroalgas formadoras de tufos e crostosas no platô recifal do Atol das Rocas, se comparadas com as algas foliáceas, reflete a habilidade dessas espécies em colonizar e persistir sob as condições ambientais desfavoráveis que predominam nessa zona recifal. A dominância de algas em tufos pode ser atribuída ao seu curto tempo de regeneração, rápida taxa de crescimento, estratégia de vida oportunística e grande tolerância às variações das condições ambientais, o que permite uma rápida colonização dos espaços disponíveis e o alcance do potencial pleno de crescimento em um curto período de tempo (Morrissey 1980). Ainda, algas que formam tufos densos e emaranhados podem reter água entre seus ramos durante períodos de exposição aérea, evitando assim a dessecação (Norton 1991; Airoidi et al. 1996), que largamente afeta as algas foliáceas. Espécies de macroalgas foliáceas encontradas em platôs recifais rasos podem também ser extremamente afetadas pela intensa radiação solar, como foi reportado por Morrison (1998) e também por Marques et al. (2006) em experimentos conduzidos no platô recifal do Atol das Rocas. Nesses experimentos, espécies de macroalgas foliáceas, transplantadas da frente recifal para o platô recifal, desenvolveram uma coloração esbranquiçada, um indicativo de dano causado pela luz.

Outro fator que pode estar influenciando a estruturação da comunidade bêntica do platô recifal do Atol das Rocas é a baixa pressão de herbivoria, que é conhecidamente um fator primordial na determinação da distribuição e abundância das algas em ambientes recifais (Carpenter 1986; Hay 1991; McClanahan 1997, 1999; Lapointe et al. 2004b). Embora o número total de espécies e a biomassa de peixes no Atol das Rocas sejam similares a outras ilhas do Atlântico e pequenos atóis da Polinésia Francesa (Rosa e Moura 1997), vários fatores argumentam em favor de uma baixa pressão de herbivoria atuando sobre a comunidade bêntica do platô recifal do Atol das Rocas: a) a alta elevação da plataforma recifal determina um ambiente raso e desprotegido na zona do platô recifal, que dificulta o acesso de grandes herbívoros e torna os herbívoros menores vulneráveis a predação (Littler et al. 1987); b) a baixa riqueza e abundância de ouriços do mar, representados apenas por duas espécies *Diadema antillarum* e *Tripneustes variegatus* com distribuição restrita a pequenas áreas da laguna e algumas piscinas (Marques et al. 2006) e; c) o fato de apenas o gênero de peixe papagaio *Sparisoma* estar presente no Atol das Rocas (Rosa e Moura 1996), estando ausente o

gênero *Scarus*, considerado o mais comum e potente herbívoro de áreas recifais, pode ter um papel importante na dominância das algas coralináceas no Atol das Rocas (Kikuchi e Leão 1997), já que a atividade dos peixes papagaio é considerada um dos principais fatores ecológicos que controlam o desenvolvimento dessas algas (Steneck 1986).

#### 5.2.4.2 Comparação entre os sub-habitats

As análises estatísticas revelaram a presença de pelo menos três sub-habitats distintos ao longo do platô recifal. Estes foram colonizados basicamente pelas mesmas espécies, que, no entanto diferiram em relação a sua abundância. Apesar das condições ambientais que atuam sobre cada sub-habitat não terem sido especificamente medidas, as diferenças observadas na estrutura das comunidades de cada sub-habitat parecem estar relacionadas a variações em pequena escala da sedimentação, pressão de herbivoria e condições hidrodinâmicas.

Observações visuais realizadas durante as amostragens no sub-habitat I, que ocorreu predominantemente no arco de sotavento do atol, indicaram a presença de uma maior deposição de sedimento nesses locais. Além disso, a porção a sotavento do Atol das Rocas foi considerada como o setor geologicamente mais novo do atol, exibindo elevações menores do que a porção de barlavento (Kikuchi e Leão 1997; Gherardi e Bosence 2005). Esse fato resulta, conseqüentemente, em profundidades menos rasas nessa porção do platô recifal, o que poderia condicionar uma pressão de herbivoria relativamente mais alta do que na porção a barlavento. Uma maior sedimentação e uma pressão de herbivoria relativamente mais altas estariam determinando o desenvolvimento de espécies resistentes a essas condições, nesse sub-habitat. Espécies da macroalgas formadoras de tufos, como é o caso de *G. acerosa*, apresentam grande resistência à sobreposição por sedimentos (Airoldi e Cinelli 1997; Airoldi e Virgilio 1998). Da mesma forma, o zoantídeo *Z. sociatus* também parece apresentar grande tolerância a essa condição ambiental (Sebens 1982; Sorokin 1991), atingindo sua máxima cobertura nesse sub-habitat. Em experimentos de herbivoria conduzidos no Atol das Rocas, Marques et al. (2006) observaram que a espécie *G. acerosa* foi muito pouco consumida e associaram esse fato as configurações morfológicas do seu talo. Por outro lado, *D. simplex* foi espécie mais intensamente consumida pelos peixes herbívoros, o que explicaria a sua ausência nesse sub-habitat.

O sub-habitat II prevaleceu nas áreas mais abrigadas da parte central do platô recifal. Em contraste com o sub-habitat I esse ambiente é claramente dominado pela espécie *D. simplex*, o que poderia estar associado a uma pressão de herbivoria relativamente mais baixa. A ausência de *G. acerosa* está provavelmente relacionada às maiores habilidades competitivas de *D. simplex* nessas condições ambientais. A Equitatividade (Pielou's J) apresentou valores relativamente mais baixos nesse sub-habitat, o que também constitui um reflexo da dominância de *D. simplex* sobre as outras espécies.

O sub-habitat III ocorreu no arco de barlavento do atol, estando conseqüentemente exposto a um cenário relativamente mais hidrodinâmico que os outros sub-habitats. Durante a maré alta, a comunidade bêntica desse sub-habitat é constantemente lavada pela ação das ondas, o que favorece o desenvolvimento de espécies com uma relativa resistência a turbulência da água. A dominância de coralináceas incrustantes, tais como *H. pachydermum*, em zonas recifais submetidas a condições de alta energia hidrodinâmica foi descrita por diversos autores (Morrissey 1980; Littler et al. 1987; Vroom et al. 2005). Essas espécies apresentam grande resistência física, sendo praticamente os únicos organismos presentes nas cristas recifais a barlavento dos recifes (Levinton 2001; Nybakken e Bertness 2004). A forma de crescimento prostada da alga verde *D. ocellata* também aumenta a capacidade dessa espécie de se desenvolver em ambientes com alto hidrodinamismo (Larned e Atkinson 1997).

De forma geral, este estudo indicou que o platô recifal do Atol das Rocas apresenta uma comunidade bêntica adaptada a longos períodos de exposição área, baixa turbulência da água, alta sedimentação e baixa pressão de herbivoria. Pequenas variações locais dessas condições ambientais determinam a distribuição e abundância dos organismos bênticos ao longo do platô recifal. A comunidade bêntica estudada parece estar bem estruturada, apresentando uma relativa estabilidade ao longo do tempo.

### 5.3 DINÂMICA DE NUTRIENTES E PRODUTIVIDADE DAS PRINCIPAIS ESPÉCIES DE MACROALGAS

Nesse capítulo é analisada a dinâmica de nutrientes no sistema recifal do Atol das Rocas e a produtividade primária das principais espécies de macroalgas no platô recifal. Os estudos foram realizados durante os anos de 2000 a 2003, ao longo de cinco campanhas de campo, sendo duas em meses de verão (Dezembro/2000 e Dezembro/2003) e três em meses de inverno (Junho/2000, Junho/2001 e Junho/2002). O regime de nutrientes do Atol das Rocas pode ser considerado como típico de águas oceânicas tropicais com baixas concentrações de nutrientes inorgânicos na maior parte da coluna d'água. No entanto, as baixas razões NID:PID observadas (~7:1), bem como a comparação com a concentração média de nutrientes em outros sistemas recifais sugere uma relativa nutrição do sistema recifal do Atol pelo guano das aves marinhas. A concentração de nutrientes inorgânicos dentro dos tapetes algáceos apresentou valores cerca de quatro a oito vezes maiores do que na coluna d'água, revelando uma grande capacidade de acúmulo de nutrientes nesses microambientes. Estimativas da produtividade líquida diária das principais espécies de macroalgas do platô recifal apontaram valores de 17,28mg C g peso seco<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> para *Digenea simplex*, 40,56mg C g peso seco<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> para *Gelidiella acerosa*, 3,96mg C g peso seco<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> para *Dictyosphaeria ocellata*, e 16,56mg C g peso seco<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> para *Hydrolithon pachydermum*. Estimativas da produtividade líquida diária das macroalgas por área do platô recifal apontaram valores de 15,55g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para *D. simplex*, 11,11g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para *G. acerosa* e 1,92g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para *D. ocellata*. Os resultados obtidos indicam que a alta taxa de produtividade da comunidade de macroalgas do platô recifal é sustentada pela relativa nutrição da coluna d'água, devido ao guano das aves marinhas; pelo acúmulo de nutrientes remineralizados dentro dos tapetes algáceos e provavelmente também por elevadas taxas de advecção de nutrientes na coluna d'água, durante condições de maré vazante e enchente. A elevada cobertura e biomassa das macroalgas no platô recifal se deve também a uma baixa pressão de herbivoria nesse ambiente recifal raso e desprovido de refúgios.

#### 5.3.1 Introdução

Os atóis são considerados sistemas recifais que sustentam alta produtividade primária bruta, apesar de banhados por correntes oceânicas tropicais oligotróficas (Stoddart 1969). A

geomorfologia e as condições hidrodinâmicas fechadas desses sistemas recifais favorecem a retenção de nutrientes sob forma de biomassa e no sedimento, garantindo tanto uma eficiente reciclagem entre os animais e plantas, quanto um eficiente transporte de nutrientes e matéria orgânica entre os diferentes habitats e zonas recifais (Kinsey 1985; Atkinson 1987; Hatcher 1990, 1997). A morfologia recifal dos atóis, com seus multizonados platôs recifais e lagunas com longo tempo de retenção da água, garantem que a maior parte da matéria orgânica produzida no sistema seja reciclada internamente, havendo necessidade de muito pouca entrada de nutrientes novos do oceano para sustentar a produtividade bruta do sistema recifal (Hatcher 1990, 1997).

As algas bentônicas são consideradas componentes essenciais para a produtividade dos sistemas recifais (Odum e Odum 1955; Littler et al. 1987; Hatcher 1990; Berner 1990). Entre os grupos morfo-funcionais de algas encontrados nos recifes, as pequenas algas formadoras de tufos e as algas calcárias constituem as principais contribuintes para a produtividade primária de sistemas recifais saudáveis (Littler e Littler 1984; Hatcher 1988; Adey 1998). A baixa concentração de nutrientes encontrada em ambientes recifais não impactados, principalmente nitrogênio e fósforo, é considerada um fator limitante para o crescimento e acúmulo de biomassa desses produtores primários (Littler e Littler 1985; Schaffelke e Klump 1997; Lapointe 1997, 1999; Lapointe et al. 1987, 1997, 2004; Littler et al. 2006). Por outro lado, McCook (1999) ressalta que não é a concentração de nutrientes que é crítica para o crescimento, mas sim o suprimento e a taxa de absorção, onde a concentração é apenas um dos aspectos. Assim, as algas podem atingir altas taxas de crescimento, mesmo em áreas com pequenas concentrações de nutrientes, se o suprimento advectivo e a turbulência de mistura ao redor das camadas adjacentes forem suficientes (Atkinson e Bilger 1992; Bilger e Atkinson 1995; Larned e Atkinson 1997; Larned 1998). Ainda, além dos nutrientes disponíveis na coluna d'água, as algas bentônicas podem ter acesso a fontes de nutrientes derivados do sedimento. A remineralização da matéria orgânica nos sedimentos das diversas cavidades e interstícios da estrutura recifal, bem como no espaço interno de densos tapetes algáceos, tem sido identificado como uma potencial fonte de nutrientes para as comunidades bênticas recifais (Lapointe e Connel 1989; Krause-Jensen et al 1996; Larned 1998; Stimson e Larned 2000).

A razão com que o nitrogênio e o fósforo são incorporados às comunidades bênticas recifais é geralmente proporcional à disponibilidade de nutrientes e sua taxa de absorção (Bilger e Atkinson 1995). O conteúdo de nitrogênio e fósforo e a razão N:P no tecido das algas são considerados excelentes indicadores do suprimento de nutrientes, já que ao integrar



a absorção de nutrientes ao longo do tempo, promove uma medida direta da disponibilidade desses elementos no sistema recifal (Lapointe et al. 1992a; McCook 1999; Fong et al 2001; Littler e Littler 2007).

A comunidade bêntica do Atol das Rocas é claramente dominada por macroalgas, o que não é comum em sistemas teoricamente oligotróficos como este (Lapointe et al. 1992b; Lapointe 1997). Como descrito no Capítulo 2, o platô recifal é dominado pelas algas vermelhas formadoras de tufos *Digenea simplex* e *Gelidiella acerosa*, juntamente com a coralinácea incrustante *Hydrolithon pachydermum* e a alga verde crostosa *Dictyosphaeria ocellata*.

No sentido de avaliar os processos naturais que sustentam as altas coberturas de macroalgas observadas nesse sistema recifal, este capítulo tem como objetivos: (1) determinar a disponibilidade de nutrientes para a produção primária ao longo do sistema recifal (2) determinar as taxas de produtividade primária das principais espécies de macroalgas presentes no platô recifal e (3) inferir acerca dos processos que sustentam a produtividade das macroalgas no platô recifal.

### **5.3.2 Material e métodos**

#### **5.3.2.1 Amostragem da água para análise dos nutrientes**

Amostras de água para análise de nutrientes inorgânicos ( $\text{PO}_4$ ,  $\text{NH}_4$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{NO}_3$ ) foram coletadas na superfície da coluna d'água (Figura 17A) com recipientes plásticos de 5l, previamente enxaguados, em diferentes estações ao longo do sistema recifal (Figura 18, estações A1-A6) e ao longo de uma transeção na Baía da Lama (Figura 18, estações B1-B5). As amostragens foram realizadas em quatro campanhas de campo, sendo duas no verão (Dezembro/2000 e Dezembro/2003) e duas no inverno (Junho/2001 e Junho/2002). Cada amostragem foi repetida duas vezes em maré de sizígia e duas em maré de quadratura, sendo sempre realizadas durante um período de até duas horas após o pico da maré alta. Medidas de temperatura, salinidade, pH e  $\text{O}_2$  dissolvido (OD) foram realizadas com instrumentos portáteis de medição (tipo WTW 50). Medidas de profundidade foram realizadas com auxílio de uma trena e medidas de velocidade de corrente foram aferidas por meio de um correntômetro mecânico General Oceanics, modelo 2030R.

Amostragens da água aprisionada no interior dos tapetes algáceos foram coletadas em duas campanhas de campo (Junho/2002 e Dezembro/2003) com seringas de 150ml, previamente enxaguadas (Figura 17B). As amostragens foram realizadas sempre em períodos de maré baixa em diferentes estações ao longo do platô recifal (Figura 18, estações C1-C5).

Todas as amostras de água foram previamente filtradas em filtros Whatman GF/F 0,47 $\mu$ m para separação da matéria particulada (Seston). Sub-amostras de 150ml foram armazenadas em recipientes Nalgene, previamente esterilizados (10% HCl) e enxaguados, fixadas com aproximadamente 1ml de CHCl<sub>3</sub>, mantidas sob refrigeração e transportadas em gelo seco até as análises no laboratório. As concentrações dos nutrientes inorgânicos foram determinadas por espectrofotometria de acordo com Grasshoff et al. (1983).



Figura 17: Amostragem de água na coluna d'água (A) e nos tapetes algáceos (B)

#### 5.3.2.2 Amostragem das macroalgas para análise de nutrientes nos tecidos

Amostras das principais espécies de macroalgas não calcárias foram coletadas simultaneamente à coleta de água nos tapetes algáceos, para determinação dos conteúdos de nitrogênio e fósforo nos respectivos tecidos. As amostragens foram repetidas duas vezes em cada campanha de campo. *Gelidiella acerosa* foi coletada na estação C5, *Digenea simplex* foi coletada nas estações C2 e C4, e *Dictyosphaeria ocellata*, embora não sendo uma espécie formadora de tufos, foi coletada nas estações C1 e C2, onde ocorreu associada aos tapetes de *D. simplex*. Os espécimes coletados foram previamente limpos de sedimentos calcários e

organismos epifíticos, lavados com água destilada, armazenados individualmente em sacos plásticos Zip-loc e congelados até as análises no laboratório. Para as análises as amostras foram secas a peso constante e maceradas até chegarem à consistência de um pó bem fino. Sub-amostras previamente pesadas foram utilizadas para determinação do conteúdo de nitrogênio e fósforo pelo método de digestão alcalina com ácido bórico e persulfato de potássio e posterior análise por espectrofotometria, de acordo com Grasshoff et al. (1983). O conteúdo de nitrogênio e fósforo foi também determinado em três amostras de guano das aves marinhas coletadas na Ilha do Farol, seguindo-se a mesma metodologia utilizada para as macroalgas.

Os dados ambientais foram logaritimizados pela transformação  $\log(x+1)$  para aproximação da normalidade e as diferenças sazonais, espaciais e entre as amplitudes de maré foram avaliadas por ordenação usando-se a Análise de Componentes Principais (PCA). As análises foram realizadas separadamente para os nutrientes ( $\text{PO}_4$ ,  $\text{NH}_4$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{NO}_2$ , NID e razão N:P) e para as variáveis físico-químicas (temperatura, salinidade, pH e OD). O “software” adotado foi o PRIMER 6.0<sup>®</sup> (Primer-E).

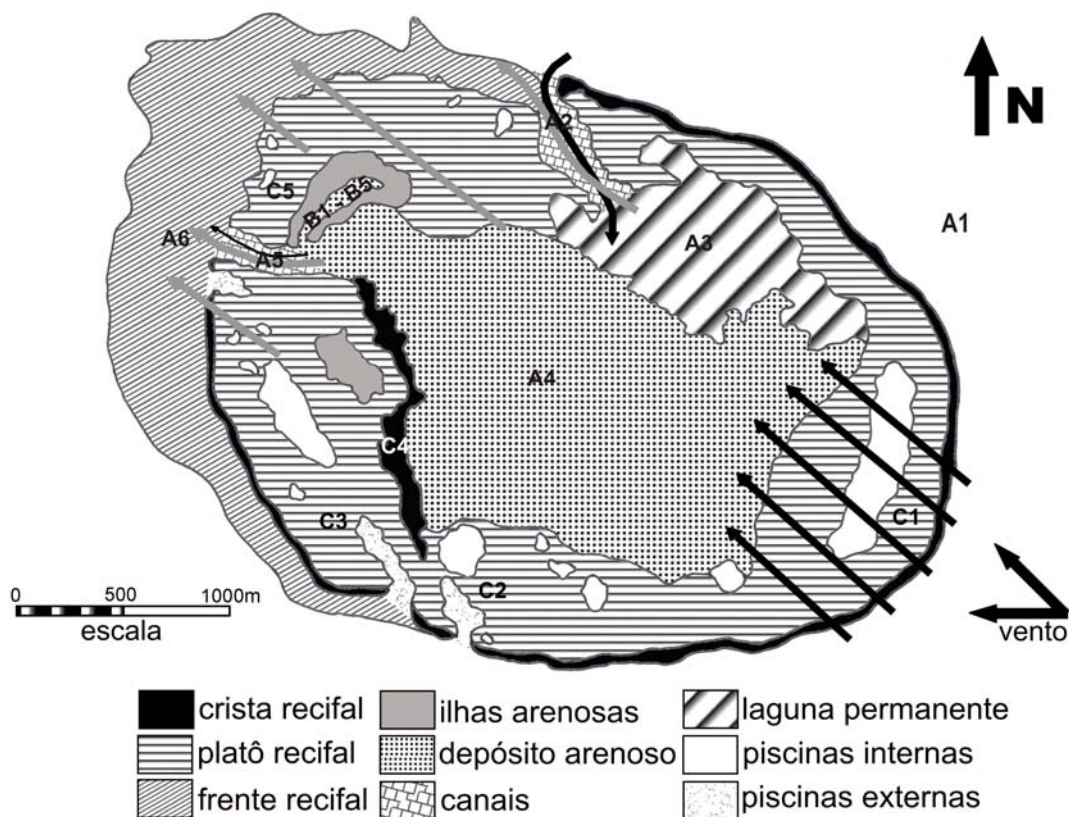


Figura 18: Área de estudo mostrando as estações de coleta de água ao longo do sistema recifal (A1-A6), na Baía da Lama (B1-B5) e nos tapetes algáceos (C1-C5) e; o padrão de circulação interna da corrente: setas pretas = maré enchente; setas cinza = maré vazante. Coordenadas geográficas das estações A1-A6 e B1-B5 no Anexo III.

### 5.3.2.3 Experimentos de produtividade

A produtividade primária das principais espécies de macroalgas foi determinada por incubações *in situ* em frascos de DBO de 300ml (Figura 19). Os experimentos foram conduzidos ao longo de quatro campanhas de campos, em meses de inverno (Junho/2000, Junho/2001 e Junho/2002) e verão (Dezembro/2000). Para as incubações foram utilizadas porções de aproximadamente 1g de peso úmido de cada espécime de macroalga, previamente limpas de epífitas e fauna acompanhante. As porções de macroalgas foram então transferidas para frascos de DBO, previamente esterilizados (10% HCl) e enxaguados. Frascos cobertos com papel de alumínio foram utilizados para medição das taxas de respiração. Frascos sem macroalga foram utilizados para ajustar os resultados ao metabolismo do fitoplâncton e das bactérias presentes na água do mar. Nos experimentos de Junho/2002, cinco diferentes níveis de irradiação luminosa (aproximadamente 100%, 75%, 50%, 25% e escuro) foram obtidos utilizando-se camadas de telas plásticas como filtros naturais da intensidade de luz. Em todos os experimentos pelo menos três repetições foram utilizadas para cada tratamento. Todos os experimentos foram iniciados entre 10h00min e 11h00min e tiveram entre uma a uma hora e meia de duração. A temperatura da água durante os experimentos foi de  $29^{\circ}\text{C} \pm 1,5^{\circ}\text{C}$ . As taxas de produtividade primária e respiração foram determinadas medindo-se as trocas de  $\text{O}_2$  dissolvido durante o período de cada experimento através do método de Winkler (apud Grasshoff et al. 1983). Os resultados foram convertidos para  $\text{mg C g peso seco}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , assumindo-se um quociente fotossintético de 1,2 e um quociente de respiração de 1,0 (Strickland e Parsons 1972).

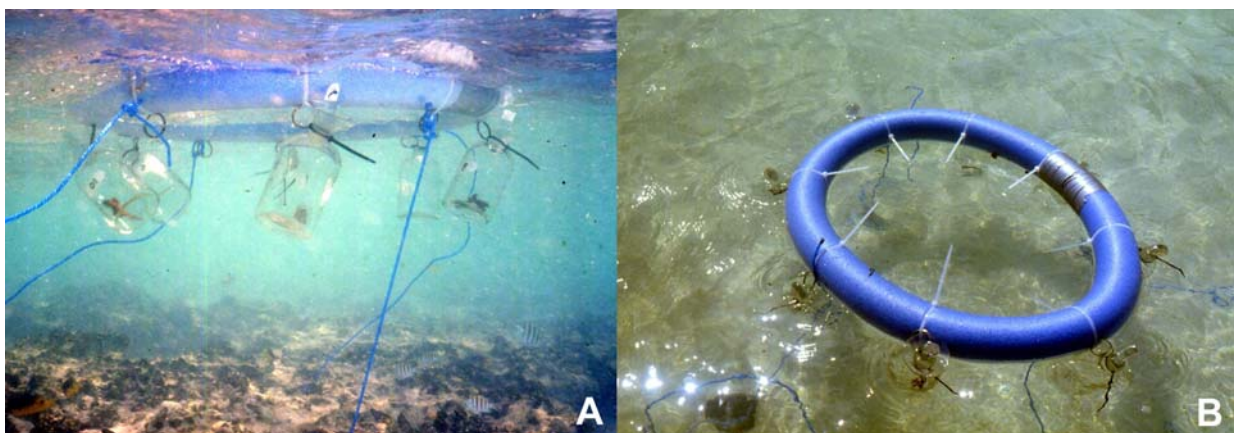


Figura 19: Experimentos de produtividade. Visão submersa (A); Visão da superfície (B)

A irradiância solar (PAR) foi medida com um sensor Li-Cor quantum (modelo Li-185) ao longo dos dias de realização dos experimentos, em intervalos de uma hora, desde o nascer do sol (por volta das 6h:00min) até o por do sol (por volta das 18h:00min). Os resultados foram plotados em relação à hora do dia e um polinômio de segunda ordem foi adaptado pelo método dos quadrados mínimos, para obtenção da curva Irradiância x Hora. O “software” adotado foi o Microsoft Office Excel 2003<sup>®</sup>.

Os resultados de produtividade dos experimentos de Junho/2002 foram plotados em relação à irradiância solar e um polinômio de segunda ordem foi adaptado pelo método dos quadrados mínimos, para obtenção das curvas Produtividade x Irradiância (PxI). O “software” adotado foi o Microsoft Office Excel 2003<sup>®</sup>. O ponto de saturação luminosa da fotossíntese ( $I_K$ ) foi obtido para cada espécie de macroalga determinando-se a interseção de uma linha desenhada em paralelo ao eixo das abscissas no ponto de fotossíntese máxima ( $P_{MAX}$ ), com uma linha desenhada adjacente ao declive da curva do polinômio de segunda ordem. O ponto ótimo de intensidade luminosa ( $I_{OPT}$ ) foi considerado aquele correspondente a  $P_{MAX}$  no eixo das abscissas. O ponto de compensação da irradiância ( $I_C$ ) foi determinado pela intercessão da curva do polinômio de segunda ordem com o eixo das abscissas.

### 5.3.3 Resultados

#### 5.3.3.1 Parâmetros físico-químicos

Os valores médios ( $\pm$  DP) da temperatura (T), salinidade (S), pH, OD, Seston profundidade (P) e velocidade de corrente (C) foram calculados para as quatro campanhas de campo, durante as marés de sizígia e quadratura e são apresentados nas Tabelas 6 e 7. Os valores de temperatura, salinidade e pH foram similares entre todas as estações ao longo do sistema recifal, no entanto, as concentrações de OD foram um pouco mais elevadas nas estações internas ao recife, em relação à fonte oceânica. Na Baía da Lama todos os parâmetros físico-químicos apresentaram valores mais elevados do que ao longo do sistema recifal, particularmente as concentrações de OD. Os valores de Seston foram baixos em todas as estações, indicando um baixo regime de turbidez no sistema recifal e a ausência de significativos processos de ressuspensão gerados pelas marés.

Tabela 5: Valores médios ( $\pm$  DP) dos parâmetros físico-químicos ao longo do sistema recifal

<b>Estações</b>	<b>A1</b> frente-recifal barlavento	<b>A2</b> Barreta Grande	<b>A3</b> laguna	<b>A4</b> depósito arenoso	<b>A5</b> Barretinha	<b>A6</b> frente-recifal sotavento
<b>T</b> (°C)	28,0 $\pm$ 0,7 <i>n</i> =16	27,6 $\pm$ 0,7 <i>n</i> =16	27,8 $\pm$ 0,8 <i>n</i> =16	27,6 $\pm$ 1,2 <i>n</i> =16	28,5 $\pm$ 1,6 <i>n</i> =16	27,8 $\pm$ 0,6 <i>n</i> =16
<b>S</b>	36,0 $\pm$ 0,6 <i>n</i> =14	36,2 $\pm$ 1,0 <i>n</i> =14	36,1 $\pm$ 1,1 <i>n</i> =14	36,5 $\pm$ 1,2 <i>n</i> =14	36,3 $\pm$ 1,1 <i>n</i> =14	36,4 $\pm$ 1,1 <i>n</i> =14
<b>pH</b>	8,1 $\pm$ 0,4 <i>n</i> =16	8,0 $\pm$ 0,5 <i>n</i> =16	8,1 $\pm$ 0,3 <i>n</i> =16	7,9 $\pm$ 0,5 <i>n</i> =16	8,2 $\pm$ 0,5 <i>n</i> =16	8,1 $\pm$ 0,5 <i>n</i> =16
<b>OD</b> (mg L <sup>-1</sup> ) % sat.	7,0 $\pm$ 0,8 110 <i>n</i> =16	7,4 $\pm$ 1,1 115 <i>n</i> =16	7,4 $\pm$ 1,2 116 <i>n</i> =16	7,6 $\pm$ 1,8 118 <i>n</i> =16	7,9 $\pm$ 1,3 126 <i>n</i> =16	7,6 $\pm$ 1,5 120 <i>n</i> =16
<b>Seston</b> (mg L <sup>-1</sup> )	4,4 $\pm$ 1,6 <i>n</i> =8	3,9 $\pm$ 3,2 <i>n</i> =6	4,3 $\pm$ 2,6 <i>n</i> =8	4,1 $\pm$ 3,7 <i>n</i> =8	4,3 $\pm$ 3,4 <i>n</i> =10	4,0 $\pm$ 3,5 <i>n</i> =8
<b>P</b> (m)	~15	9,3 $\pm$ 1,4 <i>n</i> =16	3,0 $\pm$ 0,5 <i>n</i> =16	1,1 $\pm$ 0,2 <i>n</i> =16	0,8 $\pm$ 0, <i>n</i> =16	6,7 $\pm$ 0,8 <i>n</i> =16
<b>C</b> (cm s <sup>-1</sup> )	-	75,5 $\pm$ 25,1 <i>n</i> =16	19,4 $\pm$ 2,5 <i>n</i> =14	19,0 $\pm$ 1,4 <i>n</i> =12	50,3 $\pm$ 23,1 <i>n</i> =16	24,5 $\pm$ 9,3 <i>n</i> =12

Tabela 6: Valores médios ( $\pm$  DP) dos parâmetros físico-químicos na Baía da Lama.

<b>Estações</b>	<b>B1</b> superior	<b>B2-B3</b> médio	<b>B4-B5</b> inferior
<b>T</b> (°C)	28,8 $\pm$ 1,8 <i>n</i> =8	29,6 $\pm$ 2,0 <i>n</i> =16	30,4 $\pm$ 2,6 <i>n</i> =16
<b>S</b>	37,3 $\pm$ 1,0 <i>n</i> =8	37,1 $\pm$ 1,0 <i>n</i> =16	38,1 $\pm$ 1,6 <i>n</i> =16
<b>pH</b>	8,1 $\pm$ 0,5 <i>n</i> =8	8,2 $\pm$ 0,5 <i>n</i> =16	8,4 $\pm$ 0,7 <i>n</i> =16
<b>OD</b> (mg L <sup>-1</sup> ) % sat.	8,4 $\pm$ 1,9 134 <i>n</i> =8	8,6 $\pm$ 1,5 139 <i>n</i> =16	8,3 $\pm$ 1,2 137 <i>n</i> =16
<b>Seston</b> (mg L <sup>-1</sup> )	1,5 $\pm$ 0,5 <i>n</i> =4	3,8 $\pm$ 4,0 <i>n</i> =8	8,8 $\pm$ 8,4 <i>n</i> =8
<b>P</b> (m)	0,7 $\pm$ 0,2 <i>n</i> =8	0,4 $\pm$ 0,1 <i>n</i> =16	0,3 $\pm$ 0,2 <i>n</i> =16

A análise de PCA mostrou variações na concentração de OD em função da amplitude da maré, tanto ao longo do sistema recifal, quanto na Baía da Lama, com valores



relativamente mais altos na maré de quadratura (Figura 20-I, Tabela 8). Ao longo do sistema recifal as concentrações de OD estiveram entre 6,5-10,0 na maré de quadratura e 5,3-8,8 na maré de sizígia, enquanto que na Baía da Lama entre 8,2-10,1 na maré quadratura e 5,9-9,5 na maré de sizígia. Variações sazonais foram apontadas para o pH e temperatura, principalmente na Baía da Lama, com valores relativamente mais altos nos meses de verão (Figura 20-II, Tabela 8). Neste compartimento os valores de pH estiveram entre 8,1-9,1 no verão e 7,4- 8,1 no inverno, enquanto que a temperatura variou entre 27,5-33°C no verão e 26-30°C no inverno. Ao longo do sistema recifal esses parâmetros apresentaram variações menores ficando o pH entre 7,4-8,9 no verão e 7,1-8,4 no inverno e a temperatura entre 26-30,7°C no verão e 27- 30,3°C no inverno.

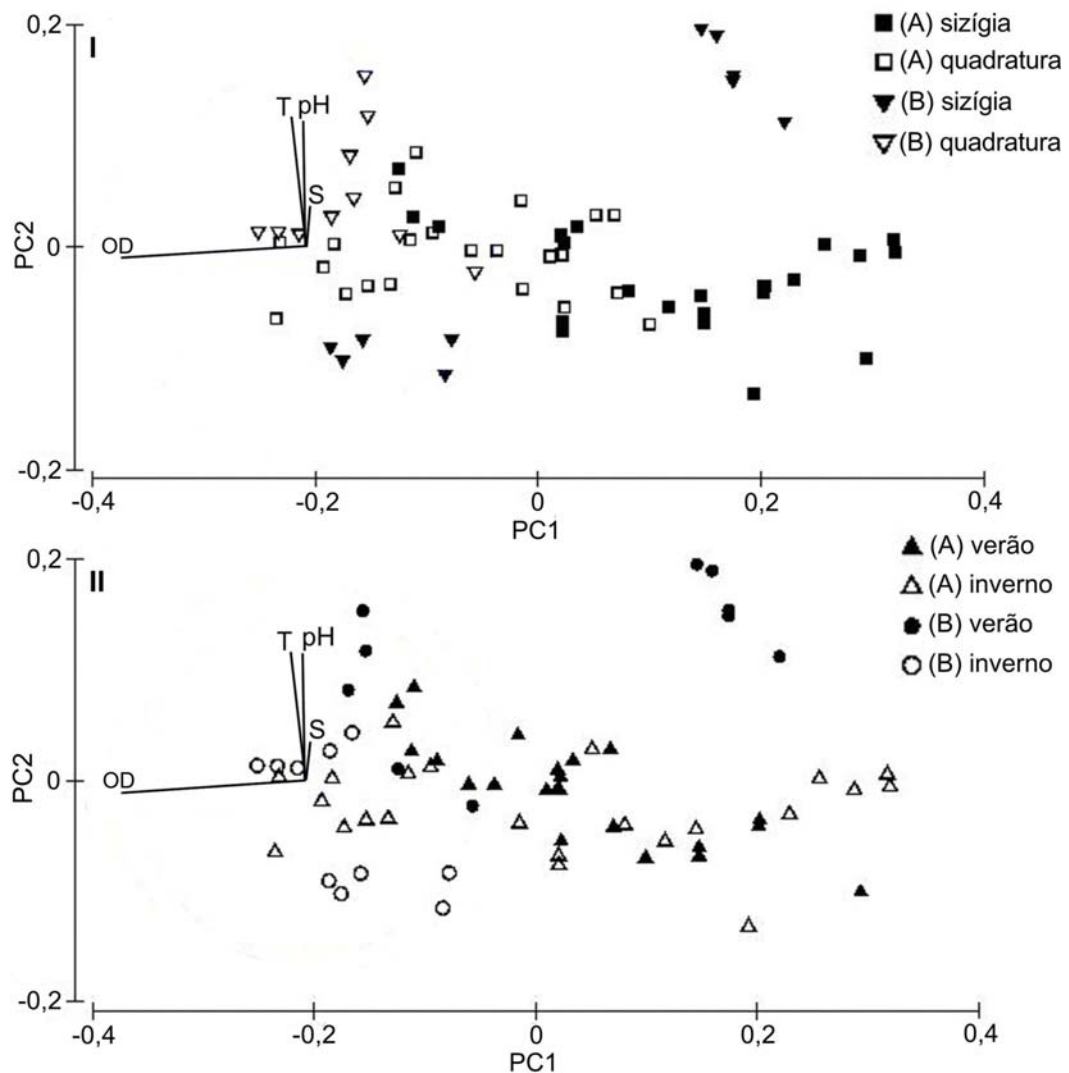


Figura 20: Gráfico da PCA dos parâmetros físico químico (temperatura - T, oxigênio dissolvido - OD, pH) nas estações da coluna d'água. (A) ao longo do sistema recifal e (B) Baía da Lama. I = variações entre marés de sizígia e quadratura; II = variações entre verão e inverno.

Tabela 7: Valores dos coeficientes na combinação linear das variáveis que compõe os eixos da PCA dos parâmetros físico químicos nas estações da coluna d'água e porcentagem da variação explicada por cada eixo.

variáveis	PC1	PC2	PC3	PC4
pH	-0,017	0,685	0,669	0,288
O <sub>2</sub>	-0,997	-0,063	0,049	0,021
T	-0,079	0,693	-0,716	-0,012
S	0,016	0,216	0,192	0,957
<b>% variação</b>	79,3	14,8	3,6	2,2
<b>% cumulativa</b>	79,3	94,1	97,8	100,0

### 5.3.3.2 Dinâmica dos nutrientes

#### *Coluna d'água*

Os valores médios de concentração de nutrientes nas diferentes estações ao longo do sistema recifal variaram entre 0,15 a 0,38 $\mu$ M para NH<sub>4</sub>, 0,27 a 1,02 $\mu$ M para NO<sub>3</sub>, 0,49 a 1,48 $\mu$ M para NID (NH<sub>4</sub>+ NO<sub>3</sub>+NO<sub>2</sub>) e 0,12 a 0,16  $\mu$ M para PO<sub>4</sub> (Tabela 9). Os resultados apontam um relativo aumento na concentração dos nutrientes inorgânicos, principalmente nitrogênio, ao longo do sistema recifal (Figura 21). Na Baía da Lama esses valores foram um pouco mais elevados, com NH<sub>4</sub> variando entre 0,38 a 1,06 $\mu$ M, NO<sub>3</sub> entre 0,35 a 0,70 $\mu$ M, NID entre 0,80 to 1,81 $\mu$ M e PO<sub>4</sub> entre 0,12 a 0,22 $\mu$ M (Tabela 9). A análise de PCA revelou que os nutrientes, tanto ao longo do sistema recifal, quanto na Baía da Lama, não apresentaram padrões de variabilidade sazonal, nem em função da amplitude da maré (Figura 22). Os resultados da PCA indicaram um agrupamento das estações da Baía da Lama (B1-B5) com as estações A3 (laguna), A5 (canal da Barretinha) e A6 (frente recifal), em função de concentrações relativamente mais elevadas de NID, NH<sub>4</sub> e NO<sub>3</sub> e também maiores valores da razão NID: PID (Figura 23-I, Tabela 10). Picos na concentração de alguns nutrientes foram observados na estação A5, aonde NO<sub>3</sub> chegou a 2,63 $\mu$ M e nas estações B3 e B4 com valores de NH<sub>4</sub> chegando respectivamente a 1,21 $\mu$ M e 1,39 $\mu$ M (Tabela 9). Na maioria das estações analisadas as razões NID: PID estiveram sempre abaixo da “razão de Redfield”, indicando uma maior disponibilidade de fósforo para produtividade primária em relação ao nitrogênio. As únicas exceções foram a estação A5 e as estações B2, B4 e B5 (Tabela 9).



Tabela 8: Média ( $\pm$  DP) e faixa de variação (Min.-Max.) das concentrações de nutrientes ( $\mu$ M) nas estações ao longo do sistema recifal, Baía da Lama e tapetes algáceos. ND = não detectado.

Habitat	Estações	(n)	NH <sub>4</sub>	NO <sub>3</sub>	PO <sub>4</sub>	NID	NID:PID	
<i>Ao longo do sistema recifal</i>	Frente recifal barlavento	A1	16	0.15 $\pm$ 0.19 (ND - 0.44)	0.27 $\pm$ 0.10 (0.16-0.43)	0.12 $\pm$ 0.04 (0.05-0.19)	0.49 $\pm$ 0.20 (0.22-0.83)	5.15 $\pm$ 3.31 (1.15-9.52)
	Barretão	A2	16	0.25 $\pm$ 0.25 (ND - 0.72)	0.34 $\pm$ 0.19 (ND - 0.61)	0.12 $\pm$ 0.05 (0.07-0.23)	0.65 $\pm$ 0.26 (0.10-0.97)	5.84 $\pm$ 2.85 (1.39-10.18)
	Laguna	A3	16	0.29 $\pm$ 0.35 (ND - 1.00)	0.50 $\pm$ 0.20 (0.24-0.79)	0.12 $\pm$ 0.03 (0.07-0.18)	0.85 $\pm$ 0.40 (0.34-1.45)	7.50 $\pm$ 4.09 (3.26-13.69)
	Depósito arenoso	A4	16	0.24 $\pm$ 0.16 (ND - 0.40)	0.21 $\pm$ 0.17 (ND -0.47)	0.12 $\pm$ 0.04 (0.06-0.19)	0.50 $\pm$ 0.23 (0.09-0.81)	5.23 $\pm$ 3.88 (0.93-11.37)
	Barretinha	A5	16	0.38 $\pm$ 0.29 (0.04-0.83)	1.02 $\pm$ 1.06 (0.14-3.04)	0.16 $\pm$ 0.09 (0.09-0.33)	1.48 $\pm$ 1.02 (0.40-3.16)	11.17 $\pm$ 10.17 (3.65-32.11)
	Frente recifal sotavento	A6	16	0.24 $\pm$ 0.20 (ND - 0.55)	0.70 $\pm$ 0.24 (0.39-1.17)	0.12 $\pm$ 0.04 (0.04-0.18)	1.02 $\pm$ 0.40 (0.60-1.84)	8.93 $\pm$ 2.74 (6.18-14.97)
<b>Média</b>			<b>0.26<math>\pm</math>0.20</b>	<b>0.52<math>\pm</math>0.50</b>	<b>0.13<math>\pm</math>0.04</b>	<b>0.85<math>\pm</math>0.55</b>	<b>7.40<math>\pm</math>3.90</b>	
<i>Baía da Lama</i>	Porção superior	B1	8	0.38 $\pm$ 0.32 (ND - 0.76)	0.35 $\pm$ 0.27 (0.10-0.71)	0.13 $\pm$ 0.03 (0.10-0.17)	0.80 $\pm$ 0.54 (0.15-1.27)	6.94 $\pm$ 5.56 (0.85-12.82)
	Porção média	B2	8	0.68 $\pm$ 0.50 (0.25-1.40)	0.53 $\pm$ 0.22 (0.29-0.75)	0.12 $\pm$ 0.08 (0.07-0.23)	1.28 $\pm$ 0.51 (0.60-1.85)	13.40 $\pm$ 9.42 (5.83-27.04)
	Porção média	B3	8	1.00 $\pm$ 0.45 (0.49-1.56)	0.70 $\pm$ 0.32 (0.42-1.16)	0.22 $\pm$ 0.08 (0.14-0.30)	1.77 $\pm$ 0.72 (1.12-2.81)	8.63 $\pm$ 3.19 (3.94-10.92)
	Porção inferior	B4	8	1.06 $\pm$ 0.40 (0.66-1.54)	0.63 $\pm$ 0.27 (0.36-0.98)	0.15 $\pm$ 0.08 (0.07-0.23)	1.81 $\pm$ 0.66 (1.22-2.44)	14.57 $\pm$ 8.01 (5.98-24.29)
	Porção inferior	B5	8	0.71 $\pm$ 0.44 (0.32-1.33)	0.67 $\pm$ 0.22 (0.38-0.91)	0.19 $\pm$ 0.18 (0.08-0.46)	1.51 $\pm$ 0.56 (1.12-2.34)	13.02 $\pm$ 8.40 (2.87-23.36)
<b>Média</b>			<b>0.77<math>\pm</math>0.33</b>	<b>0.58<math>\pm</math>0.22</b>	<b>0.16<math>\pm</math>0.06</b>	<b>1.43<math>\pm</math>0.54</b>	<b>11.31<math>\pm</math>4.09</b>	
<i>Tapetes algáceos</i>	Platô recifal leste	C1	1	1.83	1.19	0.38	3.25	8.59
	Platô recifal sul	C2	2	2.60 $\pm$ 1.44 (1.58-3.62)	3.06 $\pm$ 0.20 (2.92-3.20)	0.80 $\pm$ 0.52 (0.44-1.17)	5.92 $\pm$ 1.42 (4.92-6.92)	8.58 $\pm$ 3.79 (5.90-11.26)
	Platô recifal sul	C3	2	1.17 $\pm$ 0.10 (1.09-1.24)	2.04 $\pm$ 0.33 (1.81-2.28)	0.51 $\pm$ 0.08 (0.45-0.57)	3.39 $\pm$ 0.52 (3.02-3.75)	6.59 $\pm$ 0.06 (6.54-6.63)
	Crista interna centro	C4	2	2.80 $\pm$ 0.69 (2.32-3.28)	1.45 $\pm$ 1.63 (0.30-2.60)	0.61 $\pm$ 0.11 (0.53-0.68)	4.40 $\pm$ 0.94 (3.74-5.06)	7.24 $\pm$ 0.21 (7.09-7.39)
	Platô recifal oeste	C5	2	2.06 $\pm$ 0.03 (2.04-2.08)	2.07 $\pm$ 0.67 (1.59-2.54)	1.03 $\pm$ 0.58 (0.62-1.44)	4.31 $\pm$ 0.63 (3.86-4.75)	5.16 $\pm$ 3.50 (2.68-7.63)
<b>Média</b>			<b>2.12<math>\pm</math>0.86</b>	<b>2.05<math>\pm</math>0.92</b>	<b>0.70<math>\pm</math>0.36</b>	<b>4.36<math>\pm</math>1.20</b>	<b>7.08<math>\pm</math>2.27</b>	

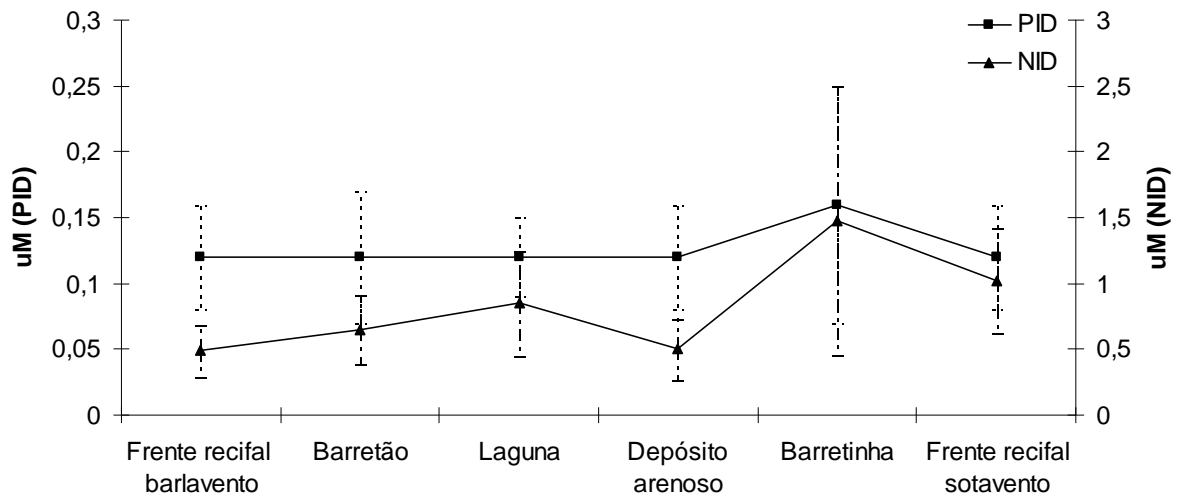


Figura 21: Variação da concentração de nitrogênio e fósforo inorgânicos dissolvidos ao longo do sistema recifal

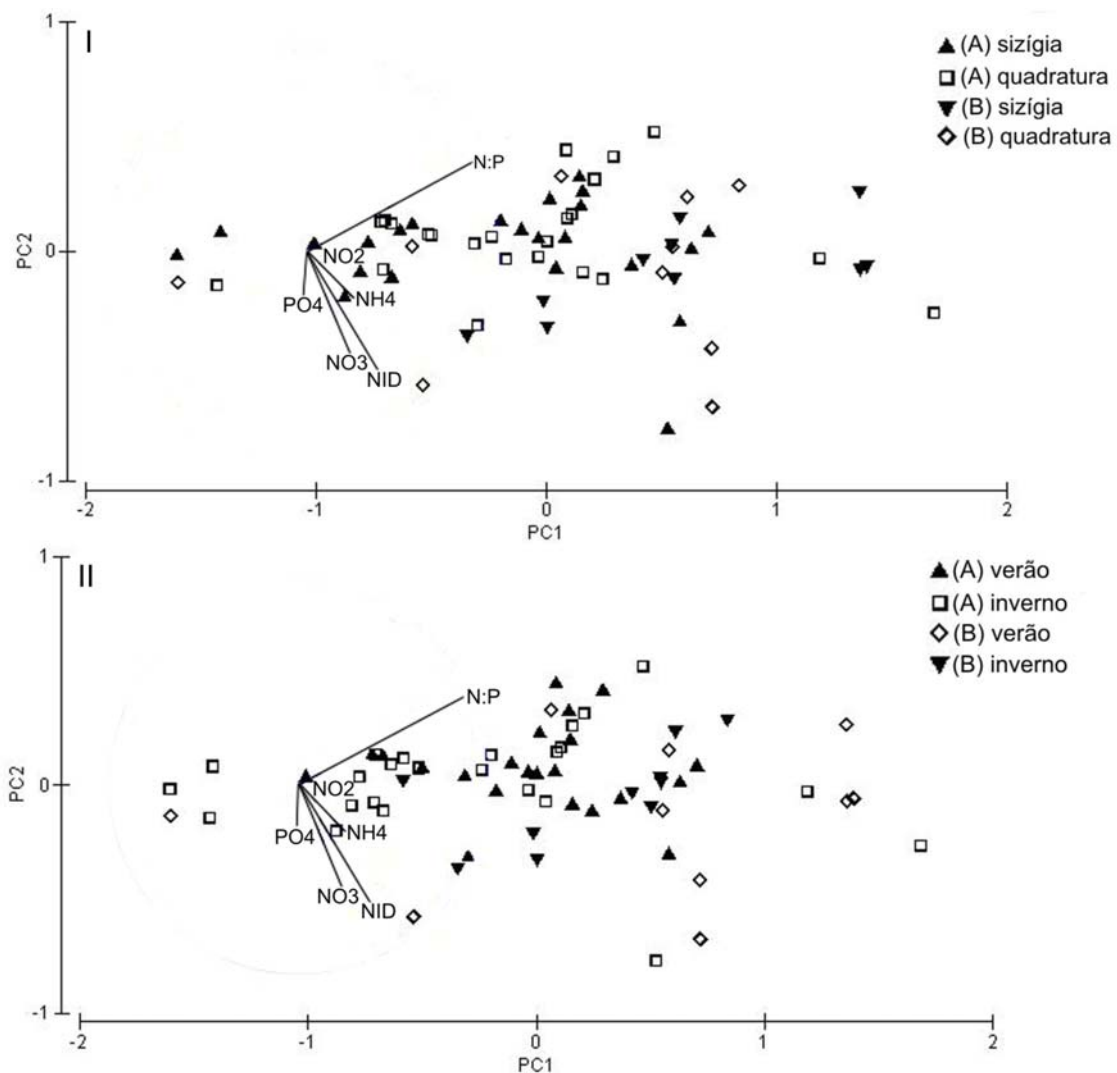


Figura 22: Gráfico da PCA dos nutrientes nas estações da coluna d'água. (A) ao longo do sistema recifal e (B) Baía da Lama. I = variações entre marés de sizígia e quadratura e II = variações entre verão e inverno.

### Tapetes algáceos

As concentrações de nutrientes nos tapetes algáceos foram as que apresentaram os valores mais elevados com valores médios nas estações variando entre 1,17 a 2,80 $\mu$ M para  $\text{NH}_4$ , entre 1,19 a 3,06 $\mu$ M para  $\text{NO}_3$ , entre 3,25 a 5,92 $\mu$ M para NID e entre 0,38 a 1,03 $\mu$ M para  $\text{PO}_4$  (Tabela 9). A análise de PCA indicou uma separação das estações dos tapetes algáceos em relação às estações ao longo do sistema recifal e da Baía da Lama (Figura 23-II, Tabela 11). Essa separação está claramente relacionada às maiores concentrações de todos os nutrientes encontradas nas estações dos tapetes algáceos. Nessas estações as razões NID:PID estiverem sempre abaixo da “razão de Redfield” (Tabela 9).

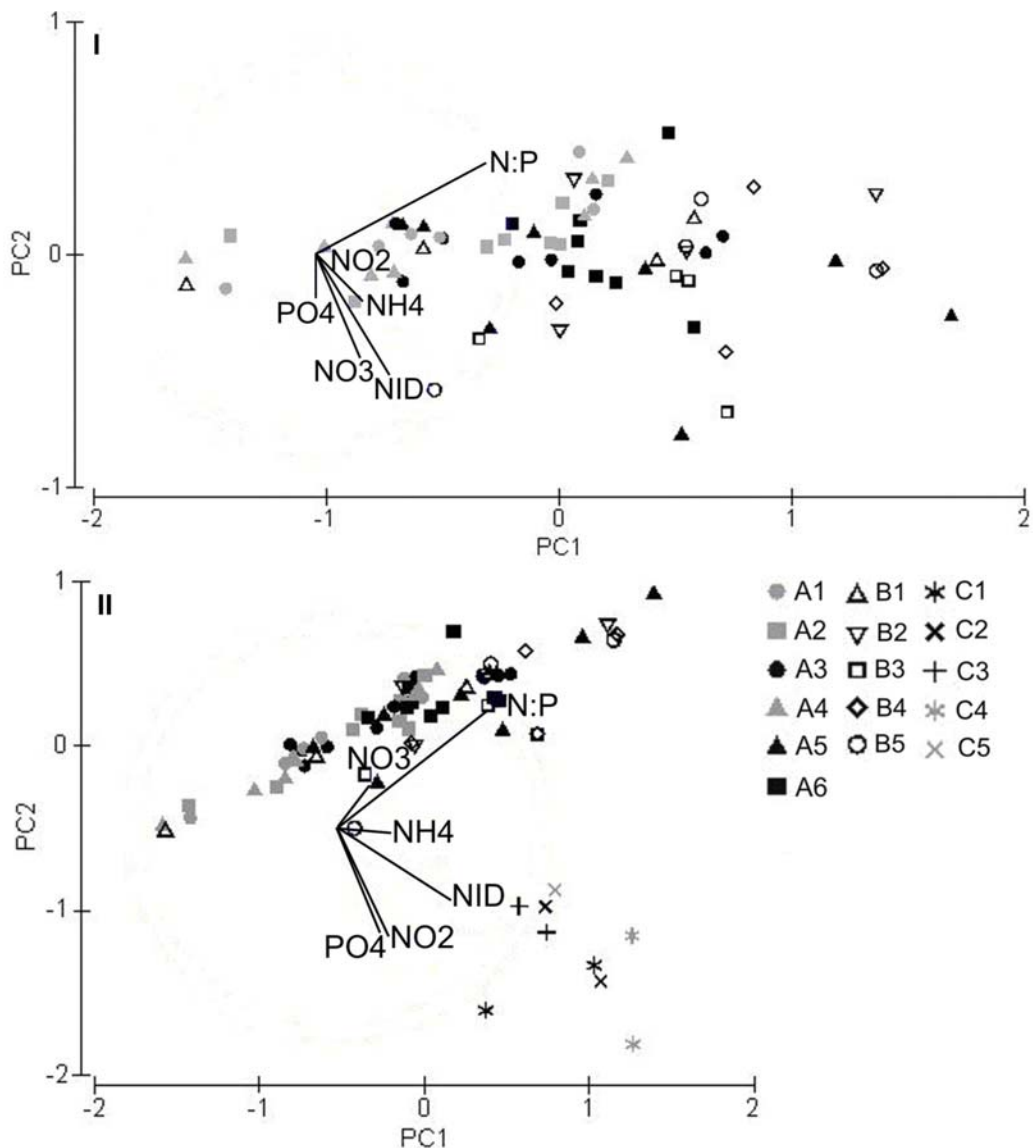


Figura 23: Gráfico da PCA dos nutrientes nas estações da coluna d'água. (A) ao longo do sistema recifal, (B) Baía da Lama, e (C) tapetes algáceos. I = variação entre as estações A e B e II = variação entre as estações A, B e C.

Tabela 9: Valores dos coeficientes na combinação linear das variáveis que compõe os eixos da PCA dos nutrientes nas estações da coluna d'água e porcentagem da variação explicada por cada eixo.

variáveis	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
NH <sub>4</sub>	0,243	-0,242	0,813	-0,240	0,129
NO <sub>3</sub>	0,227	-0,536	-0,566	-0,287	0,168
NO <sub>2</sub>	0,010	-0,062	0,017	0,825	0,494
PO <sub>4</sub>	-0,016	-0,222	0,033	0,381	-0,838
DIN	0,372	-0,616	0,075	0,174	-0,015
N:P	0,866	0,470	-0,111	0,065	-0,094
<b>% variação</b>	82,3	9,6	7,8	0,2	0,1
<b>% cumulativa</b>	82,3	91,9	99,7	99,9	100,0

Tabela 10: Valores dos coeficientes na combinação linear das variáveis que compõe os eixos da PCA dos nutrientes nas estações da coluna d'água e tapetes algáceos e porcentagem da variação explicada por cada eixo.

variáveis	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
NH <sub>4</sub>	0,253	-0,026	-0,385	0,822	0,015
NO <sub>3</sub>	0,148	0,204	0,838	0,174	-0,081
NO <sub>2</sub>	0,240	-0,518	-0,123	-0,292	-0,652
PO <sub>4</sub>	0,209	-0,504	0,034	-0,205	0,749
DIN	0,550	-0,351	0,287	0,223	-0,064
N:P	0,715	0,558	-0,227	-0,341	0,060
<b>% variação</b>	54,2	34,7	5,0	4,4	1,6
<b>% cumulativa</b>	54,2	88,9	93,9	98,3	99,9

A razão N:P no tecido das macroalgas não calcárias estiveram entre 9,6-22,7:1 em *Digenea simplex*, 6,5-8,3:1 em *Gelidiella acerosa* e 8,2-14,6:1 em *Dictyosphaeria ocellata*. O conteúdo de N nos tecidos variou entre 0,85-1,49% em *D. simplex*, 1,13-1,31% em *G. acerosa* e 0,91-1,07 em *D. ocellata*. O conteúdo de P variou entre 0,15-0,25%, 0,35-0,39% e 0,14-0,23% respectivamente (Tabela 12). A razão N:P no guano das aves foi de 12:1 ( $\pm 4$ ).

Tabela 11: Média ( $\pm$  DP) e faixa de variação (Min.-Max.) dos conteúdos de nutrientes nos tecidos algáceos e no guano das aves.

	(n)	%N	%P	N:P
<i>Digenea simplex</i>	4	1.12 $\pm$ 0.27 (0.85-1.49)	0.20 $\pm$ 0.05 (0.15-0.25)	14.2 $\pm$ 6.1 (9.6-22.7)
<i>Gelidiella acerosa</i>	4	1.22 $\pm$ 0.13 (1.13-1.31)	0.37 $\pm$ 0.03 (0.35-0.39)	7.4 $\pm$ 1.3 (6.5-8.3)
<i>Dictyosphaeria ocellata</i>	4	0.96 $\pm$ 0.09 (0.91-1.07)	0.18 $\pm$ 0.05 (0.14-0.23)	11.4 $\pm$ 3.2 (8.2-14.6)
<b>Média</b>		<b>1.10 <math>\pm</math> 0.12</b>	<b>0.25 <math>\pm</math> 0.10</b>	<b>11:1 <math>\pm</math> 3.4</b>
Guano das aves	3	20.86 $\pm$ 3.45 (18.42-23.29)	4.12 $\pm$ 2.05 (2.67-5.56)	12.3 $\pm$ 4.3 (9.3-15.3)

### 5.3.3.3 Produtividade primária das macroalgas

As medidas de irradiância solar ao longo do dia mostraram que os valores mais elevados ocorreram entre 11h00min e 14h00min com medidas variando entre 1400 e 1950  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Nesse período do dia, os meses de verão (Dezembro/2000 e Março/2002) foram os que apresentaram os maiores valores (1500 - 1950  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e os meses de inverno (Junho/2001 e Junho/2002) os menores (1400 - 1575  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (Figura 24).

Os valores de produtividade primária líquida ( $P_N$ ) estiveram entre 1,33 - 2,75mg C peso seco<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> para *Digenea simplex*, entre 3,03 - 5,20mg C peso seco<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> para *Gelidiella acerosa* e entre 0,58 - 1,48mg C peso seco<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> para *Dictyosphaeria ocellata*. Para *Hydrolithon pachydermum* o único experimento realizado determinou um valor de produtividade líquida de 1,85mg C peso seco<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>. Diferenças na produtividade líquida das espécies entre meses de verão e inverno não puderam ser detectadas já que a maioria dos experimentos foi realizada em meses de inverno. No entanto, no caso de *Digenea simplex*, o único experimento realizado no verão mostrou um valor de produtividade líquida relativamente menor que nos meses de inverno (Figura 25).

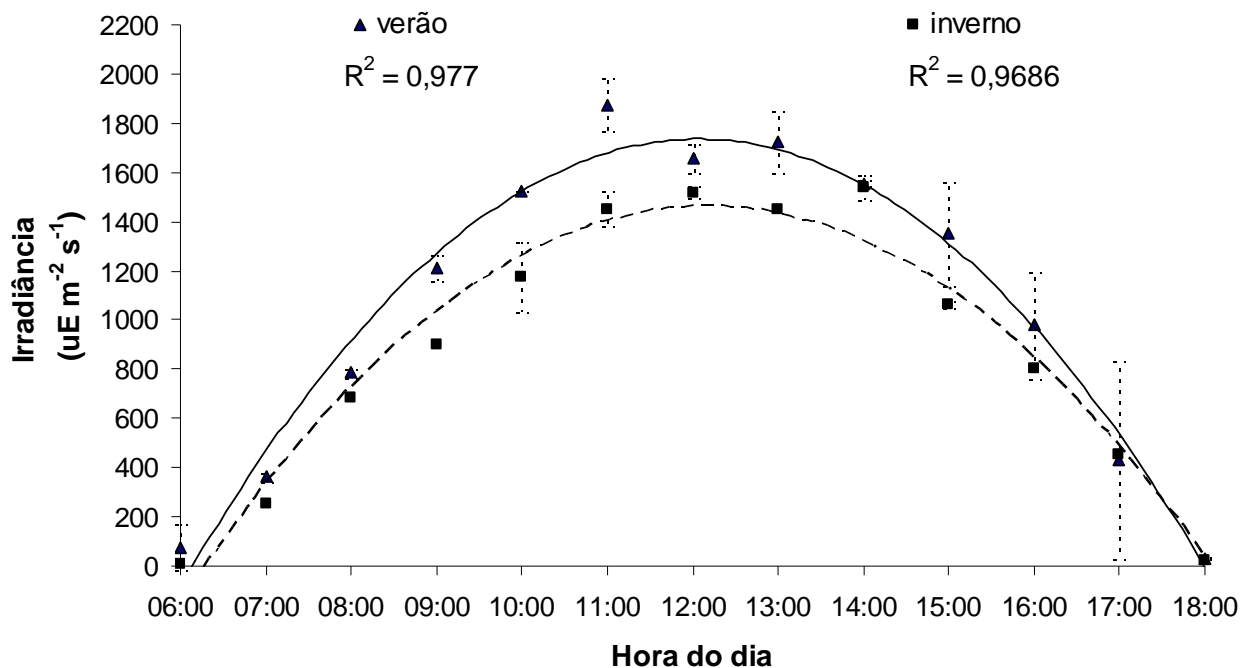


Figura 24: Irradiância solar ao longo do dia. Verão  $n=4$ ; Inverno  $n=3$ .

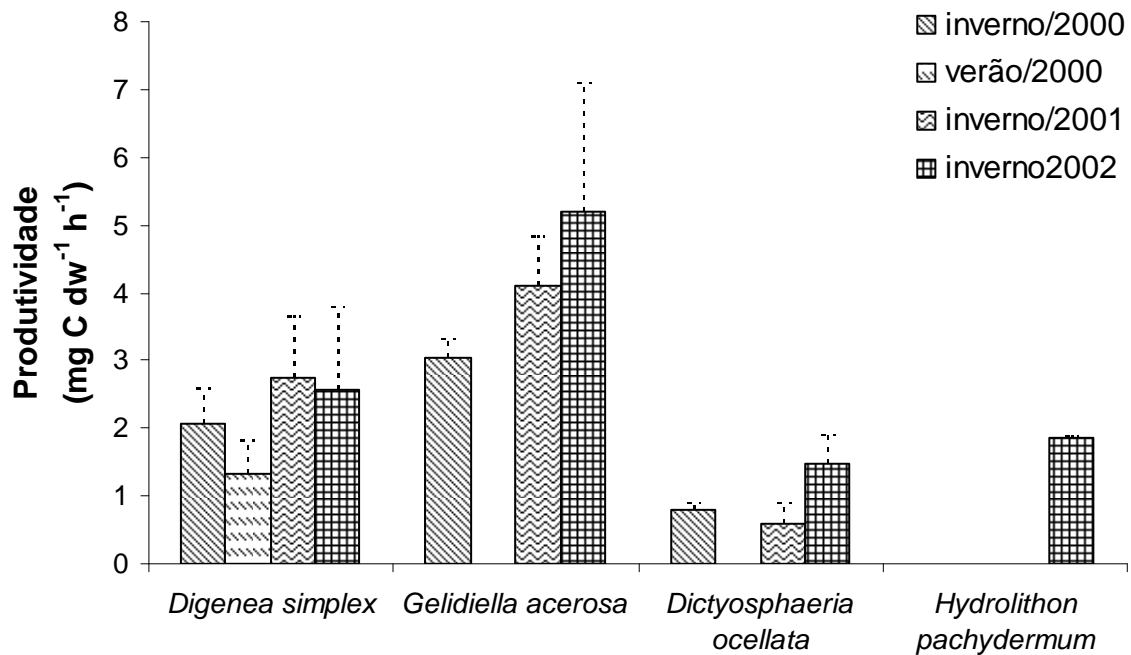


Figura 25: Produtividade líquida das principais espécies de macroalgas.

Os resultados das curvas P<sub>XI</sub> mostraram a ocorrência de fotoinibição, principalmente para as espécies *D. simplex* e *G. acerosa*, com valores relativamente mais baixos de produtividade líquida quando a irradiância solar atingiu os picos mais elevados (Figuras 26A-B). Estimativas da fotossíntese máxima (P<sub>MAX</sub>) no ponto ótimo de intensidade luminosa (I<sub>OPT</sub>) resultaram em valores de 3,1 mg C peso seco<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> em 940 μE m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> para *D. simplex* e 7,6 mg C peso seco<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> em 880 μE m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> para *G. acerosa*. Esses resultados podem explicar os baixos valores de P<sub>N</sub> obtidos para *D. simplex* em Dezembro 2000, já que durante os experimentos de produtividade nesse mês de verão a irradiância solar esteve mais intensa (1500-1800 μE m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) do que durante os meses de inverno (1200-1500 μE m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Para as espécies de algas com crescimento crostoso a ocorrência de fotoinibição não foi evidenciada e as curvas P<sub>XI</sub> apontaram valores de P<sub>MAX</sub> de 1,6 mg C peso seco<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> em 1200 μE m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> de I<sub>OPT</sub> para *D. ocellata* e de 2,1 mg C peso seco<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> em 1400 μE m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> para *H. pachydermum* (Figura 27A-B).

Convertendo as médias dos valores de produtividade primária líquida por peso específico por hora (mg C peso seco<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) para taxas diárias (mg C g peso seco<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>), pela multiplicação das taxas líquidas por hora pelo número de horas do dia com incidência de luz solar (nascer ao por do sol) menos a correção pela respiração noturna (produto do número de horas sem incidência solar pela taxa de respiração por hora) (Littler et al. 1979), os resultados de P<sub>N</sub> seriam 17,28 mg C g peso seco<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> para *D. simplex*, 40,56 mg C g peso seco<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> para

*G. acerosa*, 3,96mg C g peso seco<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> para *D. ocellata*, e 16,56mg C g peso seco<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> para *H. pachydermum*. Considerando a biomassa das três principais espécies de macroalgas não calcárias no platô recifal (Tabela 13), uma estimativa da produtividade líquida diária por área do platô recifal pode ser obtida para cada uma dessas espécies. Para *D. simplex* o valor de P<sub>N</sub> ficaria em 15,55g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, para *G. acerosa* em 11,11g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, e para *D. ocellata* em 1,92g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>.

Tabela 12: Biomassa e cobertura das espécies dominantes no platô recifal do Atol das Rocas. Dados sintetizados do Capítulo 2.

<b>Espécies</b>	<b>Características do talo</b>	<b>Biomassa (g peso seco m<sup>-2</sup>)</b>	<b>Cobertura (%)</b>
<i>Digenea simplex</i>	vermelha em tufos	969	17-29
<i>Hydrolithon pachydermum</i>	coralinácea incrustante	-	15-30
<i>Dictyosphaeria ocellata</i>	verde crostosa	484	10-29
<i>Gelidiella acerosa</i>	vermelha em tufos	274	7-14

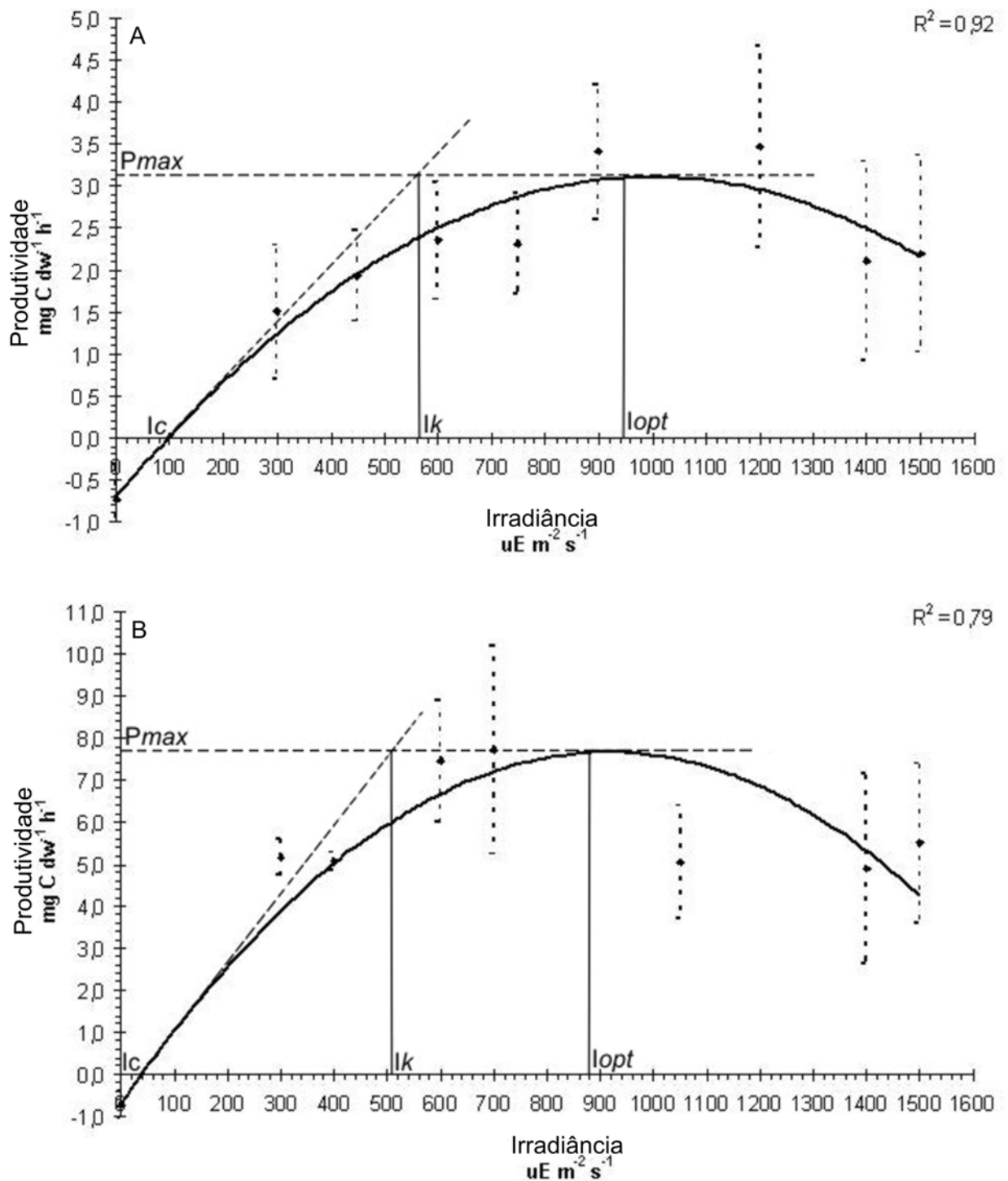


Figura 26: Curvas P X I das espécies de algas vermelhas formadoras de tufos: A – *Digenea simplex* e B – *Gelidiella acerosa*.  $P_{MAX}$  = fotossíntese máxima;  $I_{OPT}$  = ponto ótimo de intensidade luminosa;  $I_K$  = ponto de saturação luminosa da fotossíntese e;  $I_C$  = ponto de compensação da irradiância.



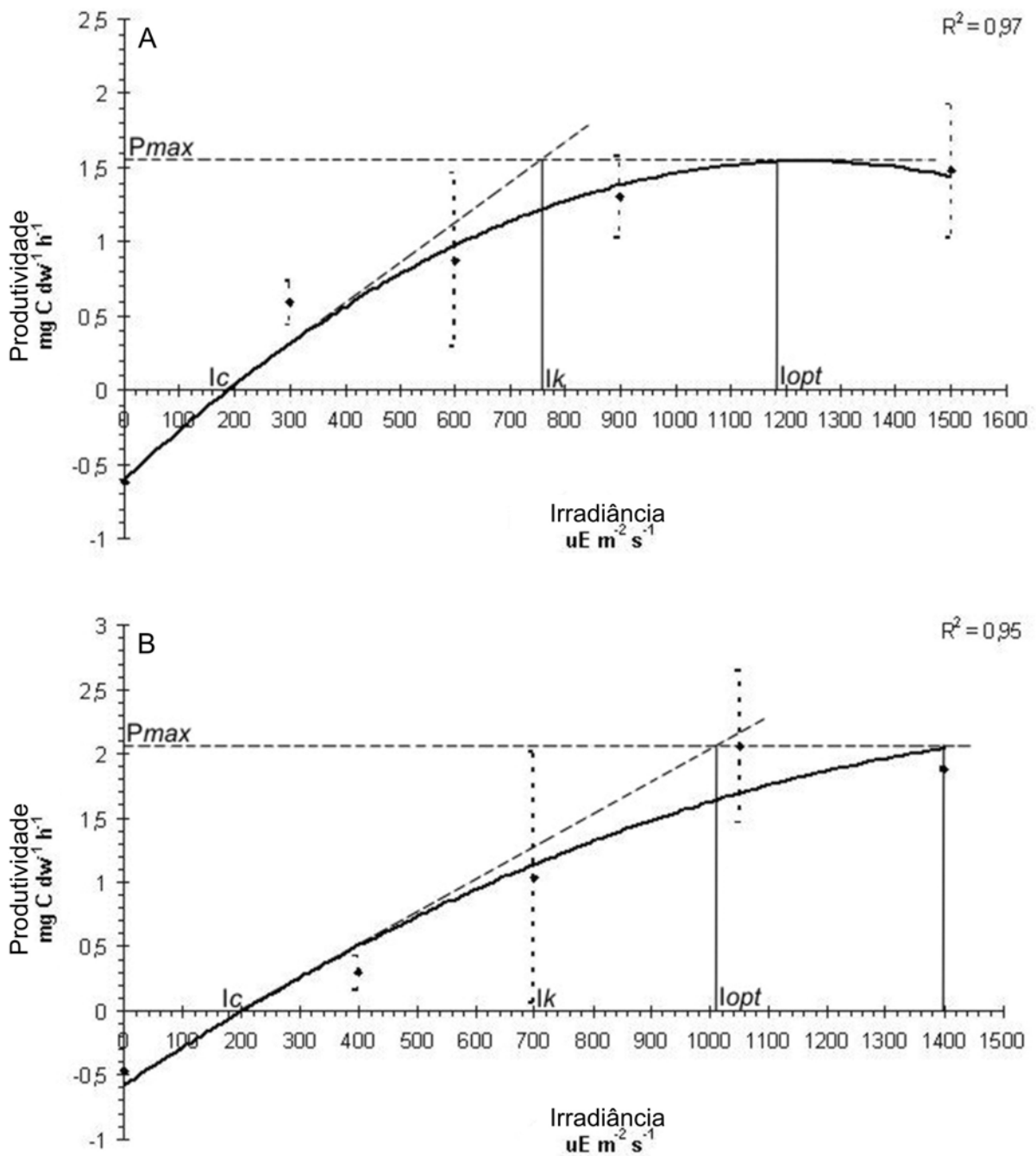


Figura 27: Curvas P X I das espécies crostosas: A – *Dictyosphaeria ocellata* e B – *Hydrolithon pachydermum*.  $P_{MAX}$  = fotossíntese máxima;  $I_{OPT}$  = ponto ótimo de intensidade luminosa;  $I_K$  = ponto de saturação luminosa da fotossíntese e;  $I_C$  = ponto de compensação da irradiância.

### 5.3.4 Discussão e conclusão

#### 5.3.4.1 Condições físico-químicas do ambiente recifal

Uma grande homogeneidade dos parâmetros físico-químicos foi observada ao longo do sistema recifal do Atol das Rocas. Os valores relativamente mais altos de OD nas estações internas ao recife e na Baía da Lama estiveram provavelmente associados a um incremento da produtividade primária nesses ambientes em relação ao oceano. A ausência de padrões sazonais para a maior parte dos padrões físico-químicos da água está certamente relacionada à localização do Atol das Rocas, praticamente na linha do Equador. Embora a irradiância solar tenha atingido picos mais elevados em meses de verão, não foram observados grandes reflexos desse padrão na temperatura da água ou qualquer outro fator abiótico, no sistema recifal como um todo. Apenas na Baía da Lama se observou um ligeiro aumento do pH e da temperatura nos meses de verão, o que provavelmente está relacionado ao enclausuramento desse habitat recifal. Os maiores valores de OD encontrados na maré de quadratura, tanto na Baía da Lama, quanto ao longo do sistema recifal, estão provavelmente relacionados a uma menor diluição da água do interior do recife com a água oceânica durante os períodos de maré de quadratura, em relação a uma maior diluição durante os períodos de maré de sizígia.

#### 5.3.4.2 Disponibilidade de nutrientes

##### *Coluna d'água*

O regime de nutrientes do Atol das Rocas pode ser considerado como típico de águas oceânicas tropicais com baixas concentrações de fósforo e nitrogênio inorgânicos na maior parte da coluna d'água. A lavagem do sistema pelas águas oligotróficas da CSE (Ekau e Knoppers 1999) ocorre constantemente, de acordo com o regime semidiurno das meso-marés, promovendo a diluição da concentração dos nutrientes ao longo do recife durante os períodos das marés altas. No entanto, concentrações de nutrientes mais elevadas, principalmente nitrato e amônia, foram encontradas ao redor do canal situado a oeste do atol (Barretinha), provavelmente devido à influência da Baía da Lama. Esse pequeno e enclausurado habitat recifal acumula grandes quantidades de detritos provenientes da vegetação que recobre a Ilha do Farol, que são decompostos e remineralizados no local. Assim, concentrações mais altas de nutrientes inorgânicos são liberadas no canal da Barretinha e exportadas para o oceano

durantes os períodos de maré vazante. A laguna também apresentou concentrações ligeiramente mais elevadas de nitrato e amônia. A região lagunar de um atol é considerada um depósito de material orgânico provenientes das regiões circundantes, ocorrendo uma intensa atividade microbiana nos sedimentos do fundo (Hatcher 1990, 1997; Charpy-Roubaud et al. 1996; Charpy et al. 1998). No Atol das Rocas, essa zona de decomposição e reciclagem parece também ser uma fonte de nutriente para as águas à jusante. As baixas concentrações da forma intermediária do nitrogênio, o nitrito, tanto no canal da Barretinha, quanto na Baía da Lama e na laguna, podem ser explicadas pelo fato de que a oxidação da amônia a nitrito e a oxidação do nitrito a nitrato são processos estreitamente associados (Webb e Wiebe 1975).

Embora evidências de modelos geoquímicos (Smith 1984) e experimentos *in situ* com macroalgas (Lapointe 1997; Lapointe et al. 1987, 1992a; Littler et al. 1991) sugiram que o PID, mais que o NID, é frequentemente o principal nutriente limitante para o crescimento das macroalgas em ambientes carbonáticos bem oxigenados, devido às baixas concentrações de PID em função da adsorção aos sedimentos carbonáticos (Delgado e Lapointe 1994, McGlatery et al 1994), os resultados obtidos para o Atol das Rocas mostraram um padrão inverso. As maiores concentrações de PID em relação ao NID encontradas nas águas do Atol das Rocas, resultaram em valores médios da razão NID: PID de 7,4 ( $\pm 3.9$ ): 1, inferiores a razão de Redfield de 16:1 para o fitoplâncton, e consistentes com uma limitação da produtividade primária por nitrogênio, mais do que por fósforo.

É sabido que alguns atóis oceânicos colonizados por grandes populações de aves marinhas são naturalmente enriquecidos por nutrientes, principalmente fósforo, devido à ocorrência de substanciais depósitos de guano (Littler et al 1991, Lapointe et al 1992b). Nesses sistemas carbonáticos, as elevadas concentrações de NID e PID na coluna d'água apresentam baixas razões NID: PID ( $< 11:1$ ) (Lapointe et al. 1987; Lapointe et al. 1992b). Pode-se dizer que o guano rico em fosfato diminui a limitação por fósforo e permite que espécies de algas oportunistas, com altas taxas de produtividade primária dominem a comunidade bêntica recifal. Numerosos estudos mostraram que em áreas com alta disponibilidade de nutrientes, como essas, as Chlorophyta e Rhodophyta são as espécies mais abundantes (Lapointe et al. 2004b; Fabricius et al. 2005; Collado-Vides et al. 2007; Mork et al. 2009). Espécies de Chlorophyta do gênero *Dictyosphaeria* (Stimson et al. 1996; Littler et al. 1991; Fabricius et al. 2005), bem como a Rhodophyta *Digenea simplex* (McClanahan et al. 2003, 2005, 2007; Lapointe et al. 2004b) foram associadas com situações de enriquecimento por nutrientes em ambientes recifais, em diferentes estudos. Assim, podemos dizer que as baixas razões NID: PID observadas para as águas do Atol das Rocas associadas à

baixa razão N:P do guano coletada na Ilha do Farol (12:1), e ainda, a dominância do platô recifal pelas algas vermelhas formadoras de tufo (*Digenea simplex* e *Gelidiella acerosa*), juntamente com a clorófita *Dictyosphaeria ocellata*, constituem fortes indicativos de um relativo enriquecimento por nutrientes (principalmente fósforo) em função do guano das aves, nesse ambiente recifal.

Kleypas et al. (1999) resumindo as informações de cerca de 1000 recifes de corais em todo o mundo encontrou concentrações médias de P-PO<sub>4</sub> em torno de 0,12μM e de N-NO<sub>3</sub> em torno de 0,25μM. Bell (1992), Lapointe et al. (1992b) e Lapointe (1997, 1999) sugeriram concentrações-limite bastante baixas de NID (1,0μM) e PID (0,1μM), acima das quais o super crescimento das macroalgas pode ser sustentado em ambientes recifais. Apesar das concentrações de NID e PID no Atol das Rocas serem comparáveis aos valores médios de outros ambientes recifais ao redor do mundo, os valores máximos encontrados na maior parte das estações da coluna d'água estão acima das concentrações-limite propostas, principalmente no que diz respeito ao PID (Tabela 9). Se os valores médios das concentrações de NID e PID do Atol das Rocas forem comparados com outros ambientes recifais ao redor do mundo, considerados estritamente oligotróficos e enriquecidos por nutrientes (naturalmente ou antropogenicamente) (Tabela 14), estes ficam em posição intermediária, com concentrações de NID e PID acima dos “realmente oligotróficos”, porém abaixo dos “nutrificados”. Assim, podemos dizer que o Atol das Rocas, embora apresente baixas concentrações de nutrientes na coluna d'água como um todo, não pode ser considerado um sistema recifal estritamente oligotrófico, o que provavelmente está associado a um relativo enriquecimento por nutrientes provenientes do guano das aves marinhas.

Tabela 13: Média da concentração de nutrientes ( $\mu\text{M}$ ) e táxons dominantes em ambientes recifais considerados naturalmente ou antropogenicamente nutridos e realmente oligotróficos. Fontes externas de nutrientes: guano de aves (G); descarga de rios (D); esgoto doméstico (E); águas subterrâneas (S); ressurgência (R); manguezal (M); escoamento terrestre (T). Sem fontes externas de nutrientes (N). ND = não detectado; NA = não avaliado.

Locais	Fonte de nutrientes	Táxons dominantes	NID	PID	NID:PID	Referências
Arquipélago Seychelles, Pagode Island	G	<i>Dictyosphaeria cavernosa</i> , <i>Halimeda</i> spp.	5.48	0.50	10.9	Littler et al. 1991
Arquipélago Seychelles, atóis carbonáticos	N	Corais hermatípicos, coralináceas incrustantes	0.70	0.04	17.5	Littler et al. 1991
Great Barrier Reef, recifes costeiros	D	<i>Sargassum baccularia</i> , <i>Chnoospora implexa</i> , <i>Hydroclathrus clathratus</i> , <i>Padina tenuis</i>	0.3 (pulsos de até 10)	0.04 (pulsos de até 1)	7.5	Schaffelke 1999
Great Barrier Reef, One Tree Island	D	Comunidade de algas epilíticas e corais	3.59	0.20	14.7	Koop et al 2001
Hawaii, Kaneohe Bay	E	<i>D. cavernosa</i> , <i>Acanthophora spicifera</i> , <i>Gracilaria</i> sp.	1.13	0.36	3.1	Smith et al 1981
Hawaii, Kaneohe Bay	N (pós-desvio do esgoto)	Corais, <i>D. cavernosa</i> , <i>Kappaphycus striatum</i> , <i>A. spicifera</i> , <i>Gracilaria salicornia</i> , <i>P. japonica</i>	0.46	0.11	4.1	Larned e Stimson 1996; Stimson et al 2001
SE Florida, Palm Beach	R, T, S	<i>Codium isthmocladum</i>	1.61	0.19	8.4	Lapointe 1997a
Florida Keys, Recifes das Lower Keys	E, T	<i>Laurencia intricata</i> , <i>Heterosiphonia wurdmanni</i> , <i>Cladophora</i> spp., <i>Lyngbya</i> spp.	1.46	0.05	32	Lapointe et al 2004a
Bahamas, Norman's Pond Cay	M	<i>Digenea simplex</i> , <i>L. intricata</i> , <i>Microdictyon marinum</i> , <i>C. catenata</i>	0.91	0.03	30.3	Lapointe et al 2004b

Bahamas, Recife Rainbow	N	Corais, octocorais, algas em tufos, macroalgas	0.55	0.01	39.9	Lapointe et al 2004b
Bahamas, Recife Lang's	N	Corais, octocorais, algas em tufos, macroalgas	0.53	0.01	48.2	Lapointe et al 2004b
Jamaica, Discovery Bay	S, E	<i>Chaetomorpha linum</i> , <i>Lobophora</i> <i>variegata</i> , <i>Sargassum</i> spp., <i>Cladophoropsis</i> sp., <i>Dictyota</i> spp.	12.20	0.17	66.6	Lapointe et al. 1997
Belize Barrier Reef, Man-O-War Cay	G	<i>Ulva lactuca</i> , <i>Enteromorpha</i> sp., <i>A. spicifera</i> , <i>Rosenvingea intricata</i>	4.84	1.56	5.7	Lapointe et al 1992b
Belize Barrier Reef, Tobbaco Reef	N	<i>Thalassia testudinum</i> , corais, phaeophyta species	~0.43	0.08	NA	Lapointe et al 1992b
Belize Barrier Reef, Curlew Cay	N	<i>T. testudinum</i> , corais, <i>Dictyota</i> <i>divaricata</i> , <i>A. spicifera</i>	< 0.10	ND	NA	Lapointe et al 1992b
Belize Barrier Reef, Carrie Bow Cay	N	Corais hermatípicos, algas calcárias, <i>T. testudinum</i>	0.40	0.03	13.3	Littler et al 2006
Recifes da Martinica	E, T	<i>S. filipendula</i> , <i>Enteromorpha</i> <i>chaetomorphoides</i>	1.20	0.25	4.8	Littler et al 1993
NE Brazil, Guarajuba reef	S	Macroalgas, algas em tufos	13.00-16.78	0.35-1.42	9.1-47.9	Costa Jr et al. 2000
NE Brazil, Papa Gente reef	S	Macroalgas, algas em tufos	1.32-5.36	0.13-0.18	10.1-29.7	Costa Jr et al. 2000
NE Brazil, Atol das Rocas	G	<i>Hydrolithon pachydermum</i> , <i>D.</i> <i>simplex</i> , <i>D. ocellata</i> , <i>Gelidiella</i> <i>acerosa</i>	0.85	0.13	7.4	Presente estudo

### *Tapetes algáceos*

Concentrações elevadas de nutrientes, particularmente amônia e fosfato, foram encontradas dentro dos tapetes algáceos. Em comparação com a coluna d'água, as concentrações de amônia foram cerca de oito vezes maiores, de nitrato cerca de quatro vezes maiores e de fosfato cerca de cinco vezes maiores. Estudos em Kaneohe Bay, Hawaii, mostraram que espécies de macroalgas formadoras de tapetes, em áreas de pouca turbulência, propiciavam a ocorrência de micro-ambientes enriquecidos por nutrientes, sustentando assim altas taxas de crescimento, apesar das baixíssimas concentrações de nutrientes na coluna d'água (Larned e Stimson 1996; Larned 1998; Stimson e Larned 2000). É provável que o acúmulo de nutrientes dentro dos tapetes algáceos seja um resultado de processos dinâmicos de reciclagem e regeneração de nutrientes que ocorrem nas camadas inferiores dos tapetes algáceos (Krause-Jensen 1996) e também dentro do sedimento carbonático do fundo (Entsch et al. 1983; Rougerie et al. 1997). Os nutrientes inorgânicos regenerados são então disponibilizados para a produtividade primária em taxas superiores às taxas de mistura com a coluna d'água (Szmant 1997). O baixo fluxo de água sobre o platô recifal do Atol das Rocas durante os períodos de maré baixa (próxima à zero, já que o platô recifal fica totalmente emerso durante as marés baixas) propicia uma grande retenção de água dentro dos tapetes algáceos, o que provavelmente contribui para o aumento da concentração de nutrientes provenientes do sedimento nesses micro-ambientes.

Por outro lado, durante condições de maré vazante e enchente, o fluxo de água sobre o platô recifal do Atol das Rocas pode alcançar velocidades relativamente altas. Embora a velocidade de corrente sobre o platô recifal não tenha sido aferida diretamente, pode-se considerar o valor de  $19,0 \pm 1,4 \text{ cm s}^{-1}$  obtido para a planície arenosa (estação A4, Tabela 6), como um valor aproximado. Larned e Atkinson (1997) consideraram que em áreas de Kaneohe Bay com fluxo de água superior a  $5 \text{ cm s}^{-1}$ , o suprimento de nutrientes necessário para sustentar o crescimento das macroalgas era obtido em função do rápido fluxo de água sobre o talo das macroalgas, mais do que pela concentração dos nutrientes em si. Assim, pode-se dizer que durante os períodos de entrada da água oceânica (maré enchente) e saída da águas recifal (maré vazante), os altos fluxos de água sobre o platô recifal podem propiciar um aumento na taxa de absorção dos nutrientes, sendo assim suficientes para sustentar substanciais taxas de produtividade primária de macroalgas no platô recifal.

A disponibilidade de nutrientes para as comunidades bênticas recifais deve levar em consideração uma variedade de possíveis fontes de nutrientes, mesmo em remotos recifes

oceânicos, incluindo várias formas de ressurgência, fixação de N, deposição atmosférica, guano de aves marinhas, fontes bentônicas (excreção da macro e meio-fauna, águas subterrâneas e remineralização da matéria orgânica), bem como elevadas taxas de fluxo advectivo (Larned 1998; Stimson e Larned 2000; Szmant 2002). No Atol das Rocas pelo menos três dessas fontes aparentemente sustentam a produtividade primária das algas bentônicas no platô recifal: (1) um relativo enriquecimento da coluna d'água, devido ao guano das aves marinhas; (2) um acúmulo eficiente de nutrientes remineralizados provenientes do sedimento dentro dos tapetes algáceos, durante os períodos de maré baixa e; (3) elevadas taxas advectivas na coluna d'água, durante condições de maré vazante e enchente.

#### 5.3.4.3 Concentração de nutrientes nos tecidos algáceos

A determinação do conteúdo de nitrogênio e fósforo no tecido das macroalgas, bem como a razão N:P, tem sido recomendado como um rápido e eficiente método de campo para avaliar a disponibilidade de nutrientes para a produtividade primária (Wheeler e Bjornsaäter 1992, Fong et al. 1998; Fong et al. 2001). Taxas de crescimento máximas têm sido medidas em macroalgas com razões N:P em torno de 10:1 em regiões temperadas e 20:1 em regiões tropicais (Bjornsaeter e Wheeler 1990; Littler et al. 1991, Lapointe et al. 1992a; Wheeler e Bjornsaäter 1992). Razões N:P altas ( $> 15:1$  em regiões temperadas e  $> 30:1$  em regiões tropicais) são consideradas um indicativo de limitação por fósforo e alta disponibilidade de N. Larned (1998) sugeriu ainda que a comparação entre as razões NID:PID da água do mar com as razões N:P do tecido das algas pode ser ainda mais eficiente, já que pode fornecer informações acerca da disponibilidade de nitrogênio e fósforo, bem como sobre a capacidade de armazenamento desses nutrientes. Em condições de pouca disponibilidade de nutrientes é provável que as razões N:P nos tecidos reflitam principalmente o requerimento relativo de nitrogênio e fósforo para a produtividade primária. Por outro lado, em condições de alta disponibilidade de nutrientes, as razões N:P nos tecidos tendem a refletir principalmente a capacidade de armazenamento de um ou de ambos os nutrientes.

A razão N:P das principais espécies de macroalgas do platô recifal do Atol das Rocas foi menor do que a razão de 20:1 considerada ideal para sustentar taxas de crescimento máximo em regiões tropicais, refletindo assim uma tendência à limitação por nitrogênio e ao armazenamento de fósforo. A baixa razão N:P encontrada para essas macroalgas ( $11:1 \pm 3,4$ ) constitui provavelmente um reflexo das baixas razões NID:PID da água do mar ao redor dos



tapetes algáceos (7,4:1 na coluna d'água e 7,1: 1 dentro dos tapetes algáceos), sendo consistente com a hipótese de que no Atol das Rocas a disponibilidade de fósforo é relativamente alta, provavelmente em função do enriquecimento pelo guano das aves marinhas. Esses resultados estão de acordo com outros estudos realizados em recifes nutridos pelo guano de aves marinhas, onde as médias da razão N:P das macroalgas também foram baixas (13:1, Littler et al. 1991 e 17:1, Lapointe et al 1992b). Embora as baixas razões N:P indiquem uma tendência a uma limitação por nitrogênio, a média do conteúdo de nutrientes nos tecidos das algas do platô recifal do Atol das Rocas ( $N = 1,10 \pm 0,12\%$  e  $P = 0,25 \pm 0,10\%$ ) são sugestivas de padrões elevados de concentração, tanto de fósforo, quanto de nitrogênio. Comparando-se esses valores com a porcentagem (%) média de N e P no tecido de algas de regiões tropicais e subtropicais coletadas em ambientes nutridos e realmente oligotróficos, a % de P no tecido das algas do Atol das Rocas se mostra relativamente mais alta, mesmo em relação aos ambientes considerados nutridos e a % de N mostra-se próxima aos valores de ambientes nutridos (Tabela 15).

Tabela 14: Média do conteúdo de nutrientes em tecidos de macroalgas de ambientes recifais nutrificados (N) e realmente oligotróficos (O).

<b>Locais</b>	<b>Características</b>	<b>%N</b>	<b>%P</b>	<b>Referências</b>
Woods Hole, NE Atlantic	recifes siliclásticos costeiros (N)	1.04	0.15	Lapointe et al. 1992a
Florida Keys	recifes carbonáticos costeiros (N)	1.42	0.09	Lapointe et al. 1992a
Bahamas	recifes carbonáticos costeiros (N)	1.31	0.07	Lapointe et al. 1992a
Discovery Bay, Jamaica	recifes carbonáticos costeiros (N)	0.93	0.05	Lapointe 1997
Palm Beach, SE Florida	recifes siliclásticos profundos (N)	1.01	0.06	Lapointe 1997
Belize Barrier Reef				Lapointe et al. 1987
<i>Curlew Cay</i>	recife carbonático oceânico (O)	0.60	0.03	
<i>Twin Cays</i>	recife c/ manguezal (N)	0.84	0.04	
Arquipélago Seychelles				Littler et al. 1991
<i>ilhas graníticas</i>	recife oceânico siliclástico (N)	1.48	0.14	
<i>ilhas carbonáticas</i>	recife oceânico carbonático (O)	0.63	0.05	
<i>Ilha Pagode</i>	recife oceânico c/ guano (N)	1.47	0.11	
Costa SW Porto Rico (recife em gradiente de descarga de esgoto doméstico)				Fong et al. 2003
<i>Ponto 1</i>	próximo (N)	1.41	0.06	
<i>Ponto 2</i>	distante (O)	1.03	0.04	
Normans's Pond Cay (recifes em gradiente de descarga um manguezal)				Lapointe et al. 2004b
<i>Recife Waterfall</i>	próximo (N)	1.55	0.03	
<i>Recife Inner Algal Halo</i>	intermediário (N)	0.85	0.02	
<i>Recife Outer Algal Halo</i>	distante (O)	0.54	0.02	
Atol das Rocas	recife oceânico c/ guano (N)	1.10	0.25	Presente estudo

Níveis críticos de nutrientes no tecido (conteúdo mínimo necessário para o crescimento máximo), bem como níveis de subsistência (conteúdo mínimo necessário para sustentar o crescimento), não foram ainda reportados especificamente para as espécies de algas estudadas. Duarte (1992) em um estudo com 46 macroalgas adotou, de forma geral, níveis críticos de N em torno de 1,5% e de fósforo em torno de 0,13% e concluiu que, diante dos resultados por ele obtidos (médias dos conteúdos de N e P em torno de 1,9% e 0,10% respectivamente) o crescimento de macroalgas na natureza, seria, em geral, frequentemente limitado por P. No atol das Rocas, a média do conteúdo de P no tecido das algas foi 2 vezes maior do que o valor adotado por Duarte (1992) e a média do conteúdo de N foi ligeiramente inferior. Analisando apenas o conteúdo de N em tecidos de clorófitas macroscópicas, alguns estudos reportaram níveis de subsistência variando entre 0,3-2,4% (Gordon et al. 1981;

Bjornstater e Wheeler 1990). Larned e Stimson (1996) reportaram níveis de N críticos e de subsistência em torno de 1% e 0,56%, respectivamente, para *Dictyosphaeria cavernosa* em Kaneohe Bay. No Atol das Rocas *Dictyosphaeria ocellata* apresentou níveis de N no tecido variando entre 0,91-1,07%. Entre as rodófitas, foram reportados níveis críticos e de subsistência para espécies do gênero *Gracilaria* em torno de 2% e 0,8%, respectivamente (Hanisak 1983) e concentrações de N no tecido variando entre 1,2-2% em recifes com alta disponibilidade de NID na coluna d'água (Constanzo et al. 2000). Lapointe et al (2004b) reportou conteúdos de N no tecido de *Digenea simplex* variando entre 0,53%-2,00%, num gradiente entre ambientes relativamente oligotróficos e nutridos, em Norman's Pond Cay, Bahamas. No Atol das Rocas, *Digenea simplex* e *Gelidiella acerosa* apresentaram conteúdos de N variando entre 0,85-1,49% e 1,13-1,31%, respectivamente. Ainda, alguns estudos demonstraram que rodófitas e clorófitas de regiões tropicais alcançam crescimento máximo em continuadas culturas de laboratório em concentrações de NID na água variando entre 0,5-0,8 $\mu$ M (De Boer et al. 1978; Lapointe e Tenore 1981; Larned e Stimson 1996). Esses valores são coincidentes com os valores de NID encontrados na coluna d'água no Atol das Rocas e bastantes inferiores aos valores encontrados dentro dos tapetes algáceos.

Embora as baixas razões N:P encontradas nas espécies de algas estudadas no Atol das Rocas indique uma tendência a uma limitação por nitrogênio, os dados dos conteúdos de nutrientes nos tecidos são sugestivos de ausência de limitação tanto por fósforo, quanto por nitrogênio. Os resultados obtidos parecem refletir bem mais uma grande capacidade de armazenamento de fósforo, do que uma real limitação por nitrogênio. Experimentos fatoriais de enriquecimento por nutrientes precisariam ser conduzidos para quantificar as respostas das taxas de crescimento e fotossíntese, bem como as mudanças no conteúdo de N e P em diferentes níveis de concentração de nutrientes, para assim confirmar ou não essa hipótese.

#### 5.3.4.4 Produtividade primária das macroalgas

Comparando-se as taxas médias da produtividade líquida das espécies dominantes de macroalgas em termos de grupos morfo-funcionais (Littler 1980; Littler e Littler 1980), as espécies corticadas ramificadas, nesse estudo representado pelas rodófitas *Digenea simplex* e *Gelidiella acerosa*, apresentaram, como esperado, as taxas médias de fotossíntese líquida mais elevadas (2,18 e 4,12mg C peso seco<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, respectivamente). Esses valores estão de acordo com os resultados obtidos por outros autores para esse grupo morfo-funcional (Tabela

16). No entanto, em relação ao grupo das espécies crostosas, nesse estudo representado pela clorófito *Dictyosphaeria ocellata* e a coralinácea *Hydrolithon pachydermum*, os valores obtidos foram surpreendentemente altos (0,95 e 1,85mg C peso seco<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, respectivamente), sendo cerca de 6 a 11 vezes mais elevados do que os valores reportados para o grupo das crostosas, por outros autores.

Tabela 15: Média e faixa de variação (Min-Max) da produtividade líquida (mg C peso seco<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) dos grupos morfo-funcionais das algas corticadas ramificadas e crostosas no Atol das Rocas e em outros trabalhos.

	<b>Corticadas ramificadas</b>		<b>Crostosas</b>	
	<i>Média</i>	<i>Min-Max</i>	<i>Média</i>	<i>Min-Max</i>
Littler e Arnold 1982	1.30	~ 0.5-3.0	0.07	-
Littler et al. 1983	1.09	~ 0.3-3.4	0.02	-
Littler et al. 1987	5.48	0.88-10.14	0.16	0.09-0.32
Lapointe et al 1987	-	~ 2.0-15.0	-	-
Littler e Littler 1992	3.46	1.31-5.06	-	-
Atol das Rocas				
<i>Digenea simplex</i>	2,18	1,33-2,75		
<i>Gelidiella acerosa</i>	4,12	3,03-5,20		
<i>Dictyosphaeria ocellata</i>			0,95	0,58-1,48
<i>Hydrolithon pachydermum</i>			1,85	-

Efeitos negativos da alta intensidade luminosa sobre a eficiência fotossintética foram claramente observados nas curvas P<sub>x</sub>I das rodófitas *Digenea simplex* e *Gelidiella acerosa*, que mostraram uma redução na taxa máxima de fotossíntese em níveis de irradiância superiores a aproximadamente 900μE m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Assim, algum efeito sazonal nas taxas diárias de fotossíntese, em função de níveis mais elevados de irradiância, pode ser esperado para essas duas espécies em meses de verão, já que nesses períodos a irradiância solar atingiu níveis mais elevados no Atol das Rocas. Isto foi provavelmente o que causou os valores inferiores de P<sub>N</sub> observado para *D. simplex* em Dezembro/2000. Experimentos em One Tree Island, na Grande Barreira de Corais, também mostraram uma redução da eficiência fotossintética de macroalgas de locais rasos em resposta ao aumento da irradiância solar durante o meio dia, havendo uma rápida recuperação com o declínio da irradiância ao longo do dia (Franklin et al.

1996). Da mesma forma que no Atol das Rocas, a fotoinibição foi relativamente maior em períodos de verão. O padrão morfológico de crescimento, tanto de *D. simplex*, quanto de *G. acerosa* no platô recifal do Atol das Rocas, formando tapetes densos e relativamente altos (até 10cm), constitui provavelmente uma adaptação em função do stress gerado pela alta intensidade luminosa. O auto-sombreamento no interior dos tapetes algáceos possibilita a proteção de uma significativa porção do talo dessas algas contra o excesso de irradiância, minimizando assim a fotoinibição (Hanelt et al. 1994) e assegurando o crescimento positivo nesse ambiente recifal tão raso.

Cálculos teóricos da produção primária de algas de ambientes recifais apresentam variação em uma ampla faixa de valores. Hatcher (1990) reportou valores de produtividade líquida por peso específico variando entre 2,5 a 118mg C g peso seco<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> para macroalgas, 17 a 280mg C g peso seco<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> para algas em tufos e 0,06 a 11,7mg C g peso seco<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> para as coralináceas. No presente trabalho os valores obtidos para as algas não calcárias estão dentro da faixa prevista para as algas em tufos e macroalgas em geral (17,28mg C g peso seco<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> para *D. simplex*, 40,56mg C g peso seco<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> para *G. acerosa* e 3,96mg C g peso seco<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> para *D. ocellata*). No entanto, em relação às coralináceas os valores obtidos (16,56mg C g peso seco<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>) estão acima da faixa prevista por Hatcher (1990).

Em relação a valores de produtividade primária em comunidades algáceas por unidade de área, Hatcher (1990) reportou valores de produtividade bruta ( $P_G$ ) entre 2,3 a 39,4g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para macroalgas, 0,9 a 12,0 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para algas em tufos e 0,8 a 2,8g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para as coralináceas. Berner (1990) reportou valores de produtividade líquida entre 0,1 a 5,7g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para grandes macroalgas frondosas, 1 a 6g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para algas em tufos e 0,66 a 2,4g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para coralináceas. Sugeriu ainda que o limite máximo de produtividade líquida de algas recifais seria em torno de 8g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, mas que por curtos períodos valores de até 40g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> poderiam ser atingidos. Klump e Mckinnon (1992) reportaram valores de  $P_N$  entre 0,41-1,37g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para as comunidades de algas epilíticas (algas em tufos e coralináceas) na Grande Barreira de Corais (média de sete recifes). No entanto, Larkum e Koop (1997) reportaram valores mais elevados (8-12g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) para o mesmo tipo de comunidade em One Tree Island, também na Grande Barreira de Corais. Schaffelke e Klumpp (1997) reportaram valores de  $P_N$  entre 0,4-3g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para comunidades de *Sargassum* em recifes de franja próximos à costa, na Grande Barreira de Corais. Em comparação com esses estudos prévios, os valores de produtividade líquida por área calculados para o presente estudo podem ser considerados elevados (15,55g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para *D. simplex*, 11,11g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para *G. acerosa* e 1,92g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> para *D. ocellata*).

A alta produtividade primária por área observada nesse estudo pode ser explicada pela alta biomassa das três principais espécies de algas não calcárias no platô recifal, principalmente no caso de *D. simplex* (969g peso seco m<sup>-2</sup>). Grandes estoques de algas recifais estão usualmente associados com uma alta disponibilidade de nutrientes (influenciando a produtividade das espécies) e/ou uma baixa pressão de herbivoria (influencia o tamanho e a biomassa das espécies) (Lapointe 1999; Smith et al. 2001; Schaffelke et al. 2005). Lapointe et al. (2004b) observou que valores não usuais de biomassa de *D. simplex* (> 2kg peso seco m<sup>-2</sup>) no recife de Waterfall, Norman's Pond Cay, Bahamas, estavam associados com concentrações mais elevadas de NID. Stimson et al. (2001) apontaram que *Dictyosphaeria cavernosa* atingiu valores de biomassa de até 1kg peso seco m<sup>-2</sup> em alguns locais de Kaneohe Bay, em função da reduzida pressão de herbivoria. Como discutido anteriormente, a produtividade das macroalgas do platô recifal do Atol das Rocas não parece ser limitada por nutrientes, de maneira geral. Além disso, a alta elevação do platô recifal (~ 2m acima do nível médio do mar) determina um ambiente raso e desprovido de refúgios, que previne o acesso de grandes peixes herbívoros durante as marés baixas e faz com que herbívoros menores fiquem extremamente vulneráveis a predação por pássaros e outros peixes carnívoros (Littler et al. 1987; Stimson et al. 2001). Marques et al. (2006), em experimentos de herbivoria no Atol das Rocas, verificaram que o platô recifal estava sob uma pressão de herbivoria bem menor que as piscinas e as partes externas do recife, concluindo que esse ambiente constituía um refúgio para espécies de macroalgas palatáveis, como *D. simplex*. Assim, uma disponibilidade de nutrientes suficiente para sustentar a produtividade primária, em adição a uma baixa pressão de herbivoria, constituem provavelmente os principais fatores que determinam as altas coberturas e biomassa das macroalgas do platô recifal do Atol das Rocas, explicando assim as altas taxas de produtividade líquida por área reportadas no presente trabalho.

## 6 CONCLUSÕES GERAIS

No presente estudo, quarenta e sete novas ocorrências de macroalgas foram registradas, as quais somadas aos registros de trabalhos anteriores totalizam 143 táxons de macroalgas atualmente conhecidos para a flora marinha do Atol das Rocas. A distribuição e riqueza das espécies de macroalgas nos habitats recifais está provavelmente associado às diferentes condições ambientais que prevalecem em cada um desses ambientes. Os habitats internos, principalmente o platô recifal e crista interna, são submetidos a prolongados períodos de dessecação, intensa irradiância solar e oscilações abruptas de temperatura e salinidade, controladas pelo regime semi-diurno de meso-marés que atua no Atol das Rocas. Esses habitats possuem uma menor riqueza de espécies e são dominados por macroalgas com formas de crescimento crostoso ou em tufos, como uma estratégia morfológica para resistir às condições de stress que prevalecem na maior parte do tempo. Os habitats externos, principalmente a frente recifal e as piscinas com canais de ligação com o oceano, são menos afetados pela dessecação imposta pelo regime de marés, sendo governados principalmente pela dinâmica da troca com a água oceânica. Com condições ambientais mais estáveis e menos severas, esses ambientes possuem uma maior riqueza de espécies, sendo dominadas por espécies frondosas de macroalgas.

A distribuição e abundância das espécies dominantes no platô recifal, *Digenea simplex*, *Hydrolithon pachydermum*, *Gelidiella acerosa* e *Dictyosphaeria ocellata* é provavelmente determinada, não só pelas condições ambientais que prevalecem nesse ambiente, mas também pela baixa pressão de herbivoria. O platô recifal do Atol das Rocas, em função de sua alta elevação (cerca de 2m acima do nível médio da maré), constitui um refúgio para espécies palatáveis como *D. simplex*, que atinge abundâncias máximas em áreas centrais do platô recifal, onde o acesso de peixes herbívoros é restrito devido às baixas profundidades e pouca proteção contra predadores. A estrutura da comunidade no platô

recifal, apesar de apresentar uma grande variabilidade interna na abundância das espécies, em função de uma distribuição em manchas, apresenta pouca variabilidade temporal, mostrando-se, como um todo, bastante estável ao longo do tempo.

O ambiente recifal do Atol das Rocas apresenta um relativo enriquecimento por nutrientes, principalmente fósforo, em função do guano das aves marinhas. Ainda, um eficiente acúmulo de nutrientes remineralizados provenientes do sedimento dentro dos tapetes algáceos, durante os períodos de maré baixa, bem como elevadas taxas advectivas na coluna d'água, durante condições de maré vazante e enchente, sustentam significativas taxas diárias de produtividade primária por peso específico. Pequenas perdas de tecidos produtivos, em função da reduzida herbivoria, resultam em acúmulo de biomassa e altas taxas diárias de produtividade primária por área. Pode-se dizer então que a alta cobertura e biomassa das espécies de macroalgas no platô recifal é provavelmente o resultado de uma disponibilidade de nutrientes relativamente alta, associada a uma baixa pressão de herbivoria.

Apesar das altas taxas de produtividade líquida das macroalgas no platô recifal do Atol das Rocas, o sistema recifal como um todo parece apresentar uma natureza mais regenerativa, exportando nutrientes inorgânicos para o oceano ao redor, principalmente NID. Essa natureza regenerativa está provavelmente associada à intensa atividade de remineralização que ocorre na laguna e principalmente na Baía da Lama, que atua decompondo e remineralizando rapidamente a matéria orgânica que alcança esses compartimentos recifais. Nesse sentido, a comunidade de macroalgas do platô recifal tem com certeza um importante papel na dinâmica de nutrientes do recife, já que a significativa quantidade de matéria orgânica produzida nessas comunidades pode ser transportada para os ambientes heterotróficos adjacentes, garantindo assim uma fonte de material detrítico a ser remineralizado.

Respondendo as hipóteses de trabalho levantadas podemos dizer que a estrutura das comunidades de macroalgas do sistema recifal do Atol das Rocas, mais especificamente do platô recifal: (1) não é determinada pela disponibilidade de nutrientes, já que a produtividade primária das espécies dominantes não apresenta limitação por PID, nem provavelmente por NID; (2) a estruturação das comunidades de macroalgas no platô recifal do Atol das Rocas é provavelmente determinada por fatores ambientais, principalmente dessecação e intensa irradiação solar, associada a uma baixa pressão de herbivoria; (3) o sistema recifal do Atol das Rocas é provavelmente heterotrófico na maior parte do tempo, exportando nutrientes inorgânicos, principalmente NID, para o oceano ao redor.



## 7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADEY, W.H. Coral reefs: Algal structured and mediated ecosystems in shallow, turbulent, alkaline waters. **J. Phycol.**, v.34, p.393-406, 1998.

ADJEROUND, M.S. et al. Physical factors of differentiation in macrobenthic communities between atoll lagoons in the Central Tuamotu Archipelago (French Polynesia). **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v.196, p.25-38, 2000.

AIROLDI, L.; CINELLI, F. Effects of sedimentation on subtidal macroalgal assemblages: an experimental study from a Mediterranean rocky shore. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v.215, p.269-288. 1997.

AIROLDI, L.; FABIANO, M.; CINELLI, F. Sediment deposition and movement over a turf assemblage in shallow rocky coastal area of the Ligurian Sea. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v.133, p. 241-251, 1996.

AIROLDI, L.; VIRGILIO, M. Responses of turf-forming algae to spatial variations in the deposition of sediments. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v.165, p.271-282, 1998.

ALGAEBASE. **Database of information on algae.** <<http://www.algaebase.org>>. Acesso em junho de 2009.

ANDREWS, J.C.; MULLER, H. Space-time variability of nutrients in a lagoonal patch reef. **Limnol. Oceanogr.**, v.28, n.2, p.215-227, 1983.

ATKINSON, M.J. Rates of phosphate uptake by coral reef flat communities. **Limnol. Oceanogr.**, v.32, n.2, p.426-435, 1987.

ATKINSON, M.J.; BILGER, R.W. Effects of water velocity on phosphate uptake in coral reef-flat communities. **Limnol. Oceanogr.**, v.37, p.273-279, 1992.

- BARBOSA, J.P. et al. A dolabellane diterpene from the Brazilian brown alga *Dictyota pfaffii*. **Biochem. Syst. Ecol.**, v.31, p.1451-1453, 2003.
- BELL, P. Eutrophication and coral reefs-some examples in the Great Barrier Reef lagoon. **Wat. Res.** v.26, p.553-568, 1992.
- BELLIVEAU, S.A.; PAUL, V.J. Effects of herbivory and nutrients on the early colonization of crustose coralline and fleshy algae. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v.232, p.105-114, 2002.
- BERNER, T. Coral Reef Algae. In: DUBINSKY, Z. (Ed.). **Ecosystems of the World**. Elsevier Press, New York, 1990. p.253-264.
- BILGER, R.W.; ATKINSON, M.J. Effects of nutrient loading on mass transfer rates to a coral reef community. **Limnol. Oceanogr.**, v.40, p. 279-289, 1995.
- BIRKELAND, C. **Life and Death of Coral Reefs**. New York, Chapman & Hall, 1997. 535p.
- BJÖRNSÄÄTER, B.R.; WHEELER, P.A. Effect of nitrogen and phosphorous supply on growth and tissue composition of *Ulva fenestrata* and *Enteromorpha intestinalis* (Ulvales, Chlorophyta). **J Phycol.**, v.26, p. 603-611. 1990.
- BOROWITZKA, M.A. Algae and grazing in coral reef ecosystems. **Endeavour**, v.5, p.99-106, 1981.
- CARPENTER, R.C. Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. **Ecol. Monogr.**, v.56, p.345-363, 1986.
- CASTRO, C.B. Corals of Southern Bahia: In: HETZEL, B.; CASTRO, C.B.E (Eds.). **Corals of Southern Bahia**. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1994. p. 161-176.
- CASTRO, C.B.E.; PIRES D.O. A bleaching event in a Brazilian coral reef. *Rev. Bras. Oceanogr.*, v.47, p.87-90, 1999.
- CHARPY, L. et al. Excess primary production, calcification and nutrient fluxes of a patch reef (Tikehau Atoll, French Polynesia). **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v.173, p.139-147, 1998.
- CHARPY-ROUBAUD, C. et al. Diffusional nutrient fluxes at the sediment-water interface and organic matter mineralization in an atoll lagoon (Tikehau, Tuamotu Archipelago, French Polynesia). **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v.132, p.181-190, 1996.
- CHARPYROUBAUD, C.J.; CHARPY, L.; CREMOUX, J.L. Nutrient budget of the lagoonal waters in an open central South-Pacific atoll (Tikehau, Tuamotu, French-Polynesia). **Mar. Biol.**, v.107, p.67-73. 1990.
- CHENEY, D.F. R+C/P, a new improved ratio for comparing seaweed floras. **J. Phycol.**, 13(supl.), 12. 1977.
- COLLADO-VIDES, L. et al. Tropical seagrass-associated macroalgae distribution and trends relative to water quality. **Estuar. Coast. Shelf Sci.** v.73, p.680-694, 2007.

CONNELL, J.H.; HUGHES T.P.; WALLACE, C.C. A 30-year study of coral abundance, recruitment and disturbance at several scales in space and time. **Ecol. Monogr.**, v.67, p.461-488, 1997.

CONNOR, J.L.; ADEY, W.H. The benthic algal composition standing crop and productivity of a Caribbean algal ridge. **Atoll Res. Bull.**, v.211, p.1-15, 1977.

COSTA JR. O.S. et al. Nutrifcation impacts on coral reefs from northern Bahia, Brazil. **Hydrobiologia**, v.440, p.307-315, 2000.

COSTA JR., O.S. et al. Benthic macroalgal distribution in costal and offshore reefs at Porto Seguro Bay, Brazilian Discovery Coast. In: INTERNATIONAL CORAL REEF SYMPOSIUM, 9, 2001, **Proceedings...** 2001.

COSTANZO, S.D., O'DONOHUE, M.J.; DENNISON, W.C. *Gracilaria edulis* (Rhodophyta) as a biological indicator of pulsed nutrients in oligotrophic waters. **J. Phycol.**, v.36, p.680-685, 2000.

COUTINHO, R. et al. Influência antrópica nos ecossistemas coralinos da região de Abrolhos, Bahia, Brasil. **Acta Biol. Leopoldensia**, v.15, p.133-144, 1993.

DeBOER J.A. et al. Nutritional studies of two red algae: I. Growth rate as a function of nutrient source and concentration. **J. Phycol.**, v.14, p.261-266, 1978.

DELGADO, O; LAPOINTE, B.E. Nutrient limited productivity of calcareous versus fleshy macroalgae in a eutrophic carbonate-rich tropical marine environment. **Coral reefs**, v.13, p.151-159, 1994.

DIAZ - PIFERRER, M. Distribution of the marine benthic flora of the Caribbean Sea. **Carib. J. Sci.**, v.9, p. 3-4, 1969.

DIAZ J.M.; DIAZ-PULIDO G.; SANCHEZ J.A. Distribution and structure of the southernmost Caribbean coral reefs: Golfo de Uraba, Colombia. **Sci. Mar.**, v.64, p.327-336. 2000.

DUARTE, C.M. Nutrient concentration of aquatic plants: Patterns across species. **Limnol. Oceanogr.**, v.37, p.882-889, 1992.

ECHEVERRIA C.A. et al. Cnidarians of the Atol das Rocas, Brazil. INTERNATIONAL CORAL REEF SYMOSIUM, 8, 1997, v.1, Panamá, **Proceedings...** 1997, p.443-446.

EKAU, W.; KNOPPERS, B. An introduction to the pelagic system of the North-East and East Brazilian shelf. **Arch. Fish. Mar. Res.**, v.47, n.2/3, p.113-132, 1999.

ENTSCH, B. et al. Phosphorous and nitrogen in coral reef sediments. **Limnol.Oceanogr.** v.28, n.3, p.465-476, 1983.

FABRICIUS, K. et al. Changes in algal, coral and fish assemblages along water quality gradients on the inshore Great Barrier Reef. **Mar. Pollut. Bull.**, v.51, p.384-398, 2005.

FELDMANN, J. Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côtes des Albères. **Rev. Algolog.**, v.10, p.1-33, 1937.

FERREIRA, B.P.; MAIDA, M.; SOUZA A.E.T. Levantamento inicial das comunidades de peixes recifais da região de Tamandaré, Pernambuco. **Bol. Tec. Ciênc. CEPENE**, 3, p. 67-78, 1995.

FERREIRA, C.E.L. et al. Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. **J. Biogeogr.**, v.31, 1093-1106, 2004.

FIGUEIREDO, M.A.O. et al. Benthic marine algae of the coral reefs of Brazil: a literature review. **Oecol. Bras.**, v.12, p.258-269, 2008.

FIGUEIREDO, M.O. Colonization and growth of crustose coralline algae in Abrolhos, Brazil. INTERNATIONAL CORAL REEF SYMPOSIUM, 8, 1997, v.1, Panamá, **Proceedings...1997**, p. 689-694.

FONG, P. et al. Influence of initial tissue nutrient status of tropical marine algae on response to nitrogen and phosphorus additions. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v.262, p.111-123, 2003.

FONG, P. et al. Nutrient content of macroalgae with differing morphologies may indicate sources of nutrients for tropical marine systems. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v.22, p.137-152. 2001.

FONG, P.; BOYER, K.E.; ZEDLER, J.B. Developing an *in situ* bioassay of nutrient enrichment in coastal estuaries and lagoons using tissue nitrogen content of the opportunistic alga, *Enteromorpha intestinalis*. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v.231, p.63-79, 1998.

FRANKLIN, L. A. et al. Photoinhibition of photosynthesis on a coral reef. **Plant. Cell. Environ.**, v.19, p.825-836, 1996.

FUJII, M.T.; VILLAÇA, R.C. On the occurrence of *Laurencia caraibica* (Ceramiales, Rhodophyta) in Atol das Rocas, Brazil. **Hidrobiologica**, v.13, p.33-38, 2003.

GHERARDI, D.F.M.; BOSENCE, D.W.J. Composition and community structure of the coralline algal reefs from Atol das Rocas, South Atlantic, Brazil. **Coral Reefs**, v.19, p.205-219, 2001.

GHERARDI, D.F.M.; BOSENCE, D.W.J. Late Holocene reef growth and relative sea-level changes in Atol das Rocas, equatorial South Atlantic. **Coral Reefs**, v.24, p.264-272, 2005.

GHERARDI, D.F.M.; BOSENCE, D.W.J. Modeling of the ecological succession of encrusting organisms in recent coralline-algal frameworks from Atol das Rocas, Brazil. **Palaios**, v.14, p.145 -158, 1999.

GORDON D.M.; BIRCH P.B.; McCOMB, A.J. Effects of inorganic phosphorous and nitrogen on the growth of an estuarine *Cladophora* in cultures. **Bot. Mar.**, v.24, p.93-106, 1981.

GRASSHOFF, K.; EHRARDT, M.; KREMLING, K. **Methods of Seawater Analysis**. Weinhein: Verlag Chemie, 1983. 419p.

GUIMARAENS, M.A.; COUTINHO, R. Spatial and temporal variation of benthic marine algae at the Cabo Frio upwelling region, Rio de Janeiro, Brazil. **Aquat. Bot.**, v.52, p.283-299. 1996.

HANELT, D.; LI, J.; NULTSCH, W. Tidal dependence of photoinhibition of photosynthesis in marine macrophytes of the South China Sea. **Bot. Acta**, v.107, p.66-72, 1994.

HANISAK, M.D. The nitrogen relationships of marine macroalgae. In: CARPENTER, E.J.; CAPONE, D.G. (Eds.). **Nitrogen in the Marine Environment**. Academic Press, New York, 1983. p. 699-730.

HATCHER, B. G. Coral-reef primary productivity: a hierarchy of pattern and process. **Trends Ecol. Evol.** v.5, p.149-155. 1990.

HATCHER, B. Organic production and decomposition. In: BIRKELAND, C. (Ed.). **Life and Death of Coral Reefs**. Chapman & Hall, New York. 1997. p. 140-172.

HAWKINS, C.M.; LEWIS, S.L. Benthic primary production on a fringing coral reef in Barbados, West Indies. **Aquatic. Bot.**, v.12, p. 355-363, 1982.

HAY, M.E. Fish-seaweed interactions on coral reefs: effects of herbivorous fishes and adaptations of their prey. In: SALE, P.F. (Ed.). **The ecology of fishes on coral reefs**. Academic Press, San Diego, 1991. p. 96-119.

HÖFLICH, O. Climate of the South Atlantic Ocean. In: Van Loon, H. (Ed.). **Climates of the oceans**. Elsevier, Amsterdam, 1984. p. 1-192.

HORTA, P.A. et al. Considerações sobre a distribuição e origem da flora de macroalgas marinhas brasileiras. **Hoehnea**, v.28, p.243-265, 2001.

HUSTON M.A. Patterns of species diversity on coral reefs. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, v.16, p.149-177, 1985.

JOLY, A. B. Contribuição ao conhecimento da flora fitológica marinha da Baía de Santos e arredores. **Bol. Fac. Filos. Cienc. Let. Univ. S. Paulo Ser Bot.**, v.217, p.1-196, 1957.

KALDY, J.E.; DUNTON, K.H.; CZERNY, A.B. Variation in macroalgal species composition and abundance on a rock jetty in the northwest Gulf of Mexico. **Bot. Mar.**, v.38, p.519-527. 1995.

KENCH P.S.; BRANDER R.W. Wave processes on coral reef flats: implications for reef geomorphology using Australian case studies. **J. Coast. Res.**, v.22, p.209-223, 2006.

KIKUCHI, R.K.P. **Geomorfologia, Estratigrafia e Sedimentologia do Atol das Rocas (ReBio/ IBAMA-RN)**. (Dissertação de Mestrado) Curso de Pós-Graduação em Geologia, UFBA, Salvador, 1994, 144 p.

KIKUCHI, R.K.P.; LEÃO, Z.M.A.N. Rocas (Southwestern Equatorial Atlantic, Brazil): an atoll built primarily by coralline algae. INTERNATIONAL CORAL REEF SYMPOSIUM, 8, 1997, v.1, Panamá, **Proceedings...** 1997, p.731-736.

KIKUCHI, R. K. P. Atol das Rocas, litoral do nordeste do Brasil - único atol do Atlântico Sul Equatorial Ocidental. In: SCHOBENHAUS, C. *et al.* **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília, DNPM/CPRM - Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP), 2002. v.1, p. 379-390.

- KIKUCHI, R.K.P.; LEÃO, Z.M.A.N. The effects of Holocene sea level fluctuation on reef development and coral community structure, Northern Bahia, Brazil. **An. Acad. Bras. Ci.**, v.70, p.159-171, 1998.
- KINSEY, D. W. Metabolism, calcification and carbon production: I System level studies. INTERNATIONAL CORAL REEF CONGRESS, 5, 1985, v.4, Tahiti, **Proceedings...**, 1985, p. 505-526.
- KLEYPAS J.A., McMANUS, J.W.; MENEZ L.A. B. Environmental Limits to Coral Reef Development: Where Do We Draw the Line? **Amer. Zool.**, v.39: 146-159, 1999.
- KLUMPP, D.W.; MCKINNON A.D. Community structure, biomass and productivity of epilithic algal communities on the Great-Barrier-Reef - dynamics at different spatial scales. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v.86, p.77-89, 1992.
- KNOPPERS, B. et al. Compartments of the pelagic system and material exchange at the Abrolhos Bank Coral Reefs, Brazil. **Arch. Fish. Mar. Res.**, v.47, 285-306, 1999.
- KOOP, K. et al. Encore: The effect of nutrient enrichment on coral reefs. Synthesis of results and conclusions. **Marine Pollution Bulletin**, v.42, p.91-120, 2001.
- KRAUSE-JENSEN, D. et al. Production within dense mats of the filamentous macroalga *Chaetomorpha linum* in relation to light and nutrient availability. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v.134, p.207-216, 1996.
- LABOREL, J.L. A revised list of Brazilian scleractinians corals and descriptions of a new species. **Postilla Mus. Nat. Hist.**, Yale Univ. v.107, p.1-14, 1967
- LABOREL, J.L. Madreporaires et hydrocoralliaires récifaux des côtes brésiliennes. Systematique, ecologie, repartition verticale et geographic. **Ann. Inst. Oceanogr. Paris**, v.47, p.171-299, 1969
- LALLI, C.M.; PARSONS, T.R. **Biological Oceanography: an introduction**. 2.ed. Elsevier, Oxford, 1997. 320 p.
- LAPOINTE, B.E. BARILE, P.J.; MATZIE, W. Anthropogenic nutrient enrichment of seagrass and coral reef communities in the Lower Florida Keys: discrimination of local versus regional nitrogen sources. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v.38, p.23-58, 2004a.
- LAPOINTE, B.E. et al. The relative importance of nutrient enrichment and herbivory on macroalgal communities near Norman's Pond Cay, Exumas Cays, Bahamas: a natural enrichment experiment. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v.298, p.275-301, 2004b.
- LAPOINTE, B.E. LITTLER., M.M.; LITTLER, D.S. A comparison of nutrient-limited productivity in macroalgae from a Caribbean Barrier Reef and from a mangrove ecosystem. **Aquat. Bot.**, v.28, p.243-255, 1987.
- LAPOINTE, B.E. Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and Southeast Florida. **Limnol. Oceanogr.**, v.42, p.1119-1131, 1997.

LAPOINTE, B.E. Simultaneous top-down and bottom-up forces control macroalgal blooms on coral reefs (reply to the comment by Hughes et al.). **Limnol. Oceanogr.**, v.44, p.1586-1592. 1999.

LAPOINTE, B.E.; LITTLER, M.M.; LITTLER, D.S. A comparison of nutrient-limited productivity in macroalgae from a Caribbean Barrier Reef and from a mangrove ecosystem. **Aquat. Bot** , v.28, p.243-255, 1987.

LAPOINTE, B.E.; LITTLER, M.M.; LITTLER, D.S. Macroalgal overgrowth of fringing coral reefs at Discovery Bay, Jamaica: Bottom-up versus top-down control. INTERNATIONAL CORAL REEF SYMPOSIUM., 8, 1997, v.1, Panamá, **Proceedings...**, 1997, p. 927-932.

LAPOINTE, B.E.; LITTLER, M.M.; LITTLER, D.S. Nutrient availability to marine macroalgae in siliclastic versus carbonate-rich coastal waters. **Estuaries**, v.15, p.75-82. 1992a.

LAPOINTE, B.E.; LITTLER, M.M.; LITTLER, D.S. Modification of benthic community structure by natural eutrophication: the Belize Barrier Reef. INTERNATIONAL CORAL REEFS SYMPOSIUM, 7, 1992b, v.1, Guam., **Proceedings...**, 1992b, p.323-334.

LAPOINTE, B.E.; O'CONNEL, J. Nutrient-enhanced growth of *Cladophora prolifera* in Harrington Sound, Bermuda: eutrophication of a confined, phosphorous-limited ecosystem. **Estuar. Coast. Shelf., Sci.**, v.28, p.347-360, 1989.

LAPOINTE, B.E.; TENORE, K.R. Experimental outdoor studies with *Ulva fasciata* (Delile): I. Interaction of light and nitrogen on nutrient uptake, growth, and biochemical composition. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v.53, p.135-152, 1981.

LARKUM, A.W.D.; KOOP, K. Encore: Algal Productivity and possible paradigm shifts. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, vol.1: 881-884. 1997.

LARNED, S.T. Nitrogen- versus phosphorus-limited growth and sources of nutrients for coral reef macroalgae. **Mar. Biol.**, v.132, p.409-421, 1998.

LARNED, S.T.; ATKINSON, M.J. Effects of water velocity on NH<sub>4</sub> and PO<sub>4</sub> uptake and nutrient-limited growth in the macroalga *Dictyosphaeria cavernosa*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v.157, p.295-302, 1997.

LARNED, S.T.; STIMSON, J. Nitrogen-limited growth in the coral reef chlorophyte *Dictyosphaeria cavernosa*, and the effect of exposure to sediment-derived nitrogen on growth. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v.145, p.95-108, 1996.

LEÃO, Z.M.A.N. Abrolhos: o refúgio Pleistocênico de uma fauna terciária de corais. **Ver. Cien. Terra**, v.8, p.22-24. 1983.

LEÃO, Z.M.A.N. et al. The effects of Holocene sea level fluctuations on the morphology of the Brazilian coral reefs. **Rev. Bras. Geoc.**, v.15, p.154-157, 1985

LEÃO, Z.M.A.N. et al. A catastrophic coral cover decline since 3,000 years BP, northern Bahia, Brazil. INTERNATIONAL CORAL REEF SYMPOSIUM, 8, 1997, v.1, Panamá, 1997, p.583-588.

- LEÃO, Z.M.A.N. The coral reefs of Bahia: morphology, distribution and the major environmental impacts. **An. Acad. Bras. Ci.**, v.68, p.439-452, 1996.
- LEÃO, Z.M.A.N. The coral reefs of Southern Bahia. In: HETZEL, B.; CASTRO E.C.B. (Eds.). **Corals of Southern Bahia**. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro. 1994. p. 151-159.
- LEÃO, Z.M.A.N.; ARAUJO, T.M.F.; NOLASCO, M.C. The coral reefs off the coast of eastern Brazil. INTERNATIONAL. CORAL REEF SYMPOSIUM, 6, 1988, v.3, Townsville. **Proceedings...**, 1988, p.339-347.
- LEÃO, Z.M.A.N.; KIKUCHI, R.K.P. The Bahian coral reefs-from 7000 years BP to 2000 years AD. **Ci. Cult. J. Braz. Ass. Adv., Sci.** v.51, p. 262-273, 1999.
- LEÃO, Z.M.A.N.; KIKUCHI, R.K.P.; TESTA, V. Corals and Coral Reefs of Brazil. In: CORTÉS, J. (Ed.). **Latin American Coral Reefs**. Elsevier Science, Amsterdam, 2003. p. 9-52.
- LEVINTON, J.S. **Marine biology: function, biodiversity, ecology**. 2.ed. Oxford University Press, Oxford, 2001. 515 p.
- LEWIS, S.L. Herbivory on coral reefs: algal susceptibility to herbivorous fish. **Oecologia (Berlin)**, v.65, p.370-375, 1985.
- LEWIS, S.L. The role of herbivorous fish in the organization of a Caribbean reef community. **Ecol. Monogr.**, v.56, n.3, p.183-200, 1986
- LITTLER, M.M. Morphological form and photosynthetic performances of marine macroalgae: tests of a functional/form hypothesis. **Bot. Mar.**, v.22, p.161-165, 1980
- LITTLER M.M.; LITTLER, D.S.; TITLYANOV E.A. Comparison of N- and P-limited productivity between high granitic islands versus low carbonate atolls in the Seychelles Archipelago: a test of the relative-dominance paradigm. **Coral Reefs**, v.10, p.199-209, 1991.
- LITTLER, M.M. et al. Dominant macrophyte standing stocks, productivity and community structure on a Belizean barrier-reef. **Atoll Res. Bull.**, v.302: 1-24. 1987.
- LITTLER, M.M., LITTLER, D.S.; LAPOINTE, B.E. Modification of tropical reef community structure due to cultural eutrophication: the southwest coast of Martinique. **Proc. 7th Int. Coral Reef Symp.**, v.1, p.335-343, 1993.
- LITTLER, M.M., MURRAY, S.N.; ARNOLD, K.E. Seasonal-variations in net photosynthetic performance and cover of inter-tidal macrophytes. **Aquat. Bot.**, v.7, p.35-46, 1979.
- LITTLER, M.M.; ARNOLD, K.E. Primary productivity of marine macroalgal functional-form groups from southwestern North-America. **J. Phycol.**, 18, p.307-311, 1982.
- LITTLER, M.M.; LITTLER, D. S. Photosynthesis vs. Irradiance curves for six species of macroalgae from the Seychelles Islands under four levels of nutrient enrichment. **Atoll Res. Bull.**, v.374, 1992.



LITTLER, M.M.; LITTLER, D. S. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae - field and laboratory tests of a functional form model. **Am. Nat.**, v.116, p.25-44, 1980.

LITTLER, M.M.; LITTLER, D. S.; BROOKS, B.L. Harmful algae on tropical coral reefs: Bottom-up eutrophication and top-down herbivory. **Harmful Algae**, v.5, p.565-585, 2006.

LITTLER, M.M.; LITTLER, D.S. Assessment of coral reefs using herbivory/nutrient assays and indicator groups of benthic primary producers: a critical synthesis, proposed protocols, and critique of management strategies. **Aquatic. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.** v.17, p.195-215, 2007.

LITTLER, M.M.; LITTLER, D.S. **Caribbean reef plants:** an identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico. Offshore Graphics, Washington DC, 2000. 542p.

LITTLER, M.M.; LITTLER, D.S. Factors controlling relative dominance of primary producers on biotic reefs. Em: Herbivore-plant Interactions on Coral Reefs. Ogden, J.C.; Littler, M.M. (Eds.). INTERNATIONAL CORAL REEF CONGRESS, 5, 1985, v.4, Tahiti, **Proceedings...**, 1985, p.35-39.

LITTLER, M.M.; LITTLER, D.S. Models of tropical reef biogenesis: the contribution of algae. **Progr. Phycol. Res.**, v.3, p.323-364, 1984.

LITTLER, M.M.; LITTLER, D.S.; TAYLOR, P. Evolutionary strategies in a tropical barrier-reef system - functional-form groups of marine macroalgae. **J. Phycol.**, v.19, p.229-237. 1983.

LOBBAN, C.S.; HARRISON, P.J. **Seaweed ecology and physiology.** 2. ed. Cambridge University Press, Cambridge, 1997. 366p.

LOYA, Y. Effects of water turbidity and sedimentation on the community structure of Puerto Rico corals. **Bull. Mar. Sci.**, v.26, p.450-456, 1976.

MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. An equilibrium theory of insular zoogeography. **Evolution**, v.17, p.373-38, 1963.

MARQUES, L.V.; VILLACA, R.; PEREIRA, R.C. Susceptibility of macroalgae to herbivorous fishes at Rocas Atoll, Brazil. **Bot. Mar.**, v.49, p.379-385, 2006.

McCLANAHAN, T. R. et al. Interaction between inorganic nutrients and organic matter in controlling coral reef communities in Glovers Reef Belize. **Mar. Pollut. Bull.**, v.50, n.5, p. 566-575, 2005.

McCLANAHAN, T. R., CARREIRO-SILVA, M.; DiLORENZO, M. Effect of nitrogen, phosphorous, and their interaction on coral reef algal succession in Glover's Reef, Belize. **Mar. Pollut. Bull.**, v.54, p.1947-1957, 2007.

McCLANAHAN, T.R. Predation and the control of the sea urchin *Echinometra viridis* and fleshy algae in the patch reefs of Glovers Reef, Belize. **Ecosystems**, v.2, p.511-523, 1999.

McCLANAHAN, T.R. et al. Interaction between nutrients and herbivory in controlling algal communities and coral condition on Glover's Reef, Belize. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** v.261, p.135-147, 2003.

McCLANAHAN, T.R. Primary succession of coral reef algae: differing patterns on fished versus unfished reefs. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v.218, p.77-102, 1997.

McCOOK, L.J. Macroalgae, nutrients and phase shifts on coral reefs: scientific issues and management consequences for the Great Barrier Reef. **Coral Reefs**, v.18, p.357-367, 1999.

McGLATERY K.J.; MARINO, R.; HOWARTH R.W. Variable rates of phosphorous uptake by shallow marine carbonate sediments: mechanisms and ecological significance. **Biogeochem.**, v.25, p.127-146, 1994.

MILLIMAN, J.D. Four southwestern Caribbean atolls: Courtown Cays, Albuquerque Cays Roncador Bank and Serrana Bank. **Atoll Res. Bull.**, v.129, p.1-41, 1969.

MILLIMAN, J.D. The geomorphology and history of Hogsty Reef, a Bahamian atoll. **Bull. Mar. Sci.**, v.17, p.519-543, 1967.

MIYAJIMA, T. et al. Evaluation of spatial correlation between nutrient exchange rates and benthic biota in a reef-flat ecosystem by GIS-assisted flow-tracking. **J. Oceanogr.**, v.63, n.4, p.643-659, 2007.

MORAES, F.C.; MURICY, G. Distribuição de porífera no Atol das Rocas, Brasil. CONGRESSO LATINO-AMERICANO SOBRE CIÊNCIAS DEL MAR, 8, 1999, Trujillo, Peru, **Resúmenes ampliados...** Trujillo, Peru, 1999, p. 405-406.

MORK, E. et al. Top-down and bottom-up regulation of macroalgal community structure on a Kenyan reef. **Estuar. Coast. Shelf Sci.**, v.84, p.331-336, 2009.

MORRISON, D. Comparing fish and sea urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. **Ecol.**, v.69, p.1367-1382. 1988.

MORRISSEY, J. Community structure and zonation of macroalgae and hermatypic corals on a fringing-reef flat of Magnetic Island (Queensland, Australia). **Aquat. Bot.**, v.8, p.91-139. 1980.

NAKAMURA, T.; NAKAMORI, T. Estimation of photosynthesis and calcification rates at a fringing reef by accounting for diurnal variations and the zonation of coral reef communities on reef flat and slope: a case study for the Shiraho reef, Ishigaki Island, southwest Japan. **Coral Reefs**, v.28, p.229-250, 2009.

NETTO, S.A.; ATTRILL, M.J.; WARWICK, R.M. Sublittoral meiofauna and macrofauna of Rocas Atoll (NE Brazil): indirect evidence of a topographically controlled front. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v.179, p.175-186, 1999a.

NETTO, S.A.; WARWICK, R.M.; ATTRILL, M.J. Meiobenthic and macrobenthic community structure in carbonate sediments of Rocas Atoll (north-east, Brazil). **Estuar. Coast. Shelf Sci.**, v.48, n.1, p.39-50, 1999b.

- NEVES, G.; OMENA, E. Influence of sponge morphology on the composition of the polychaete associated fauna from Rocas Atoll, Northeast Brazil. **Coral Reefs**, v.22, p.123-129, 2003
- NORTON, T.A. Conflicting constraints on the form of intertidal algae. **Br. Phycol. J.**, v.26, p.203-218, 1991.
- NUNES, T.A. **Rodofíceas marinhas bentônicas do estado da Bahia, Brasil**. (Tese de Doutorado). Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil, 2005. 271 p.
- NYBAKKEN, J.W.; BERTNESS, M.D. **Marine biology: an ecological approach**. 6.ed. Pearson/Benjamin Cummings, San Francisco, 2004. 592 p.
- ODUM, H.T.; ODUM, E.P. Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok atoll. **Ecol. Monogr.**, v.25, p.291-320, 1955.
- OLIVEIRA-FILHO, E. C. Algas Marinhas do sul do estado do Espírito Santo (Brasil). I. Ceramiales. **Bol. Bot. Univ. S. Paulo**, v.343, n.26, p.1-277, 1969.
- OLIVEIRA-FILHO, E.C. **Algas marinhas bentônicas do Brasil**. (Tese de Livre Docência). Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil, 1977. 407 p.
- OLIVEIRA-FILHO, E.C.; UGADIM, Y. A survey of the marine algae of Atol das Rocas (Brazil). **Phycologia**, v.15, p.41-44, 1976.
- OLIVEIRA-FILHO, E.C.; UGADIM, Y. Novas referências de algas marinhas bentônicas para a flora brasileira. **Bol. Bot. Univ. S. Paulo**, p.71-91, 1974.
- PAULA, E. J. O Gênero *Sargassum* C. Ag. (Phaeophyta-Fucales) no litoral do Estado de São Paulo. **Bol. Bot. Univ. S. Paulo**, v.10, p.65-118. 1988.
- PAULA, A.F.; FIGUEIREDO, M.A.O.; CREED, J. C. Structure of the macroalgal community associated with the seagrass *Halodule wrightii* Ascherson in the Abrolhos Marine National Park, Brazil. **Bot. Mar.**, v.46, p.413-424, 2003.
- PEREIRA, S.M.B.; MANSILLA, A.O.M.; COCENTINO, A.L.M. Ecological aspects of a benthic marine algal community in southeast bay, Arquipélago of Fernando de Noronha, Brazil. **Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco**, v.24, p.157-163. 1996.
- PINTO-PAIVA, M; FONTELES-FILHO, A.A. Distribution and abundance of some benthic fishes in the Abrolhos area (Brazil). **Arq. Cienc. Mar.**, v.29, p.36-41, 1996.
- PITOMBO, F.; RATTO, C.C.; BELÉM, M.J.C. Species diversity and zonation pattern of hermatypic corals at two fringing reefs of Abrolhos archipelago, Brazil. INTERNATIONAL CORAL REEF SYMPOSIUM, 6, 1988, v.2, Townsville. **Proceedings...**, 1988, p.817-820.
- RIOS, E.C. Novas ocorrências de moluscos para o Atol das Rocas. ENCONTRO DE MALACOLOGISTAS BRASILEIROS, 5, 1979, Mossoró, Porto Alegre. **Anais...** Mossoró, Porto Alegre, 1979, p.109-112.

- RODRIGUES, C.L.; CAEIRO, S.; RAIKAR, S.V. Marine macrophyte communities on the reef flat at Agatti atoll (Lakshadweep, India). **Bot. Mar.**, v.40, p.557-568, 1997.
- ROSA, R.S.; MOURA, R.L. Visual assessment of reef community structure in the Atol das Rocas Biological Reserve, off Northeastern Brazil. INTERNATIONAL CORAL REEF SYMPOSIUM, 8, 1997, v.1, **Proceedings...**, 1997, p. 983-986.
- ROUGERIE, F. Nature and functioning of the atolls of Tuamotu Archipelago (French-Polynesia). **Oceanol. Acta**, v.18, p.61-78, 1995.
- ROUGERIE, F.; JEHLA, C.; TRICHET, J. Phosphorus pathways in atolls: Interstitial nutrient pool, cyanobacterial accumulation and Carbonate-Fluoro-Apatite (CFA) precipitation. **Mar. Geol.**, v.139, p.201-217, 1997.
- ROY, K.J.; SMITH, S.V. Sedimentation and coral reef development in turbid waters: Fanning Lagoon. **Pac. Sci.**, v.25, p.234-248, 1971.
- SABINO, C.M.; VILLAÇA, R. Estudo comparativo de métodos de amostragem de comunidades de costão. **Rev. Brasil Biol.**, v.59, p.407-419, 1999.
- SCHAFFELKE, B. Short-term nutrient pulses as tools to assess responses of coral reef macroalgae to enhanced nutrient availability. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, v.182, p.305-310, 1999.
- SCHAFFELKE, B.; KLUMPP, D.W. Biomass and productivity of tropical macroalgae on three nearshore fringing reefs in the central Great Barrier Reef, Australia. **Bot. Mar.**, v.40, p. 373-383. 1997.
- SCHAFFELKE, B.; MELLORS, J.; DUKE, N.C. Water quality in the Great Barrier Reef region: responses of mangrove, seagrass and macroalgal communities. **Mar. Pollut. Bull.**, v.51, p.279-296, 2005.
- SEBENS, K.P. Intertidal distribution of Zoanthids on the Caribbean coast of Panama: effects of predation and desiccation. **Bull. Mar. Sci.**, v.32, p.316-335, 1982.
- SILVA, R.L. et al. Structure of a bed of *Gracilaria* spp. (Rhodophyta) in northeastern Brazil. **Bot. Mar.**, v.30, p.517-523, 1987.
- SMITH, J.E.; SMITH, C.M.; HUNTER, C.L. An experimental analysis of the effects of herbivory and nutrient enrichment on benthic community dynamics on a Hawaiian reef. **Coral Reefs**, v.19, p.332-342, 2001.
- SMITH, M.K. et al. Kaneohe Bay sewage diversion experiment: perspectives on ecosystem responses to nutritional perturbation. **Pac. Sci.**, v.35, p.279-402, 1981.
- SMITH, S.V. Phosphorous versus nitrogen limitation in the marine environment. **Limnol. Oceanogr.**, v.29, p.1149-1160. 1984.
- SOROKIN, Y.I. Biomass, metabolic rates and feeding of some common reef zoantharians and octocorals. **Aus. J. Mar. Freshwat. Res.**, v.42, p.729-741, 1991.
- SOUZA W.L.F.; KNOPPERS, B. Fluxos de água e sedimentos na costa leste do Brasil: relação entre as tipologias e as pressões antrópicas. **Geoquim. Brasil.**, v.17, p.57-74, 2003

STENECK, R.S. The ecology of coralline algal crusts: convergent patterns and adaptive strategies. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v.17, p.273-303. 1986.

STIMSON, J.; LARNED, S., McDERMID, K. Seasonal growth of the coral reef macroalga *Dictyosphaeria cavernosa* (Forskal) Borgesen and the effects of nutrient availability, temperature and herbivory on growth rate. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** v.196, p.53-77. 1996.

STIMSON, J.; LARNED, S.T. Nitrogen efflux from the sediments of a subtropical bay and the potential contribution to macroalgal nutrient requirements. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, v.252, p.159-180, 2000.

STIMSON, J.; LARNED, S.T.; CONKLIN, E. Effects of herbivory, nutrient levels, and introduced algae on the distribution and abundance of the invasive macroalga *Dictyosphaeria cavernosa* in Kaneohe Bay, Hawaii. **Coral Reefs**, v.19, p.343-357, 2001.

STODDART, D. R. Ecology and morphology of recent coral reefs. **Biol. Rev. (Camb)**, v.44, p.433-498, 1969.

STODDART, D.R. Three Caribbean atolls: Turneffe Islands, Lighthouse Reef and Glover's Reef, British Honduras. **Atoll Res. Bull.**, v.87, p.1-151, 1962.

STRICKLAND, J.D.H.; PARSONS, T.R. **A practical handbook of seawater analysis**. Bull. Fish. Res. Bd Can., 167, 1972, 311 p.

SZMANT, A.M. Nutrient effects on coral reefs: the importance of topographic and trophic complexity on nutrient dynamics. In: INTERNATIONAL CORAL REEF SYMPOSIUM, 8, 1997, v.2, **Proceedings...**, 1997, p. 527-1532.

SZMANT, A.M. Nutrient enrichment on coral reefs: Is it a major cause of coral reef decline? **Estuaries**, v.25, p.743-766, 2002.

SZMANT-FROELICH, A. Functional Aspects of Nutrient Cycling on Coral Reefs. The Ecology of Deep and Shallow Coral Reefs. In: SYMPOSIA SERIES FOR UNDERSEA RESEARCH, 1, 1983, NOAA, Rockville, 1983. p.133-139.

TAYLOR, W.R. Marine algal flora of the Caribbean and its extension into neighboring seas. In: **Essays in the Natural Sciences in honor of Captain Allan Hancock**. University of Southern California Press, Los Angeles, 1955. p. 259-270.

TAYLOR, W.R. **Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas**. University of Michigan Press, Ann Arbor. 1960. 870 p.

TINOCO, I.M. Foraminíferos do Atol das Rocas. **Trabalhos do Instituto Oceanográfico da Universidade Federal de Pernambuco**, v.7/8, p.91-114, 1966.

VAN DEN HOEK, C. The possible significance of long-range dispersal for the biogeography of seaweeds. **Helgol. Wiss. Meeresunters.**, v.41, p.261-272, 1987.

VILLAÇA, R. Recifes Biológicos. In: PEREIRA, R.C.; SOARES, A. G. (Eds.). **Biologia Marinha**. 2.ed. Rio de Janeiro, Interciência, 2009. p.399-420.

VILLAÇA, R.; PITOMBO, F.B. Benthic communities of shallow-water reefs in Abrolhos, Brazil. **Rev. Bras. Oceanogr.**, v.45, p.35-43, 1998.

VILLAÇA, R.C. et al. Ecology of macroalgae from Atol das Rocas Reef, Brazil. **Phycologia**, 40 (Suppl. 4), 113. 2001.

VILLAÇA, R.C. et al. Flora Bentônica das Ilhas Oceânicas Brasileiras. In: ALVES, R.J.V.; CASTRO, J.W.A. (Eds.). **Ilhas oceânicas brasileiras: da pesquisa ao manejo**. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, p 105-146. 2006.

VILLAÇA, R.C.; JENSEN, V.K. *Dictyopteris jamaicensis* Taylor (Phaeophyceae, Dictyotales): nova ocorrência para o Atol das Rocas e primeira descrição para a costa brasileira. **Arquivos do Museu Nacional**, v.64, p.215 – 221, 2006.

VILLAS BÔAS, A.B.; FIGUEIREDO, M.A.O.; VILLAÇA, R.C. Colonization and growth of crustose coralline algae (Corallinales, Rhodophyta) on the Rocas Atoll. **Braz. J. Oceanogr.**, v.53, p.147-156, 2005.

VROOM, P.S. et al. Spatial heterogeneity of benthic community assemblages with an emphasis on reef algae at French Frigate Shoals, Northwestern Hawai'ian Islands. **Coral Reefs**, v.24, p.574-581, 2005.

WANDERS, J.B.W. The role of benthic algae in the shallow reef of Curaçao (Netherlands Antilles) II: Primary productivity of the *Sargassum* beds on the North-East Coast Submarine plateau. **Aquat. Bot.**, v.2, p. 327-335, 1976.

WEBB, K.L.; WIEBE, W.J. Nitrification on a coral reef. **Can. J. Microbiol.** v.21, p.1427-1431, 1975

WHEELER, P.A.; BJÖRNSAÄTER, B.R. Seasonal fluctuations in tissue nitrogen, phosphorous, and N:P for five macroalgal species common to the Pacific northwest coast. **J. Phycol.**, v.28, p.1-6, 1992.

YONESHIGUE, Y. **Taxonomie et Ecologie des Algues Marines dans la Région de Cabo Frio**. These présentée pour obtenir le grade de Docteur d'Etat-Sciences. Faculté des Sciences de Luminy. Marseille, Université Aix-Marseille II. 1985, 466 p.

YOUNG, P.S. Análise qualitativa e quantitativa da fauna associada a corais hermatípicos (Coelenterata, Scleractinia) nos recifes de João Pessoa, PB. **Rer. Bras. Biol.** v.46, p.99-126. 1986.

## **ANEXO I**

Artigo publicado na revista Botanica Marina:

**“Species composition and distribution of macroalgae on Atol das Rocas, Brazil, SW-Atlantic.”**

# Species composition and distribution of macroalgae on Atol das Rocas, Brazil, SW Atlantic

Roberto Villaça<sup>1</sup>, Adriana Carvalhal Fonseca<sup>2,\*</sup>,  
Viviane Köppe Jensen<sup>1</sup> and Bastiaan Knoppers<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Biologia Marinha, Instituto de Biologia, Universidade Federal Fluminense, Outeiro de São João Batista, s/n°, Niterói, RJ, 24001-970, Brazil

<sup>2</sup> Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio, Rodovia Maurício S. Sobrinho s/n°, Km 2, Florianópolis, SC, 88053-700, Brazil, e-mail: adricarvalhal@globo.com

<sup>3</sup> Programa de Pós-Graduação em Geoquímica, Instituto de Química, Universidade Federal Fluminense, Outeiro de São João Batista, s/n°, Niterói, RJ, 24020-141, Brazil

\* Corresponding author

## Abstract

This study, performed over the years 1999–2003, analyzed the species composition, spatial distribution and ecological aspects of macroalgal assemblages on Atol das Rocas reef, located 266 km off northeastern Brazil. It is the sole atoll in the South Atlantic and is almost completely built of coralline algae. Forty-seven new occurrences of macroalgae were recorded. Adding these to the previous studies, 143 taxa are now known for the local marine flora, with the Rhodophyta as the dominant group. New finds were mainly on the fore reef and in reef pools. The inner habitats (the reef flat, internal ridge and inner pools) harbored fewer macroalgal species than the outer habitats (the reef front, reef crest crevices and outer pools). Inner habitats are subject to prolonged desiccation and solar irradiation stress together with abrupt changes in temperature and salinity controlled by the water oscillations of the mesotidal regime within the atoll; the outer habitats are less affected by these short temporal impacts and are mainly governed by oceanic forcing. Atol das Rocas harbors some species unknown in other Brazilian waters, but these are common in Caribbean reef waters.

**Keywords:** biogeography; marine algae; Rocas Atoll; spatial distribution; species check-list.

## Introduction

Atol das Rocas is the first Marine Biological Reserve of Brazil; it was created in 1979. The reserve encompasses a surface area of about 360 km<sup>2</sup>, including its boundary beyond the reef ring down to a depth of 1000 m (Figure 1). In contrast to the atolls of Indo-Pacific and Caribbean waters,

which are mainly constructed by hermatypic corals, the reef framework of Atol das Rocas is largely composed of crustose coralline algae, foraminiferans and shells of gastropod mollusks (Gherardi and Bosence 2001).

Since the first international expeditions in the late 19th century, including the famous Challenger expedition of 1873–1876, the marine algae of Brazilian oceanic islands and Atol das Rocas have received little scientific attention until recently. The taxonomic information from these remote sites was sparse and species were generally obtained by dredging. It was only from the 1970s onwards that some oceanic islands of Brazilian waters, including Atol das Rocas, were subjected to more intensive studies of species composition among corals and macroalgae (Oliveira-Filho and Ugadim 1974, 1976, Gherardi and Bosence 1999, 2001). These studies made a significant contribution to the biogeography of Brazilian macroalgae. However, there is still a paucity of information on composition, spatial distribution and ecology of the benthic algae of these oceanic habitats.

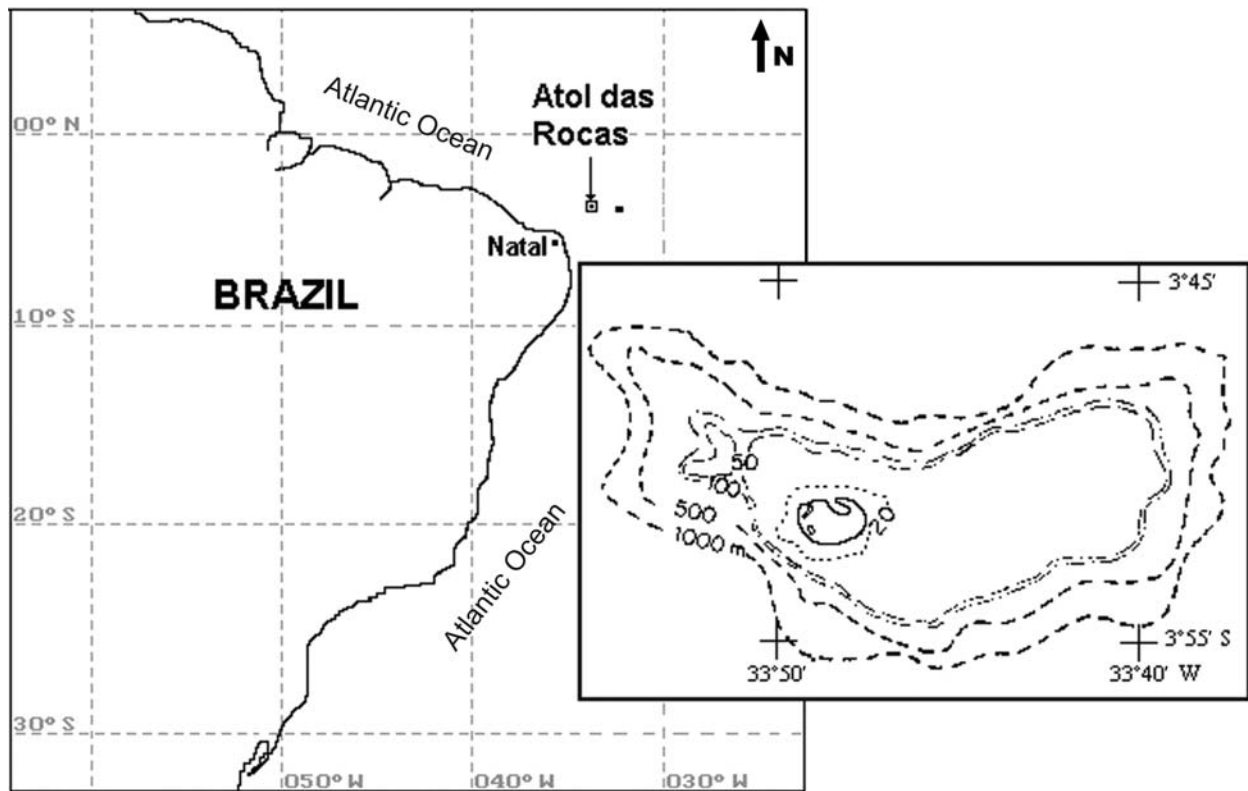
The main goal of this study was to update the taxonomic inventory of macroalgal species on Atol das Rocas, distinguishing patterns of occurrence and distribution. The data obtained were aimed at providing more detail on the descriptive ecology of the macroalgal community of this unique reef system in support of reserve management.

## Materials and methods

### Study area

Atol das Rocas is located in the southwestern Atlantic Ocean (3°51' S and 33°49' W), 266 km offshore from Rio Grande do Norte State, northeastern Brazil (Figure 1). It is the only atoll in the South Atlantic and one of the smallest in the world. It is elliptical, measuring 3.5 km across its larger E-W axis and 2.5 km across its smaller N-S axis. Figure 2 presents geomorphological configuration and different reef habitats comprising Atol das Rocas (Kikuchi and Leão 1997). The reef flat is limited by an algal ridge and is dominated by a coralline algal-vermetid gastropod association growing in linear ridges. Its surface is almost continuous, being interrupted only by a western and a northern channel, which divide the reef flat into a windward arch and a leeward arch. The reef flat harbors two sand cays on the western side and several pools of various sizes and depths, some of which are connected by a channel to the reef front even at low tide (outer pools), while others are not (inner pools). The other reef habitats are a permanent small shallow lagoon (<6 m deep) on the northwestern side, a large carbonate sandy deposit in the central reef flat and an internal algal ridge.





**Figure 1** Location of Atol das Rocas Marine Biological Reserve. The 1000 m isobath in the inset marks the reserve boundary.

The inner atoll reef flat itself is shallow and located  $\sim 2$  m above mean sea level (MSL), so that it is subject to prolonged desiccation and rather constant high irradiance levels in accordance with the tidal ranges experienced (compared to the outer reef habitats). The tidal regime affecting the atoll is semi-diurnal and mesotidal, with maximum amplitudes of 3.8 m (Gherardi and Bosence 2001). Surface water temperature of the external atoll part is about  $27^{\circ}\text{C}$  ( $25.5\text{--}28^{\circ}\text{C}$ ) and salinities are around 37 psu. Inside the reef, the water can reach  $39^{\circ}\text{C}$  in the small pools during low tide, and salinities can vary from 35–42 psu (Kikuchi and Leão 1997).

The climate of Atol das Rocas is controlled by the E-SE trade winds in accordance with the N-S migration of the intertropical convergence zone (ITCZ); oceanographic conditions are controlled by the South Equatorial Current (SEC). Wind-generated waves largely impinge upon the eastern windward portion of the atoll, with low-period values (4–7 s) and heights not beyond 2 m (Kikuchi and Leão 1997).

### Sampling and data analysis

Data were collected between 1999 and 2003 during seven 3-week field surveys, with four in winter months (July 1999, June 2000, 2001 and July 2002) and three in summer months (December 2000, March 2002 and December 2003).

Macroalgal samples were collected manually in different habitats of the reef. Most of sampling was done during low tides. Samples from pools and fore reef were taken by snor-

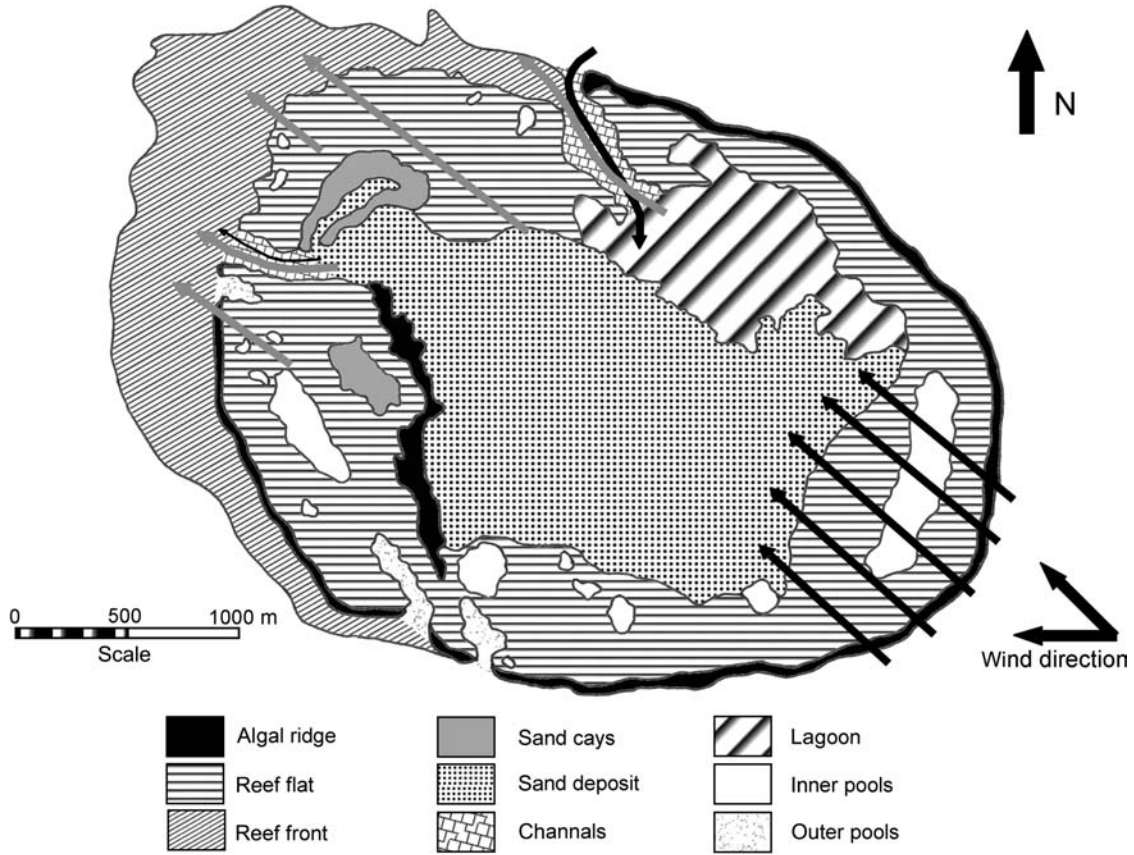
keling and also by SCUBA diving. All geomorphological features of the reef were visited more than once during the project, thus including a wide array of sampling points in all types of reef habitat. Current literature on macroalgal taxonomy from Brazil and the Caribbean were used for taxon identification. AlgaeBase (2008) was used for nomenclature. All the material collected is deposited in the herbarium of Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ).

In order to summarize differences in macroalgal spatial distribution among habitats of Atol das Rocas reef, a Bray Curtis between-sample distance index was calculated, based on the presence/absence of species (excluding doubtful records), and unweighted pair group method with arithmetic mean (UPGMA) cluster analyses were performed.

## Results

### Macroalgal species composition

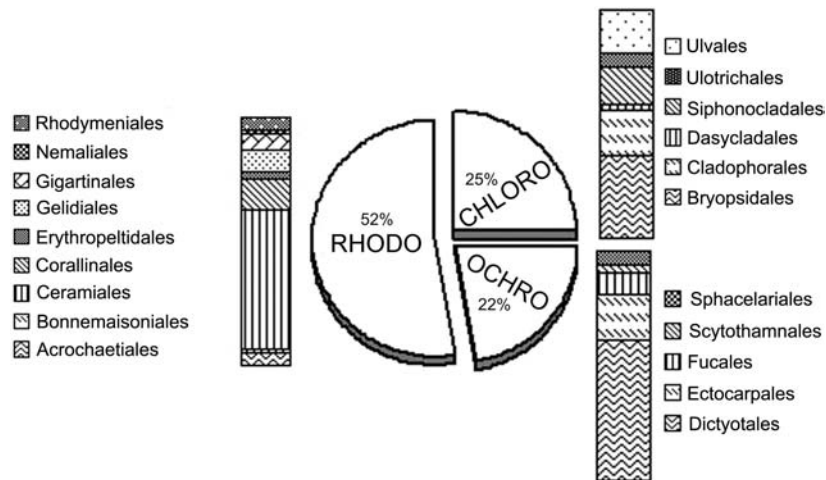
The present study revealed 47 additional new records of macroalgae for Atol das Rocas reef, with 14 Chlorophyta, 14 Ochrophyta and 19 Rhodophyta. One of the red algae (*Laurencia caraiibica*) and two of the brown algae (*Dictyota friabilis* and *Dictyopteris jamaicensis*) were recorded in our previous publications as new records for Brazil (Barbosa et al. 2003, Fujii and Villaça 2003, Villaça and Jensen 2006).



**Figure 2** Geomorphological structure of Atol das Rocas showing reef habitats and internal current circulation. Black arrows, flood tide; gray arrows, ebb tide.

Adding these new records to those described by Oliveira-Filho and Ugadim (1976) and Gherardi and Bosence (1999), 143 taxa are now known for the marine flora of Atol das Rocas; 52% of them are Rhodophyta, 25% are Chlorophyta and 22% are Ochrophyta (Figure 3). It is worth emphasizing

that two red taxa described by Oliveira-Filho (1976), *Galaxaura lapidescens* (Ellis *et* Sol.) Lamour. and *G. squallida* Kjellm. are considered synonyms of *G. rugosa* in Algae-Base (2008) (Table 1). The R/P (Feldmann 1937) and (R+C)/P (Cheney 1977) indices, commonly used for describing bio-



**Figure 3** Proportions of macroalgal taxa in Atol das Rocas. RHODO, Rhodophyta; CHLORO, Chlorophyta; OCHRO, Ochrophyta.

**Table 1** List of 143 macroalgal species recorded for Atol das Rocas.

Macroalgal species	A	B	C
<b>Chlorophyta</b>			
<i>Acrochaete viridis</i> (Reinke) R. Nielsen	1	–	1
<i>Anadyomene saldanhae</i> A.B. Joly et E.C. Oliveira	–	–	1
<i>Anadyomene stellata</i> (Wulfen) C. Agardh	1	–	–
<i>Blastophysa rhizopus</i> Reinke	1	–	–
<i>Bryopsis pennata</i> J.V. Lamouroux	1	–	1
<i>Bryopsis pennata</i> var. <i>secunda</i> (Harvey) Collins et Hervey	1	–	1
<i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C. Agardh	–	–	1
<i>Caulerpa cupressoides</i> (West) C. Agardh	–	–	1
<i>Caulerpa cupressoides</i> var. <i>lycopodium</i> Weber-van Bosse	1	–	1
<i>Caulerpa mexicana</i> Sonder ex Kützing	–	–	1
<i>Caulerpa pusilla</i> (Kützing) J. Agardh	–	–	1
<i>Caulerpa pusilla</i> var. <i>mucronata</i> A.B. Joly et Sazima	–	–	1
<i>Caulerpa verticillata</i> J. Agardh	–	–	1
<i>Cladophora brasiliiana</i> G. Martens	1	–	–
<i>Cladophora dalmatica</i> Kützing	–	–	1
<i>Cladophora vagabunda</i> (Linnaeus) Hoek	–	–	1
<i>Cladophoropsis membranacea</i> (Hofman Bang ex C. Agardh) Børgesen	1	–	1
<i>Codium intertextum</i> F.S. Collins et Hervey	1	–	1
<i>Codium repens</i> Vickers	–	–	1
<i>Derbesia</i> sp.	–	–	1
<i>Dictyosphaeria ocellata</i> (M.A. Howe) J.L. Olsen-Stojkovich	1	–	1
<i>Dictyosphaeria versluysii</i> Weber-van Bosse	1	–	1
<i>Enteromorpha multiramosa</i> Bliding	1	–	1
<i>Neomeris annulata</i> Dickie	–	–	1
<i>Petrosiphon adhaerens</i> M.A. Howe	1	–	–
<i>Phaeophila dendroides</i> (P.L. Crouan et H.M. Crouan) Batters	1	–	–
<i>Phyllocladon anastomosans</i> (Harvey) Kraft et M.J. Wynne	1	–	1
<i>Pringsheimiella scutata</i> (Reinke) Marchewianka	1	–	–
<i>Rhizoclonium</i> sp.	–	–	1
<i>Ulothrix</i> sp.	1	–	–
<i>Ulva fasciata</i> Delile	1	–	–
<i>Ulva flexuosa</i> Wulfen	1	–	–
<i>Ulva lactuca</i> Linnaeus	1	–	1
<i>Urospora penicilliformis</i> (Roth) J.E. Areschoug	1	–	–
<i>Valonia macrophysa</i> Kützing	–	–	1
<i>Valonia ventricosa</i> J. Agardh	1	–	1
Total taxa	22	0	26
<b>Ochrophyta</b>			
<i>Asteronema breviarticulatum</i> (J. Agardh) Ouriques et Bouzon	1	–	1
<i>Bachelotia antillarum</i> (Grunow) Gerloff	1	–	–
<i>Canistrocarpus cervicornis</i> (Kützing) De Paula et De Clerck	–	–	1
<i>Canistrocarpus crispatus</i> (J.V. Lamouroux) De Paula et De Clerck	–	–	1
<i>Dictyopteris delicatula</i> J.V. Lamouroux	1	–	1
<i>Dictyopteris jamaicensis</i> W.R. Taylor	–	–	1
<i>Dictyopteris justii</i> J.V. Lamouroux	1	–	1
<i>Dictyota bartayresiana</i> J.V. Lamouroux	1	–	1
<i>Dictyota ciliolata</i> Sonder ex Kützing	1	–	1
<i>Dictyota crenulata</i> J. Agardh	1	–	–
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) J.V. Lamouroux	1	–	–
<i>Dictyota dichotoma</i> var. <i>intricata</i> (C. Agardh) Greville	1	–	–
<i>Dictyota friabilis</i> Setchell	–	–	1
<i>Dictyota guineensis</i> (Kützing) P.L. Crouan et H.M. Crouan	–	–	1
<i>Dictyota menstrualis</i> (Hoyt) Schnetter, Hörning et Weber-Peukert	–	–	1
<i>Dictyota mertensii</i> (Martius) Kützing	–	–	1
<i>Dictyota pinnatifida</i> Kützing	–	–	1
<i>Dictyota pulchella</i> Hörnig et Schnetter	–	–	1
<i>Ectocarpus variabilis</i> Vickers	1	–	–
<i>Feldmannia indica</i> (Sonder) Womersley et A. Bailey	1	–	–
<i>Feldmannia lebelii</i> (Areschoug ex P.L. Crouan et H.M. Crouan) G. Hamel	1	–	–

(Table 1 continued)

Macroalgal species	A	B	C
<i>Hinckia mitchelliae</i> (Harvey) P.C. Silva	–	–	1
<i>Kuetzingiella elachistaeformis</i> (Heydrich) M. Balakrishnan <i>et</i> Kinkar	1	–	–
<i>Lobophora variegata</i> (J.V. Lamouroux) Womersley <i>ex</i> Oliveira	1	–	1
<i>Padina</i> sp.	–	–	1
<i>Sargassum hystrix</i> J. Agardh	–	–	1
<i>Sargassum polyceratum</i> Montagne	1	–	1
<i>Sargassum vulgare</i> C. Agardh	–	–	1
<i>Spatoglossum schroederi</i> (C. Agardh) Kützing	–	–	1
<i>Sphacelaria brachygona</i> Montagne	1	–	–
<i>Sphacelaria rigidula</i> Kützing	1	–	–
<i>Styopodium zonale</i> (J.V. Lamouroux) Papenfuss	1	–	1
Total taxa	18	0	21
Rhodophyta			
<i>Acrochaetium hypneae</i> (Børgesen) Børgesen	1	–	–
<i>Acrochaetium microscopicum</i> (Nägeli <i>ex</i> Kützing) Nägeli	1	–	–
<i>Acrochaetium phacelorhizum</i> Børgesen	1	–	–
<i>Acrochaetium unipes</i> Børgesen	1	–	–
<i>Anotrichium tenue</i> (C. Agardh) Nägeli	1	–	1
<i>Antithamnion antillanum</i> Børgesen	–	–	1
<i>Antithamnionella graeffei</i> (Grunow) Athanasiadis	1	–	–
<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan de Saint-Léon	1	–	–
<i>Botryocladia pyriformis</i> (Børgesen) Kylin	–	–	1
<i>Bryothamnion triquetrum</i> (S.G. Gmelin) M.A. Howe	1	–	1
<i>Centroceras clavulatum</i> (C. Agardh) Montagne	1	–	1
<i>Centrocerocolax ubatubensis</i> A.B. Joly	1	–	–
<i>Ceramium brasiliense</i> A.B. Joly	1	–	–
<i>Ceramium brevizonatum</i> var. <i>caraibicum</i> H.E. Petersen <i>et</i> Børgesen	1	–	1
<i>Ceramium codii</i> (H. Richards) Mazoyer	1	–	–
<i>Ceramium dawsonii</i> A.B. Joly	1	–	–
<i>Ceramium luetzelburgii</i> O.C. Schmidt	1	–	1
<i>Ceramium vagans</i> P.C. Silva	1	–	–
<i>Champia minuscula</i> A.B. Joly <i>et</i> Ugadim	1	–	1
<i>Champia parvula</i> (C. Agardh) Harvey	–	–	1
<i>Chondracanthus acicularis</i> (Roth) Fredericq	–	–	1
<i>Chondrophycus flagelliferus</i> (J. Agardh) K.W. Nam	–	–	1
<i>Chondrophycus papillosum</i> (C. Agardh) D.J. Garbary <i>et</i> J.T. Harper	1	–	–
<i>Crouania attenuata</i> (C. Agardh) J. Agardh	1	–	1
<i>Dasya rigidula</i> (Kützing) Ardissonne	1	–	–
<i>Digenea simplex</i> (Wulfen) C. Agardh	1	–	1
<i>Dipterosiphonia dendritica</i> (C. Agardh) F. Schmitz	1	–	–
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh	1	–	–
<i>Galaxaura rugosa</i> (J. Ellis <i>et</i> Solander) J.V. Lamouroux	1	–	1
<i>Gayliella transversalis</i> (F.S. Collins <i>et</i> Hervey) T.O. Cho <i>et</i> Fredericq	1	–	–
<i>Gelidiella acerosa</i> (Forsskål) Feldmann <i>et</i> G. Hamel	1	–	1
<i>Gelidiella setacea</i> (Feldmann) Feldmann <i>et</i> G. Hamel	1	–	1
<i>Gelidiopsis intricata</i> (C. Agardh) Vickers	1	–	1
<i>Gelidiopsis planicaulis</i> (W.R. Taylor) W.R. Taylor	1	–	1
<i>Gelidiopsis variabilis</i> (J. Agardh) Schmitz	–	–	1
<i>Gelidium americanum</i> (W.R. Taylor) Santelices	–	–	1
<i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis	–	–	1
<i>Griffithsia caribaea</i> G. Feldmann	1	–	–
<i>Griffithsia schousboei</i> Montagne	1	–	1
<i>Herposiphonia secunda</i> (C. Agardh) Ambronn	1	–	1
<i>Herposiphonia secunda</i> f. <i>tenella</i> (C. Agardh) M.J. Wynne	1	–	1
<i>Heterosiphonia crispella</i> (C. Agardh) M.J. Wynne	1	–	–
<i>Hydrolithon pachydermum</i> (Foslie) J.C. Bailey, J.E. Gabel <i>et</i> D.W. Freshwater	–	1	1
<i>Hypnea musciformis</i> (Wulfen) J.V. Lamouroux	1	–	1
<i>Hypnea spinella</i> (C. Agardh) Kützing	1	–	1
<i>Hypnea volubilis</i> Searles	–	–	1
<i>Jania adhaerens</i> J.V. Lamouroux	–	–	1



(Table 1 continued)

Macroalgal species	A	B	C
<i>Jania capillacea</i> Harvey	1	–	1
<i>Jania pumila</i> J.V. Lamouroux	1	–	1
<i>Jania Rubens</i> (Linnaeus) J.V. Lamouroux	1	–	–
<i>Laurencia caraibica</i> P.C. Silva	–	–	1
<i>Laurencia decumbens</i> Kützinger	1	–	–
<i>Laurencia intricata</i> J.V. Lamouroux	–	–	1
<i>Laurencia microcladia</i> Kützinger	–	–	1
<i>Laurencia oliveirana</i> Yoneshigue	–	–	1
<i>Lithophyllum</i> sp.	–	1	1
<i>Lithoporella</i> sp.	–	1	1
<i>Lomentaria rawitsheri</i> A.B. Joly	–	–	1
<i>Lophosiphonia obscura</i> (C. Agardh) Falkenberg	1	–	–
<i>Neosiphonia tepida</i> (Hollenberg) S.M. Guimarães et M.T. Fujii	–	–	1
<i>Nitophyllum punctatum</i> (Stackhouse) Greville	–	–	1
<i>Pleonosporium polystichum</i> E.C. Oliveira	–	–	1
<i>Pneophyllum fragile</i> Kützinger	–	–	1
<i>Polysiphonia atlantica</i> Kapraun et J.N. Norris	1	–	–
<i>Polysiphonia exilis</i> Harvey	1	–	–
<i>Polysiphonia havanensis</i> Montagne	1	–	–
<i>Polysiphonia saccorhiza</i> (F.S. Collins et Hervey) Hollenberg	1	–	–
<i>Polysiphonia scopulorum</i> Harvey	1	–	–
<i>Polysiphonia subtilissima</i> Montagne	1	–	–
<i>Sahlingia subintegra</i> (Rosenvinge) Kormmann	1	–	1
<i>Spermothamnion investiens</i> (Crouan et Crouan in Schramm et Mazé) Vickers	1	–	–
<i>Sporolithon</i> sp.	–	1	1
<i>Taenioma nanum</i> (Kützinger) Papenfuss	1	–	–
<i>Wrangelia argus</i> (Montagne) Montagne	1	–	1
<i>Wurdemannia miniata</i> (Sprengel) Feldmann et G. Hamel	1	–	–
Total taxa	52	4	45

A, species recorded by Oliveira-Filho and Ugadim (1976); B, species recorded by Gherardi and Bosence (1999); C, species recorded in this study.

geographical patterns by seaweed phylum ratios (Kaldy et al. 1995; Guimaraens and Coutinho 1996; Figueiredo et al. 2008), were 2.4 and 3.5, respectively.

In accordance with the percentage numbers of taxa, the Chlorophyta comprised the following dominant orders: Bryopsidales (36%), Cladophorales (19%), Ulvales (19%) and Siphonocladales (17%). The family Udoteaceae was not represented (Genus *Halimeda*, *Penicillus* and others); members of this taxon are extremely common in other reef areas of Brazil and Caribbean. Within the Ochrophyta, the Dictyotales was the dominant order, with 63% of the total taxa, followed by Ectocarpales (19%), Fucales (9%) and Sphacelariales (6%). Among the Rhodophyta, 56% of taxa belonged to the order Ceramiales, the richest order in species at Atol das Rocas. Other orders were of secondary importance and included Corallinales (12%), Gelidiales (9%) and Gigartinales (7%). Two orders, the Halymeniales and Gracilariales, present in most of the coralline areas of Brazil, were not found on Atol das Rocas (Figure 3). Among the Corallinales, Gherardi and Bosence (1999) identified *Porolithon* cf. *pachydermum*, *Porolithon* sp., *Lithophyllum* sp., *Lithoporella* sp. and *Sporolithon* sp. Nevertheless, Villas Bôas et al. (2005) confirmed only the presence of one species of *Porolithon*, i.e., *P. pachydermum*, with two distinct growth forms, which may have led to misinterpretation by Gherardi and

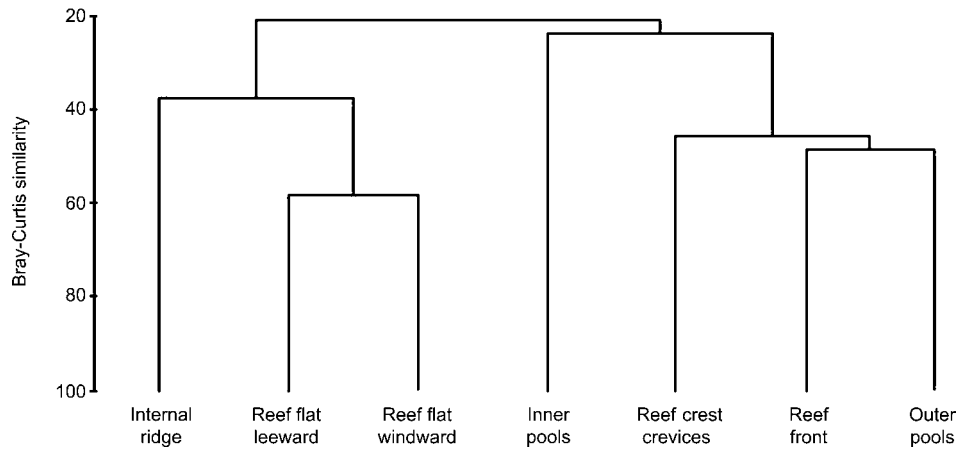
Bosence (1999) of two distinct species. It is worth emphasizing that *P. pachydermum* is considered a synonym of *Hydrolithon pachydermum* by AlgaeBase (2008).

### Spatial distribution

The most suitable habitats for the development of macroalgae in the atoll were the reef flat, the algal ridge (reef crest and internal ridge), the pools and the reef front. However, in some areas of the reef, macroalgae were found on soft substrata, sometimes at high densities, like the green carpet of *Enteromorpha multiramosa* and *Rhizoclonium* sp., over some parts of the sand deposit.

The reef flat has a physiognomic monotony, with few dominant organisms that replace others in different areas. The macroalgae are the dominant organisms on most of the reef flat. *Digenea simplex* and *Dictyosphaeria ocellata* are the most frequent fleshy macroalgae there. *Gelidiella acerosa* is also common, but with more localized distribution on certain areas of the reef flat. It should be pointed out that the whole substratum is composed of the crustose coralline *Hydrolithon pachydermum* (live and/or dead crusts depending on the part of the reef).

The reef crest surface is almost devoid of fleshy macroalgae, probably due to the strong wave action; it is colonized



**Figure 4** Clustering of reef habitat samples by algal composition. Cluster algorithm was UPGMA.

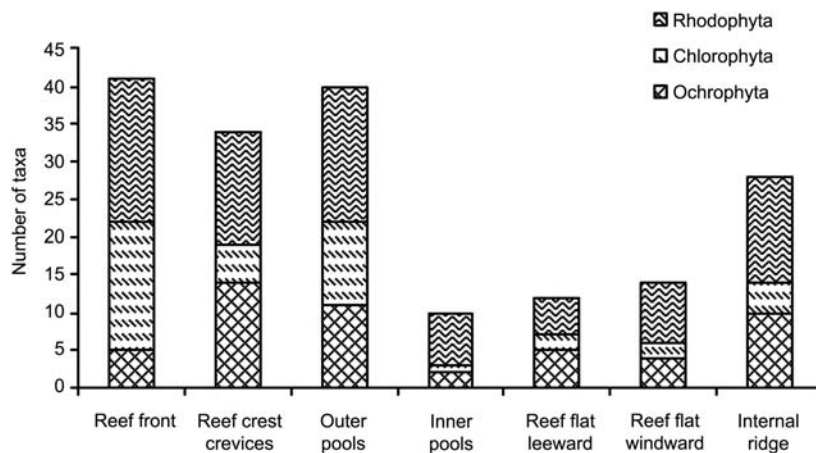
mainly by *Hydrolithon pachydermum*. However, there are many depressions and crevices that harbor a relative richness of species, such as *Anadyomene saldanhae*, *Caulerpa* spp., *Codium* spp., *Dictyota* spp., *Lobophora variegata*, *Galaxaura rugosa*, *Gelidiopsis* spp. and *Gelidiella* spp. The internal ridge is connected with the reef flat, so that its species composition is almost the same as the reef flat.

There is a clear contrast between the fore reef bottom, and the reef flat surface. On the leeward side, on the reef front wall at 1–3 m depth, the bottom is covered by *Bryopsis plumosa* and *Dictyota friabilis*, giving a green or blue color (respectively) to the reef. Between 3 and 6 m depth, dense populations of *Bryothamnion triquetrum* are found. *Sargassum polyceratum* is also abundant close to the reef slope. On the reef slope, in 6–15 m depth, the brown algae are conspicuous, with large patches of *Dictyopteris jamaicensis*, *D. justii*, *Styopodium zonale* and *Dictyota* spp. Green carpets of *Caulerpa verticillata* develop remarkably in some areas at the same depth, which give a coloration of different tones from green to brown.

The reef pools are variable, mostly between those with outer or inner locations. Outer pools occur at greater depths

(5–15 m) and have a more complex hard bottom; *Caulerpa* spp. are very common, along with *Jania* spp. turfs, and others like *Dictyota* spp. and *Lobophora variegata* occur in deeper parts. In the shallower inner pools (2–3 m), which are dominated by a sandy bottom with sparse patch reefs, there is generally a calcareous substratum at the lateral borders or on the small internal reefs. *Gelidiella setacea* is the most common alga at shallow depths, and in deeper parts, the pool walls are dominated by the *Galaxaura rugosa* and *Lobophora variegata*. In the less illuminated parts of the pools, long purple filaments of Cyanobacteria were common.

Cluster analysis (Figure 4) showed a clear spatial distinction between the inner intertidal habitats (internal ridge and reef flat) and the others close to or on the external side of the reef (reef front, reef crest and outer pools). The inner pools differed from the two groups and seem to be a system apart. The number of macroalgal taxa in each reef habitat (Figure 5) explains much of the differences among them. The inner habitats were poorer in numbers of macroalgal species than the outer ones. The inner pools were least speciose. The deeper habitats (reef front and outer pools) had the greatest proportion of Ochrophyta in comparison to Chlorophyta.



**Figure 5** Number of macroalgal taxa in each reef habitat.

## Discussion and conclusion

### Species composition

This study encountered 47 macroalgal taxa additional to the 93 taxa recorded by Oliveira-Filho and Ugadim (1976) and the three coralline algae collected by Gherardi and Bosence (1999). As such, the total is now 143 taxa in the marine flora of Atol das Rocas, with most being red seaweeds. The main differences between this study and that of Oliveira-Filho and Ugadim (1976) lie in the taxonomic composition of Chlorophyta and Ochrophyta, which may be attributed to the fact we included a larger number of habitats than the earlier study.

The total number of taxa found on Atol das Rocas is comparable to Fernando de Noronha Archipelago (157) and the Abrolhos Bank (148), the two best studied reef areas of Brazilian waters (Villaça et al. 2006). The dominance of red algae, with the order Ceramiales being dominant, is still comparable with other Brazilian reef areas (Figueiredo et al. 2008). Likely, the predominance of the order Bryopsidales and Cladophorales within the phylum Chlorophyta and the order Dictyotales and Ectocarpales within the Ochrophyta, are also characteristics of Brazilian reef sites as a whole. However, the macroalgal communities of Atol das Rocas reef revealed some peculiarities, such as the absence of the family Udoteacea within the order Bryopsidales and the lack of members of orders Halymeniales and Gracilariales. These orders contain common genera in other reef areas of the Caribbean and Brazil, including *Halimeda*, *Udotea* and *Gracilaria* (Silva et al. 1987, Pereira et al. 1996, Paula et al. 2003, Nunes 2005, Figueiredo et al. 2008).

### Spatial distribution

The spatial distribution of macroalgal species of Atol das Rocas appears to be largely correlated with the gradient of physical factors, such as desiccation, irradiance, temperature and salinity. The reef flat is totally emerged during low tide. Therefore, the inner intertidal habitats, internal ridge and reef flat, are subjected to lengthy periods of aerial exposure, which results in intense desiccation stress for the macroalgal communities. These habitats harbor low species richness and are dominated by turf-forming and crustose macroalgal species, such as *Digenea simplex*, *Gelidiella acerosa*, *Dictyosphaeria ocellata* and *Hydrolithon pachydermum*, which are known to endure desiccation (Littler et al. 1987, Norton 1991, Airoidi et al. 1996, Larned and Atkinson 1997). The reef crest, although also submitted to aerial exposure during low tides, is less affected by desiccation, as it receives continuous spray from wave action. The retention of water in some depressions and crevices, allows the development of a relatively high floral richness, including some fleshy macroalgal species.

The inner pools, although retaining water during low tide, are very shallow, such that the algal community is subjected to intense solar radiation, high water temperatures and salinities. The negative effects of solar radiation, salinity and temperature fluctuations in shallow parts of the reef flat have

been described elsewhere (Morrissey 1980, Morrison 1988, Marques et al. 2006). The reduced availability of hard substratum in the inner pools limits seaweed attachment.

The reef front and the outer pools, on the other hand, are constantly submerged and extend to greater depths, and support a richer flora. Fleshy macroalgae, such as *Bryothamnion trichaetum*, *Caulerpa verticillata*, *Dictyota* spp., *Dictyopteris* spp., *Sargassum polyceratium* and *Styopodium zonale*, are dominant in these habitats, with a great proportion of Ochrophyta species. In Atol das Rocas, the proportion of Ochrophyta species at depths below 6 m is likely associated with a more physically stable environment in terms of solar irradiance and lack of desiccation. Increasing fleshy macroalgal cover across the reef from the inner to the outer areas, with correlated decreasing turf algal cover, is a pattern also observed in other reef habitats (Morrissey 1980, Littler et al. 1987, Rodrigues et al. 1997).

The relative dominance theory model (RDT; Littler and Littler 1984) predicts that fleshy macroalgal cover increases under conditions of high nutrient availability and low herbivory pressure. The fore reef zone of Rocas, with its fleshy macroalgae, corresponds to sites subjected to intense external physical energy due to wave action and concomitant vertical mixing of the water column. These processes induce constant replenishment of waters and dissolved nutrients that are made available to the macroalgal communities, potentially enhancing primary production. Several other studies have reported on these mechanisms of nutrient dynamics in these fore reef habitats (Lobban and Harrison 1997, Vroom et al. 2005). Moreover, the force of water movement may also prevent intense grazing by fishes and echinoids (Connor and Adey 1977).

### Biogeography patterns

The phytogeographic Feldmann and Cheney indices values were  $<4$ , which is unexpectedly low for tropical regions. The low values observed are indicative that the Rhodophyta and Chlorophyta phylum are under-represented in Atol das Rocas. The lack of the family Udoteacea, as well as the orders Halymeniales and Gracilariales certainly contribute to this anomaly. Figueiredo et al. (2008) also found lower Feldmann and Cheney indices than expected in some regions of the northern and northeastern Brazilian coast. These were mainly attributed to the scarcity of local studies in some areas and also to the low number of species in areas subject to the impact of continental runoff and higher turbidities. In fact, the richness of the Atol das Rocas reef flora (and those of other Brazilian reef areas) is relatively low compared to the Caribbean (Littler and Littler 2000, Figueiredo et al. 2008). It is possible that the Brazilian reefs are either still understudied or exposed to additional unknown perturbations compared to other regions. For Rocas Atoll we postulate that the harsher physical conditions prevailing in the intertidal habitats (such as prolonged desiccation periods together with the intense solar irradiation governing the reef flat over more than 8 h during semi-diurnal tidal cycles) may contribute to reduced richness and skewed biogeographic indices. Other possible explanations for this low floral richness are simply

the isolation of Atol das Rocas reef and its minute size. Van den Hoek (1987) postulated that the low number of species in the floras of some Atlantic islands might reflect the difficulties in the establishment of seaweeds from donor areas and also the species-area relationship. Following MacArthur and Wilson's (1963) classical theory, as a small isolated island, Atol das Rocas reef may have fewer species than the mainland and larger nearer islands, because immigration rate is lower and species extinction is higher on small, distant islands.

The Brazilian flora was originally thought to be derived from the Caribbean, as the species compositions were described as being similar for both areas (Taylor 1955, Diaz-Piferrer 1969, Oliveira-Filho 1977). Recently, Horta et al. (2001) argued that the Brazilian marine flora was not of Caribbean origin, but Indo-Pacific, with the species being transported and introduced to the South Atlantic by the changing circulation patterns of the oceanic currents during continental drift in the Cretaceous period. The similarities between the Brazilian and Caribbean flora were attributed to a common Indo-Pacific source, but dissemination took place through independent oceanographic and geological processes. Almost all elements of the flora of Atol das Rocas are encountered along the tropical Atlantic girdle from West Africa, Brazil to the Caribbean, and endemic species are absent. However, the local marine flora of Rocas harbors some species, such as *Acrochaetium unipes* and *Dictyopteris jamaicensis* that are unknown in the remainder of Brazilian waters, but are common in Caribbean reef waters. The fact that the north and northeastern Brazilian flora, including the reef environments, are still under-studied is a suitable explanation for these findings. However, it should be realized that Atol das Rocas is the only atoll in the South Atlantic and the remainder of the Brazilian reef environments are coastal fringing systems affected by the continent, and some scattered hard substratum volcanic oceanic islands. The larger carbonate Abrolhos reef system, located towards the south in shallower waters harbors a specific geomorphological formation (Leão et al. 2003) and is also affected by coastal land runoff (Knoppers et al. 1999, Souza and Knoppers 2003).

This work is a contribution to a better understanding of South Atlantic island marine phytogeography. It also reinforces the need for more intensive studies on Brazilian reef environments and the need for enforcing strict environmental Brazilian laws implemented for the preservation of Atol das Rocas Marine Reserve.

## Acknowledgements

To the Brazilian Environmental Agency "Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade" – ICMBio – for the research facilities at the Marine Biological Reserve of Atol das Rocas, and Maurizélia Brito, the reserve manager; and to the foundation "Fundação O Boticário de Proteção à Natureza" for financial support. Pedro de Senna Figueiredo, Leonardo Santi, Alexandre Almeida, Cláudio Pezzela (*in memoriam*) for essential help in fieldwork. B. Knoppers is a senior research fellow of CNPq (Grant Nr. 306157/2007-1).

## References

- Airoldi, L., M. Fabiano and F. Cinelli. 1996. Sediment deposition and movement over a turf assemblage in shallow rocky coastal area of the Ligurian Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 133: 241–251.
- Barbosa, J.P., V.L. Teixeira, R. Villaçã, R.C. Pereira, J.L. Abrantes and I.C.P.P. Frugulhetti. 2003. A dolabellane diterpene from the Brazilian brown alga *Dictyota paffii*. *Biochem. Syst. Ecol.* 31: 1451–1453.
- Cheney, D.F. 1977. R+C/P, a new improved ratio for comparing seaweed floras. *J. Phycol.* 13(Suppl): 12.
- Connor, J.L. and W.H. Adey. 1977. The benthic algal composition standing crop and productivity of a Caribbean algal ridge. *Atoll Res. Bull.* 211: 1–15.
- Diaz-Piferrer, M. 1969. Distribution of the marine benthic flora of the Caribbean Sea. *Caribb. J. Sci.* 9: 3–4.
- Feldmann, J. 1937. Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côtes des Albères. *Rev. Algol.* 10: 1–33.
- Figueiredo, M.A.O., P.A. Horta, A.G. Pedrini and J.M.C. Nunes. 2008. Benthic marine algae of the coral reefs of Brazil: a literature review. *Oecol. Bras.* 12: 258–269.
- Fujii, M.T. and R.C. Villaçã. 2003. On the occurrence of *Laurencia caraiibica* (Ceramiales, Rhodophyta) in Atol das Rocas, Brazil. *Hydrobiologica* 13: 33–38.
- Gherardi, D.F.M. and D.W.J. Bosence. 1999. Modeling of the ecological succession of encrusting organisms in recent coralline-algal frameworks from Atol das Rocas, Brazil. *Palaios* 14: 145–158.
- Gherardi, D.F.M. and D.W.J. Bosence. 2001. Composition and community structure of the coralline algal reefs from Atol das Rocas, South Atlantic, Brazil. *Coral Reefs* 19: 205–219.
- Guimaraens, M.A. and R. Coutinho. 1996. Spatial and temporal variation of benthic marine algae at the Cabo Frio upwelling region, Rio de Janeiro, Brazil. *Aquat. Bot.* 52: 283–299.
- Horta, P.A., E. Amancio, C.S. Coimbra and E.C. Oliveira. 2001. Considerações sobre a distribuição e origem da flora de macroalgas marinhas brasileiras. *Hoehnea* 28: 243–265.
- Kaldy, J.E., K.H. Dunton and A.B. Czerny. 1995. Variation in macroalgal species composition and abundance on a rock jetty in the northwest Gulf of Mexico. *Bot. Mar.* 38: 519–527.
- Kikuchi, R.K.P. and Z.M.A.N. Leão. 1997. Rocas (Southwestern Equatorial Atlantic, Brazil): an atoll built primarily by coralline algae. *Proc. 8th Intern. Coral Reef Symp.* 1: 731–736.
- Knoppers, B., M. Meyerhofer, J. Dutz, R. Lopes, T. Leipe and R. de Camargo. 1999. Compartments of the pelagic system and material exchange at the Abrolhos Bank coral reefs, Brazil. *Arch. Fish. Mar. Res.* 47: 285–306.
- Larned, S.T. and M.J. Atkinson. 1997. Effects of water velocity on NH<sub>4</sub> and PO<sub>4</sub> uptake and nutrient-limited growth in the macroalga *Dictyosphaeria cavernosa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 157: 295–302.
- Leão, Z.M.A.N., R.K.P. Kikuchi and V. Testa. 2003. Corals and coral reefs of Brazil. In: (J. Cortés, ed.). *Latin American coral reefs*. Elsevier Science, Amsterdam. pp. 9–52.
- Littler, M.M. and D.S. Littler. 1984. Models of tropical reef biogenesis: the contribution of algae. *Progr. Phycol. Res.* 3: 323–364.
- Littler, M.M. and D.S. Littler. 2000. *Caribbean reef plants: an identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico*. Offshore Graphics, Washington, DC. p. 542.
- Littler, M.M., P.R. Taylor, D.S. Littler, R.H. Sims and J.N. Norris. 1987. Dominant macrophyte standing stocks, productivity and



- community structure on a Belizean barrier-reef. *Atoll Res. Bull.* 302: 1–24.
- Lobban, C.S. and P.J. Harrison. 1997. *Seaweed ecology and physiology*. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 366.
- MacArthur, R.H. and E.O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373–387.
- Marques, L.V., R. Villaca and R.C. Pereira. 2006. Susceptibility of macroalgae to herbivorous fishes at Rocas Atoll, Brazil. *Bot. Mar.* 49: 379–385.
- Morrison, D. 1988. Comparing fish and sea urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. *Ecology* 69: 1367–1382.
- Morrissey, J. 1980. Community structure and zonation of macroalgae and hermatypic corals on a fringing-reef flat of Magnetic Island (Queensland, Australia). *Aquat. Bot.* 8: 91–139.
- Norton, T.A. 1991. Conflicting constraints on the form of intertidal algae. *Br. Phycol. J.* 26: 203–218.
- Nunes, T.A. 2005. Rodofíceas marinhas bentônicas do estado da Bahia, Brasil. Doctorate Thesis. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. pp. 271.
- Oliveira-Filho, E.C. and Y. Ugadim. 1974. Novas referências de algas marinhas bentônicas para a flora brasileira. *Bolm. Bot. Univ. S. Paulo* 2: 71–91.
- Oliveira-Filho, E.C. and Y. Ugadim. 1976. A survey of the marine algae of Atol das Rocas (Brazil). *Phycologia* 15: 41–44.
- Oliveira-Filho, E.C. 1977. Algas marinhas bentônicas do Brasil. Free Docence Thesis. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. p. 407.
- Paula, A.F., M.A.O. Figueiredo and J.C. Creed. 2003. Structure of the macroalgal community associated with the seagrass *Halodule wrightii* Ascherson in the Abrolhos Marine National Park, Brazil. *Bot. Mar.* 46: 413–424.
- Pereira, S.M.B., A.O.M. Mansilla and A.L.M. Cocentino. 1996. Ecological aspects of a benthic marine algal community in southeast bay, Arquipélago of Fernando de Noronha, Brazil. *Trabalhos Oceanográficos da Universidade Federal de Pernambuco* 24: 157–163.
- Rodrigues, C.L., S. Caeiro and S.V. Raikar. 1997. Marine macrophyte communities on the reef flat at Agatti atoll (Lakshadweep, India). *Bot. Mar.* 40: 557–568.
- Silva, R.L., S.M.B. Pereira, E.C. Oliveira and V.R. Eston. 1987. Structure of a bed of *Gracilaria* spp. (Rhodophyta) in north-eastern Brazil. *Bot. Mar.* 30: 517–523.
- Souza W.L.F. and B. Knoppers. 2003. Fluxos de água e sedimentos na costa leste do Brasil: relação entre as tipologias e as pressões antrópicas. *Geoquim. Brasil.* 17: 57–74.
- Taylor, W.R. 1955. Marine algal flora of the Caribbean and its extension into neighboring seas. In: (Allan Hancock Foundation, ed.) *Essays in the natural sciences in honor of Captain Allan Hancock*. University of Southern California Press, Los Angeles. pp. 259–270.
- van den Hoek, C. 1987. The possible significance of long-range dispersal for the biogeography of seaweeds. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 41: 261–272.
- Villaça, R.C. and V.K. Jensen. 2006. *Dictyopteris jamaicensis* Taylor (Phaeophyceae, Dictyotales): nova ocorrência para o Atol das Rocas e primeira descrição para a costa brasileira. *Arquivos do Museu Nacional* 64: 215–221.
- Villaça, R.C., A.G. Pedrini, S.M.B. Pereira and M.A.O. Figueiredo. 2006. Flora Bentônica das Ilhas Oceânicas Brasileiras. In: (R.J.V. Alves and J.W.A. Castro, eds) *Ilhas oceânicas brasileiras: da pesquisa ao manejo*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília. pp. 105–146.
- Villas Bôas, A.B., M.A.O. Figueiredo and R.C. Villaça. 2005. Colonization and growth of crustose coralline algae (Corallinales, Rhodophyta) on the Rocas Atoll. *Braz. J. Oceanogr.* 53: 147–156.
- Vroom, P.S., K.N. Page, K.A. Peyton and J.K. Kukea-Shultz. 2005. Spatial heterogeneity of benthic community assemblages with an emphasis on reef algae at French Frigate Shoals, Northwestern Hawai'ian Islands. *Coral Reefs* 24: 574–581.

Received 4 September, 2009; accepted 29 October, 2009; online first 18 March, 2010

## ANEXO II

Emails comprovando o aceite do artigo **“Reef flat community structure of Atol das Rocas, NE-Brazil, SW-Atlantic”**, pela revista Aquatic Biology.

De: <nicole@int-res.com>  
Para: <adricarvalho@globo.com>  
Assunto: Ms. No. 201001005, Aquatic Biology  
Data: quarta-feira, 24 de março de 2010 11:58

Aquatic Biology  
Ms. No. 201001005  
Title: REEF FLAT COMMUNITY STRUCTURE OF ATOL DAS ROCAS, NE-BRAZIL,  
SW ATLANTIC

Dear Dr. Carvalho Fonseca,

I now have in hand three evaluations of the manuscript that you submitted for publication in Aquatic Biology and I have examined the documents myself.

The consensus is that your manuscript is acceptable for publication in Aquatic Biology. However, as you will see from the comments made by the reviewers, some revision is required before the manuscript can be sent on for publication. We ask that you address these comments by either (i) clearly and explicitly defining what changes you have made to satisfy each comment/criticism, or (ii) by arguing your point, thoroughly and convincingly, in response to any comment with which you disagree. I will evaluate your responses, and the revised manuscript, myself.

Please note that -- contrary to Hans Heinrich Janssen's email of Nov. 6 -- AB is no longer being published with free Open Access (OA). The free OA policy ended with Vol. 8 (last week), and beginning with Vol. 9 only mss submitted before Sep. 1, 2009, are published with free OA. You will have an opportunity to purchase OA when you receive proofs.

In making your revisions, pay close attention to the Guidelines for Aquatic Biology Authors, and particularly the Guidelines to Authors on Figure Preparation (see <http://www.int-res.com/journals/figure-guidelines/>). Make sure that your Figures are easily readable and formatted and sized to fit the page dimensions of the Journal. Your manuscript cannot be processed for publication until all aspects of the presentation conform to the Aquatic Biology standard.

Please weigh carefully the need for each Table, Figure and citation. Publication cannot be considered unless all aspects of your presentation conform to Aquatic Biology standards. Aquatic Biology is receiving more high-quality manuscripts than can be published; thus write as succinctly as possible. All Aquatic Biology manuscripts must have been approved by all authors and, wherever pertinent, institutional leaders; studies must have been conducted in accordance with institutional, national and international guidelines concerning the use of animals in research and/or the sampling of endangered species. Therefore, if relevant, please provide a statement to this effect.

Thank you for your patience with the evaluation process and for choosing Aquatic Biology as an outlet for your work.

If you have any specific questions, please send an email to: Nicole Taros at the Editorial Office ([nicole@int-res.com](mailto:nicole@int-res.com)).

Sincerely,

Matthias Seaman  
Responsible Editor

P.S. Give my regards to Bastiaan, if he remembers me from Kiel (>30 yr ago).

Attached Files:

all reviews.pdf AB\_201001005\_0\_s\_8.pdf

---

This email has been scanned by the MessageLabs Email Security System.  
For more information please visit <http://www.messagelabs.com/email>

---

\_\_\_\_\_ Informação do ESET NOD32 Antivirus, versão da vacina 4971 (20100324)  
\_\_\_\_\_

A mensagem foi verificada pelo ESET NOD32 Antivirus.

<http://www.eset.com>

De: <nicole@int-res.com>  
Para: <adricarvalho@globo.com>  
Assunto: Ms. No. 201001005, Aquatic Biology  
Data: terça-feira, 30 de março de 2010 08:59

Aquatic Biology  
Ms. No. 201001005  
Title: REEF FLAT COMMUNITY STRUCTURE OF ATOL DAS ROCAS, NE-BRAZIL,  
SW ATLANTIC

Dear Dr. Carvalho Fonseca,

Today we received another review of your manuscript (see below). We will be sure that these comments will be helpful to improve your manuscript.

Sincerely yours,

Angela, on behalf of

Nicole Taros

----- rev. # 4

This revised manuscript describes benthic communities on a subtropical atoll. I have read over all the reviewer comments and author replies, as well as the revised manuscript.

I agree with the reviewers that this is a purely descriptive report, with no clear quantification of physical variables. It does carefully describe the benthic community at several locations on this atoll, which is dominated by algae. As such, it deserves publication, and the journal Aquatic Biology appears to be a good choice.

In their revision, the authors appear to have addressed all of the major criticisms of the reviewers, such as creating a more concise text, correctly applying terms, clarifying sampling methods, etc. As the manuscript stands now, it is a fairly concise description of the algal and benthic animal assemblages of this atoll. The text on the causes of assemblage structure is necessarily speculative. The authors now have made it clear that they are only speculating on these causes, which may at some point be tested in the future.

The only major problems I now see with this manuscript are that the English continues to be awkward in places, with small grammar and wording mistakes. I suggest that a scientific editor or a native English speaker hired by the authors go over this manuscript, and attempt to weed out these small mistakes before the manuscript is published.

----- end

Editorial Office Aquatic Biology

nicole@int-res.com  
Fax: +49 4132 8883  
Tel: +49 4132 7127

---

This email has been scanned by the MessageLabs Email Security System.  
For more information please visit <http://www.messagelabs.com/email>

---

\_\_\_\_\_ Informação do ESET NOD32 Antivirus, versão da vacina 4984 (20100330)

---

A mensagem foi verificada pelo ESET NOD32 Antivirus.

<http://www.eset.com>

**ANEXO III:** Coordenadas geográficas (Datum WGS 84) das estações de amostragem de cobertura dos organismos bênticos no platô recifal (T1-T10) e coleta de água ao longo do sistema recifal (A1-A6) e na Baía da Lama (B1-B5).

ESTAÇÕES		COORDENADA (S)	COORDENADA (W)	
<b>Transecões de cobertura</b>	T1	03 <sup>0</sup> 51'32,8''	33 <sup>0</sup> 49'02,6''	
	T2	03 <sup>0</sup> 51'24,3''	33 <sup>0</sup> 48'57,6''	
	T3	03 <sup>0</sup> 51'42,6''	33 <sup>0</sup> 48'43,4''	
	T4	03 <sup>0</sup> 52'05,4''	33 <sup>0</sup> 49'03,3''	
	T5	03 <sup>0</sup> 51'42,1''	33 <sup>0</sup> 49'03,8''	
	T6	03 <sup>0</sup> 51'25,8''	33 <sup>0</sup> 48'33,4''	
	T7	03 <sup>0</sup> 51'40,4''	33 <sup>0</sup> 47'34,6''	
	T8	03 <sup>0</sup> 51'46,2''	33 <sup>0</sup> 47'27,9''	
	T9	03 <sup>0</sup> 52'28,5''	33 <sup>0</sup> 48'25,6''	
	T10	03 <sup>0</sup> 52'21,7''	33 <sup>0</sup> 48'40,2''	
<b>Coleta de água</b>	Ao longo do sistema recifal	A1	03 <sup>0</sup> 50'59,8''	33 <sup>0</sup> 48'15,4''
		A2	03 <sup>0</sup> 51'19,4''	33 <sup>0</sup> 48'15,3''
		A3	03 <sup>0</sup> 51'27,2''	33 <sup>0</sup> 48'01,3''
		A4	03 <sup>0</sup> 51'39,4''	33 <sup>0</sup> 48'39''
		A5	03 <sup>0</sup> 51'37,1''	33 <sup>0</sup> 49'01,5''
		A6	03 <sup>0</sup> 51'31,5''	33 <sup>0</sup> 49'09,7''
	Baía da Lama	B1	03 <sup>0</sup> 51'36''	33 <sup>0</sup> 48'57,1''
		B2	03 <sup>0</sup> 51'33,4''	33 <sup>0</sup> 48'54,6''
		B3	03 <sup>0</sup> 51'29,9''	33 <sup>0</sup> 48'50,9''
		B4	03 <sup>0</sup> 51'28,7''	33 <sup>0</sup> 48'48,4''
		B5	03 <sup>0</sup> 51'27,2''	33 <sup>0</sup> 48'46,4''