

OECOLOGIA BRASILIENSIS

Omena, E.P. & Souza M.M. 1999. Efeito da predação no desenvolvimento inicial da comunidade incrustante na região da Urca, Baía de Guanabara, RJ. pp. 213-227. In Silva, S.H.G. & Lavrado, H.P. (eds). *Ecologia dos Ambientes Costeiros do Estado do Rio de Janeiro*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VII. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

EFEITO DA PREDACÃO NO DESENVOLVIMENTO INICIAL DA COMUNIDADE INCRUSTANTE NA REGIÃO DA URCA, BAÍA DE GUANABARA, RJ

OMENA, E.P. & SOUZA M.M.

Resumo:

A influência da predação por peixes no desenvolvimento inicial da comunidade incrustante foi avaliada através de experimentos de exclusão na Região da Urca. Utilizaram-se painéis de compensado naval (400 cm²) inseridos verticalmente em diferentes tipos de gaiolas que visavam testar os efeitos da predação (tratamentos gaiola e controle) e artefatos (tratamentos luz e corrente). Estes 4 tratamentos foram distribuídos em 4 blocos aleatórios, permanecendo imersos a uma profundidade de 1 m, durante o período de setembro de 1992 a janeiro de 1993 (4 meses). A cada quinze dias determinava-se a porcentagem de cobertura das espécies incrustantes presentes nos painéis. O estabelecimento inicial da comunidade foi bastante semelhante nos diversos tratamentos. Os hidrozoários foram os pioneiros, substituídos pelos serpulídeos. Após 75 dias de imersão, os tratamentos começaram a se diferenciar. Ao final do experimento, dois padrões foram observados: a dominância de balanídeos nos painéis sujeitos à predação, e de briozoários em painéis protegidos. Estes resultados indicam que o efeito da predação pode variar de acordo com o estágio sucessional, sendo esse mais importante a partir do 3^o mês do desenvolvimento da comunidade.

Palavras-chave: comunidade incrustante, experimento de exclusão, predação, desenvolvimento inicial, Baía de Guanabara.

Abstract:

“Predation effect on the early development of the fouling community at Urca Region, Guanabara Bay, Rio de Janeiro”

The influence of fish predation on the early fouling community development was evaluated by exclusion experiments. Plywood panels were vertically fixed to different types of exclusion cages to distinguish the effects of predation (cage and control treatments) and common caging artifacts (light and current treatments). The experiment design consisted of 4 random blocks submitted to 4 different treatments, that were submerged at 1 m deep by a floating device, from Sept/92 to Jan/93 (4 months). The percent cover of sessile species was recorded twice a month. The initial settlement of fouling community was very similar in all treatments. The dominance of hydrozoans on initial panels was followed by serpulids. Two patterns of community development could be observed after 75 days: the dominance of balanids on panels exposed to predation and dominance of bryozoans on protected ones. The effect of fish predation was observed from the 3rd month on, indicating that community development can change with successional stage.

Key-words: fouling community, exclusion experiment, initial development, predation, Guanabara Bay.

Introdução

Os estudos que envolvem manipulações experimentais controladas têm sido bastante eficientes em identificar os fatores determinantes da organização e estrutura de comunidades bentônicas marinhas, permitindo a proposição de modelos e paradigmas sobre sua natureza (Connell, 1975; Underwood & Denley, 1984; Underwood & Anderson, 1994). Grande parte destes estudos foram conduzidos com espécies bentônicas da epifauna associadas a substratos rochosos. Isto se deve, em parte, à facilidade em desenvolver experimentos com estes organismos, pois além de serem sésseis, podem colonizar substratos artificiais, que podem ser replicados e manipulados experimentalmente (Osman, 1977; Turner & Todd, 1993).

Estudos sobre o desenvolvimento da comunidade ao longo do tempo têm sido uma das abordagens mais freqüentes. Durante a sucessão, os padrões de abundância das espécies dependem das interações entre elas, já que as espécies colonizadoras podem facilitar, tolerar ou inibir a fixação das espécies de colonização posterior (Connell & Slatyer, 1977). A existência de processos sucessionais e o mecanismo pelo qual estes operam em comunidades incrustantes marinhas têm sido fonte de muita discussão. Alguns trabalhos sustentam o conceito clássico de sucessão, no qual as espécies pioneiras facilitam a fixação de outras espécies de colonização posterior (Dean & Hurd, 1980; Turner, 1983). Em contraste, outros estudos revelam que não há uma sucessão previsível e unidirecional, e que fatores relacionados a intensidade do recrutamento, história de vida das espécies, habilidade competitiva e predação sejam mecanismos importantes para os processos de desenvolvimento da comunidade (Sutherland, 1974; Osman, 1978; Sutherland & Karlson, 1977; Breitburg, 1985; McCook & Chapman, 1993; Turner & Todd, 1993).

Vários autores têm verificado, através da manipulação experimental de consumidores, que estes exercem um papel importante sobre a taxa de sucessão, podendo esta ser acelerada (Lubchenco & Menge, 1978; Sousa, 1979; Day & Osman, 1981) ou retardada (Tamelen, 1987; Farrell, 1991). Outros, ainda, sustentam que não existe qualquer influência destes consumidores (Turner, 1983).

Embora muitos estudos recentes apontem a importância ecológica de peixes predadores em comunidades epibênticas (Kennelly, 1991; Ojeda & Dearborn, 1991), a intensidade da atividade predatória e seus efeitos permanecem pouco claros. Em experimentos de exclusão, verificou-se uma mudança na composição específica das comunidades (Otsuka & Dauer, 1982; Keough, 1984). Entretanto, ainda são escassos os registros do impacto dos peixes sobre o processo sucessional de comunidades incrustantes (Mook, 1981; Smedes & Hurd, 1981).

Apesar do extenso número de estudos a respeito do efeito da predação na organização de comunidades de costões rochosos de zonas temperadas, poucas são as informações acerca dos seus efeitos sobre comunidades marinhas tropicais

(Day, 1977; Menge & Lubchenco, 1981). Na costa brasileira predominam ainda estudos de caráter descritivo, e portanto pouco esclarecedores sobre os efeitos das interações biológicas nas comunidades.

Este estudo teve como objetivo verificar o efeito da predação por peixes sobre o desenvolvimento inicial da comunidade incrustante na Região da Urca, procurando responder as seguintes perguntas: (I) A predação por peixes interfere no estabelecimento inicial da comunidade? (II) Em que momento do desenvolvimento o efeito da predação é evidenciado? (III) De que forma os predadores influenciam o desenvolvimento?

Material e Métodos

Área de estudo

O local escolhido para o desenvolvimento do presente experimento localiza-se na região da Urca, situada próximo à entrada da Baía de Guanabara no Rio de Janeiro ($22^{\circ}56,3'S$ e $43^{\circ}16'W$; Fig. 1). Em função de sua localização, a região da Urca sofre tanto a influência de águas oceânicas como também de águas oriundas do fundo da baía. Segundo Silva *et al.* (1989), o grau de eutrofização da região da Urca favorece a presença de uma grande variedade de organismos bentônicos filtradores.

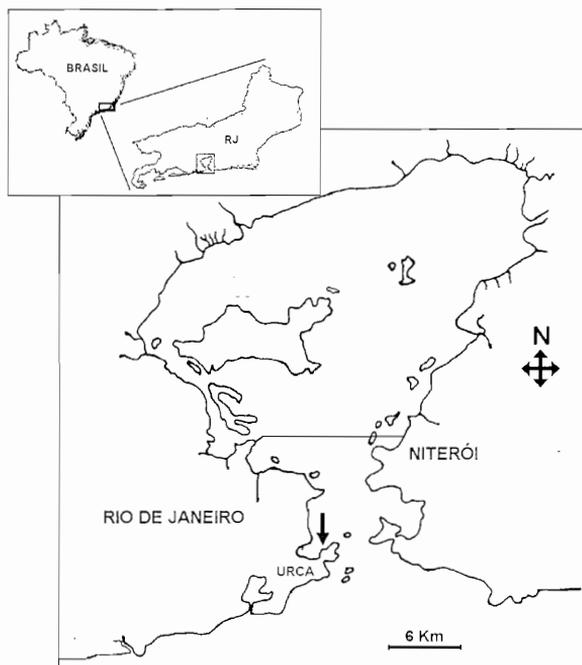


Figura 1 - Mapa da área de estudo, localizando a estação de coleta (Região da Urca - Baía de Guanabara - RJ)

Desenho Experimental

Para o estudo da comunidade incrustante, utilizaram-se painéis de compensado naval (400 cm^2) inseridos verticalmente em diversos tipos de gaiolas de alumínio. Apesar de ser uma metodologia bastante utilizada, vários autores têm advertido sobre o uso de gaiolas de exclusão para avaliar efeitos da predação, uma vez que podem produzir artefatos como redução de luminosidade e do hidrodinamismo, o que pode vir a afetar os organismos e dificultar a interpretação dos resultados (Hall *et al.* 1990). De forma a analisar separadamente os efeitos da predação e do artefato, foram utilizadas três tipos de gaiolas (30x30x20 cm) cobertas por telas de aço galvanizado (11,6 mm de malha). No tratamento gaiola, o painel foi totalmente coberto por telas; no tratamento luz, a tela se restringiu à parte superior da gaiola; no tratamento corrente, a tela recobria as duas laterais da gaiola. Foram ainda utilizados painéis controle para o acompanhamento da comunidade na ausência de qualquer anteparo (Fig.2). Os 4 tratamentos foram dispostos em 4 blocos aleatórios (Krebs, 1989), distando 30 cm um do outro, fixados à 1 m da superfície, em uma estrutura flutuante localizada em uma área afastada 6 m da costa cuja profundidade era de 14 m.

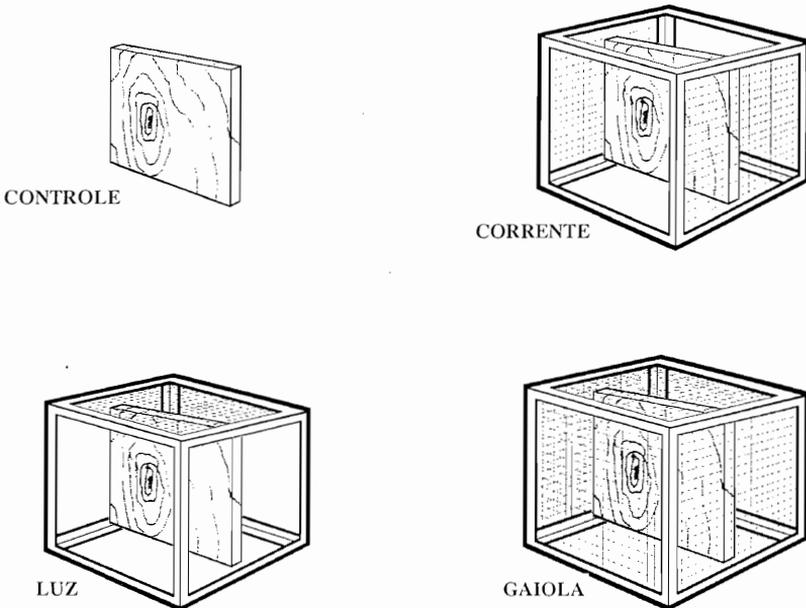


Figura 2: Esquema dos quatro tratamentos utilizados no experimento.

Tratamento e análise de dados

A análise da comunidade presente nos painéis foi realizada quinzenalmente de forma não destrutiva, a fim de registrar a seqüência do seu desenvolvimento sem afetar os organismos. Determinava-se a porcentagem de cobertura dos organismos sésseis através do método de pontuação (Sutherland, 1974), utilizando-se um gride de 100 interseções. Concomitantemente processava-se a limpeza das malhas das gaiolas que, muitas vezes, estavam colmatadas por organismos incrustantes. O experimento teve início em setembro de 1992, sendo finalizado em janeiro de 1993.

Eventualmente eram capturados peixes que estavam associados à comunidade incrustante presente nos painéis, para análise do seu conteúdo digestivo. Os itens alimentares foram analisados qualitativamente através do método de ocorrência (Hyslop, 1980), onde a presença do item alimentar é expressa como porcentagem do total de tratos digestivos analisados.

Para classificar as comunidades com relação aos diversos tratamentos e aos estágios de desenvolvimento, foi utilizado o Índice de Morisita-Horn indicado por Wolda (1981) e posterior análise de agrupamento (UPGMA). Com este mesmo objetivo, utilizou-se também análise multivariada (Análise de Componentes Principais - PCA), utilizando amostras referentes ao 1^a, 2^a, 3^a e 4^a mês de imersão.

Resultados

Os organismos mais abundantes durante o experimento foram: o hidrozoário **Obelia dichotoma**, o briozoário **Bugula neritina**, serpulídeos e balanídeos. Os hidrozoários foram os colonizadores iniciais dos painéis, predominando apenas nas primeiras semanas de experimento. Com 15 dias, sua cobertura nos painéis era superior a 50% em todos os tratamentos, reduzindo-se na etapa subsequente. Aos 45 dias estes foram praticamente substituídos pelos serpulídeos, que se tornaram organismos dominantes durante grande parte do experimento, ocupando superfícies maiores que 50% nos painéis gaiola, luz e corrente. Embora os balanídeos e briozoários tenham colonizado os painéis no início do experimento, somente vieram a se destacar no período final. Os balanídeos foram mais abundantes nos painéis controle, luz e corrente e os briozoários destacaram-se principalmente nos painéis gaiola (Fig.3).

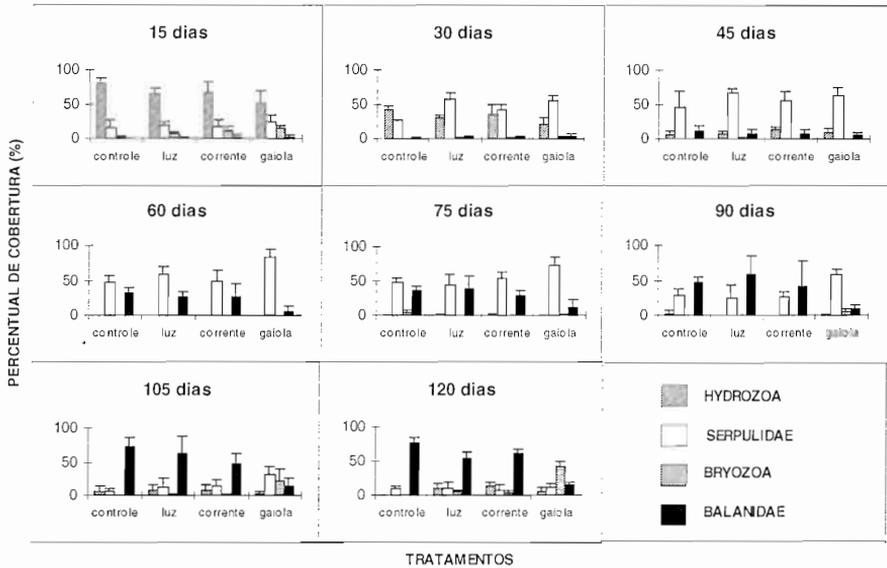


Figura 3 - Percentual de cobertura dos principais táxons presentes nos diversos tratamentos ao longo do experimento.

O dendrograma gerado a partir do índice de similaridade revelou a formação de 3 grupos. Os painéis referentes ao primeiro e segundo mês foram reunidos em um grupo isolado pela dominância dos hidrozoários e serpulídeos, respectivamente, não evidenciando-se neste estágio qualquer efeito dos tratamentos. Este efeito começou a ser observado a partir de 75 dias de experimento, quando os serpulídeos foram substituídos por balanídeos em todos os painéis exceto nos referentes ao tratamento gaiola. Como os serpulídeos se mantiveram nos painéis gaiola, estes permaneceram reunidos com os painéis de 2 meses. Somente aos 4 meses os serpulídeos foram substituídos por briozoários, resultando na separação dos painéis gaiola em um grupo à parte (Fig.4).

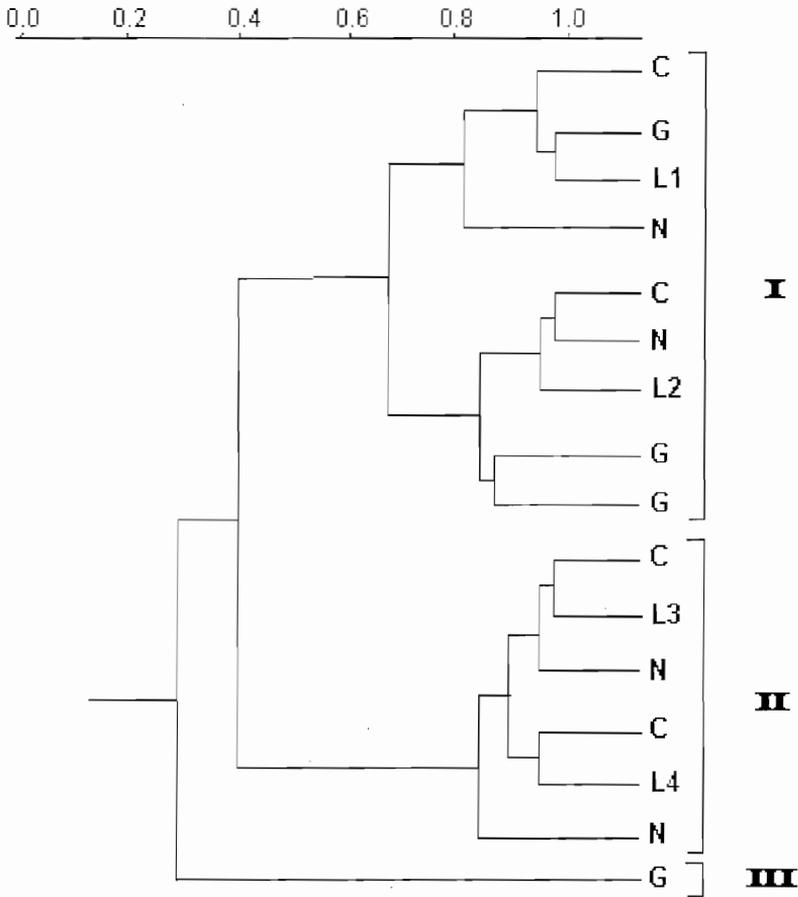


Figura 4 - Dendrograma reunindo os painéis dos diferentes tratamentos referentes aos 4 meses de experimento baseado no índice de Morisita (G1, C1, L1 e N1: Gaiola, Corrente, Luz e Controle referente ao 1º mês de imersão)

Um dos painéis referentes ao tratamento controle (painel 3) encontrava-se recoberto, em grande parte, por uma desova de peixe da família Blenniidae no primeiro mês de imersão. O processo de desenvolvimento neste painel foi bastante diferente do observado nos demais. Aos 2 meses esta cobertura se estendeu a 92%, eliminando serpulídeos e balanídeos, organismos dominantes nos demais painéis. Aos 75 dias, a desova foi substituída por algas clorófitas e por *Obelia dichotoma*, sendo que esta última predominou no mês subsequente. No término do experimento este painel foi também ocupado por serpulídeos, balanídeos e ascídias coloniais (Fig.5).

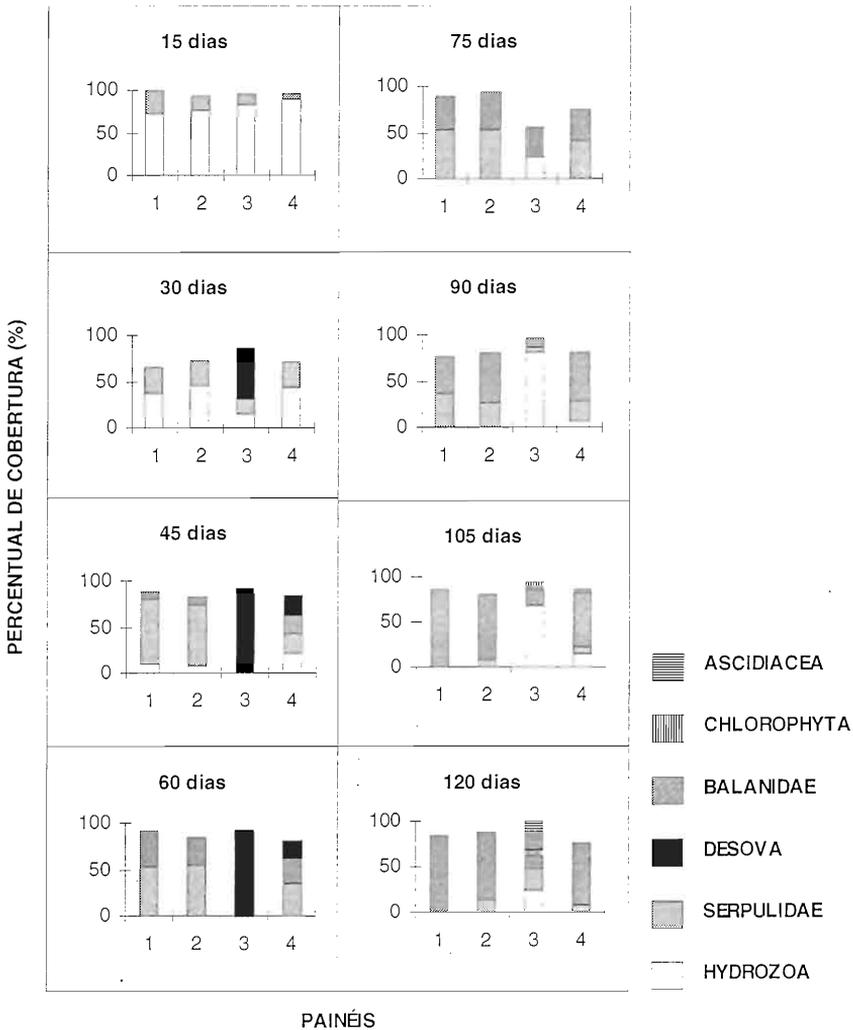


Figura 5: Percentual de cobertura (%) dos principais táxons presentes nos 4 painéis controle.

A partir da análise de componentes principais aplicada, verificou-se que os dois primeiros eixos são responsáveis por 72,7 % da variância total. O primeiro eixo fatorial da variância entre os grupos (47,2%) está positivamente relacionado à abundância dos serpulídeos nos painéis de 60 e 90 dias de imersão, quando estes organismos dominavam todos os tratamentos (G2, C2, L2, N2, G3, L3, N3). Esse eixo, portanto, representa a dominância de serpulídeos ao longo do experimento (Fig. 6).

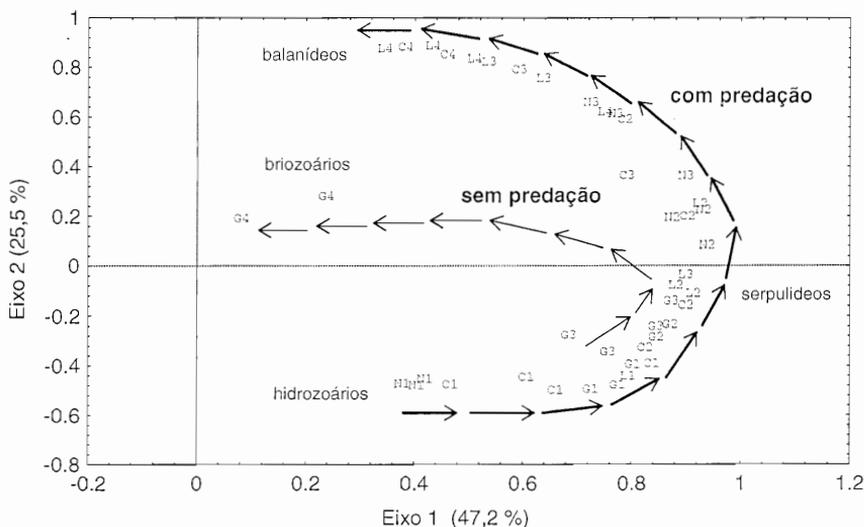


Figura 6: Análise de Componentes Principais (PCA): projeção de amostras referentes aos tratamentos G C L N nos planos fatoriais 1 e 2 (G1, C1, L1 e N1: gaiola, corrente, luz e controle referente ao 1^o mês de imersão). As setas dispostas no plano representam a seqüência de desenvolvimento da comunidade na ausência e presença de predação.

O segundo eixo fatorial da variância entre os grupos (25,2%) é influenciado principalmente pelo fator predação em associação ao fator tempo. A projeção das amostras ao longo deste eixo, permite visualizar a seqüência sucessional da comunidade sob influência ou não de predadores. Esta seqüência inicia-se com os hidrozoários e serpulídeos, que predominam em painéis de 30 e 60 dias, os quais estão localizados no lado negativo do eixo. Após 90 dias o efeito da predação começa a ser visualizado, causando o deslocamento dos painéis corrente, luz e controle para o lado positivo do eixo, o que não ocorre com os painéis gaiola, que permanecem do lado negativo. Esta etapa é marcada pelo recrutamento de balanídeos nos painéis corrente, luz e controle; enquanto que nos painéis gaiola predominam ainda os serpulídeos. Aos 120 dias, dois padrões são visualizados, a dominância de balanídeos em painéis sujeitos à predação e dominância de briozoários em painéis protegidos.

Avaliando-se a distribuição das amostras no plano fatorial, verificam-se duas seqüências de desenvolvimento da comunidade bem definidas: a primeira composta por amostras referentes a tratamentos com predação, bem distribuídas nos dois eixos fatoriais, descrevendo um semicírculo; e a segunda por amostras referentes ao tratamento sem efeito da predação as quais deslocam-se apenas no plano fatorial I.

A semelhança entre a comunidade presente nos painéis controle, luz e corrente, demonstrou que os fatores relacionados ao artefato podem ser desprezados.

Os exemplares de peixes que foram capturados pertencem à família Blenniidae (*Hyleurochilus fissicornis*, *Parablenius pilicornis*). A análise de seu conteúdo digestivo revelou que possuem uma dieta baseada nos itens anfípodos, hidrozoários e briozoários (itens preferenciais), e serpulídeos, balanídeos e desova (itens secundários) (Fig. 7).

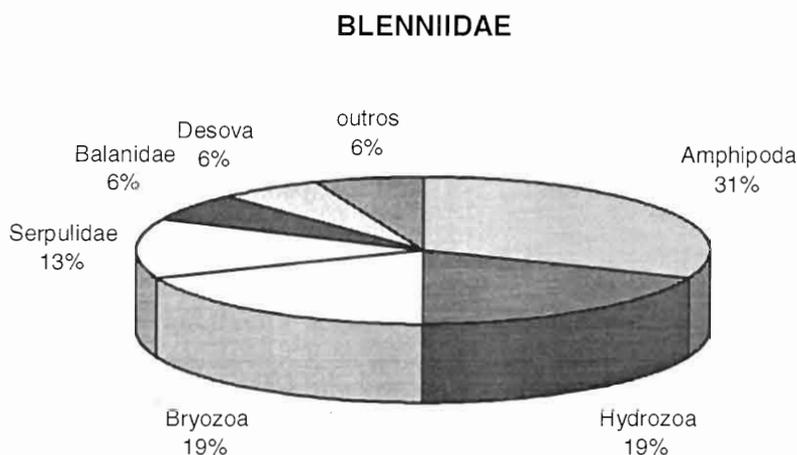


Figura 7: Composição da dieta dos peixes da família Blenniidae coletados

Discussão

Estratégias como crescimento rápido, tamanho pequeno, ciclo de vida curto e alta dispersão larvar contribuem para o sucesso das espécies na exploração de substratos artificiais (Sutherland & Karlson, 1977). Grande parte das espécies encontradas no presente estudo, demonstraram ser bastante eficientes na colonização e ocupação de substratos artificiais recém-imersos. O hidrozoário *Obelia dichotoma* foi o principal colonizador inicial do substrato, resultado também obtido por outros autores (Greene & Schoener, 1982; Dollah et al, 1988). Além de ser um organismo colonial, sua forma delgada e crescimento através de estolões permitiram uma rápida ocupação do painel. Embora já estivessem presentes nos primeiros 15 dias de experimento, os serpulídeos, balanídeos e briozoários somente se destacaram nos meses posteriores.

A influência da predação por peixes no desenvolvimento da comunidade, apenas foi observada a partir de 75 dias de experimento, quando a porcentagem de cobertura dos serpulídeos nos painéis expostos à predação diferenciou-se da observada nos painéis gaiola (Fig. 6). Ao final do experimento, os dois padrões de dominância observados (balanídeos nos painéis expostos à predação e briozoários nos painéis protegidos) indicam que a predação redirecionou o processo sucessional, podendo conduzir à formação de comunidades diferenciadas. Outros autores registraram a formação de comunidades distintas após a exclusão de predadores (Mook, 1981; Tamelen, 1987; Farrell, 1991; Anderson & Underwood, 1994). Muitas vezes, a atividade do predador pode ocorrer sobre espécies competitivamente superiores (Day, 1977) ou também sobre espécies colonizadoras, que inibem o recrutamento das espécies posteriores (Lubchenco & Menge, 1978; Day & Osman, 1981).

Para vários autores, a estruturação da comunidade incrustante é principalmente determinada por alterações sazonais na disponibilidade e abundância larval durante o momento em que uma superfície livre é exposta (Sutherland & Karlson, 1977; Turner & Todd, 1993; Underwood & Anderson, 1994). Uma vez que o espaço é um fator limitante para estas comunidades, os distúrbios que liberam o substrato podem também ser determinantes para a sua estrutura. Na ausência da predação, os serpulídeos, organismos competitivamente superiores aos balanídeos (Nandakumar, 1996), se mantêm no substrato. Por outro lado, na presença de predadores, os serpulídeos são removidos permitindo o crescimento dos balanídeos. Osman & Whitlatch (1995) sustentam que o principal efeito das espécies residentes sobre novos recrutas seja a própria utilização do espaço limitante, impedindo sua colonização.

A análise do conteúdo digestivo dos peixes reforça as evidências de que os serpulídeos e principalmente os briozoários sofrem influência da predação. As espécies sésseis colonizadoras do substrato como hidrozoários, briozoários e ascídias constituem a maior parte da dieta de peixes da região costeira (Gibson, 1986), podendo exercer importante papel na estrutura da comunidade da região entre-marés (Cancino & Castilla, 1988).

No presente estudo observou-se que o efeito da predação variou de acordo com o estágio sucessional, uma vez que o desenvolvimento da comunidade foi muito semelhante nos diversos tratamentos durante os estágios iniciais, diferenciando-se nas etapas posteriores, a partir do 3^o mês. Possivelmente a baixa diversidade de presas no início do experimento não estimulou a presença de consumidores. McCook & Chapman (1993) verificaram também que os herbívoros eram importantes apenas após o estabelecimento de uma cobertura algal.

Além da atividade predatória, a estratégia reprodutiva dos peixes através das posturas de desovas, interferiu na dinâmica do desenvolvimento inicial desta comunidade, acarretando no seu retardamento durante 3 meses, quando então ocor-

reu a colonização por **Obelia dichotoma**. Absalão (1993) também observou a presença de desovas de peixes impedindo temporariamente a utilização do espaço (20 a 40 dias) em painéis imersos na Baía de Guanabara. Este autor considerou que substâncias alelopáticas presentes nas desovas sejam os principais agentes inibidores da incrustação, pois com o passar do tempo perdem o poder de inibição, sendo colonizadas lentamente pelos organismos.

Os resultados do presente estudo indicam que o desenvolvimento inicial da comunidade pode ser modificado através da atividade predatória dos peixes sobre presas competitivamente superiores tornando disponível o substrato para colonização por outras espécies, ou através da postura de ovos que impedem, temporariamente, a colonização dos painéis.

Referências bibliográficas

- ABSALÃO, R.S. 1993. *Colonização Primária e Seqüência de Substituições, Em Substrato Artificial, na Comunidade Epibêntica da Baía de Guanabara, RJ, Brasil*. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências/USP, SP, 220 pp.
- ANDERSON, M.J. & A.J. UNDERWOOD 1994. Effects of substratum on the recruitment and development of an intertidal estuarine fouling assemblage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **184**: 217-236.
- BREITBURG, D.L. 1985. Development of a subtidal epibenthic community: factors affecting species composition and the mechanisms of succession. *Oecologia*, **65**: 173-184.
- CANCINO, J.M. & J.C. CASTILLA 1988. Emersion behaviour and foraging ecology of the common Chilean clingfish *Sicyases sanguineus* (Pisces: Gobiesocidae). *Journal of Natural History*, **22**: 249-261.
- CONNELL, J.H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities. A model and evidence from field experiments. pp: 460-490. In: M.L. Cody & J.M. Diamond (eds). *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap Press. Cambridge.
- CONNELL J.H. & R.O. SLATYER 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, **111**: 1119-1144.
- DAY, R.W. 1977. Two contrasting effects of predation on species richness in Coral Reef Habitats. *Marine Biology*, **44**: 1-5.
- DAY, R.W. & R.W. OSMAN 1981. Predation by *Patiria miniata* (Asteroidea) on Bryozoans: Prey diversity may depend on the mechanism of succession. *Oecologia*, **51**: 300-309.

- DEAN, T.A. & L.E. HURD 1980. Development in an estuarine fouling community: the influence of early colonists on later arrivals. *Oecologia*, **46**: 295-301.
- DOLLAH, V.F.R.; P.H. WENDT; D.M. KNOTT & E.L. WENNER 1988. Recruitment and community development of sessile fouling assemblages on the continental shelf of South Carolina, USA. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **26**: 679-699.
- FARRELL, T.M. 1991. Models and mechanism of succession as example from a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, **61**: 95-113.
- GIBSON, R.N. 1986. Intertidal teleosts: life in a fluctuating environment. pp:388-408. In: Pitcher, T.J (eds). *The Behaviour of Teleost Fishes*, Croom Helm.
- GREENE, C.H. & A. SCHOENER, 1982. Succession on marine hard substrata: a fixed lottery. *Oecologia*, **55**: 289-297.
- HALL, S.J.; D. RAFAELLI; W.R. TURREL 1990. Predator-caging experiments in marine systems: a reexamination of their value. *American Naturalist*, **136**(5): 657-672.
- HYSLOP, E.J. 1980. Stomach contents analysis - a review of the methods and their application. *Journal of Fisheries Biology*, **17**: 411-429.
- KENNELLY, S.J. 1991. Caging experiments to examine the effects on understory species in a sublittoral kelp community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **147**(2): 207-230.
- KEOUGH, M.J. 1984. Dynamics of the epifauna of the bivalve *Pinna bicolor*: interactions among recruitment, predation and competition. *Ecology*, **63**(3): 677-688.
- KREBS, C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper and Row Publishers, New York, 653 pp.
- LUBCHENCO, J. & A.B. MENGE 1978. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. *Ecological Monographs*, **59**: 67-94.
- McCOOK, L.J. & A.R.O. CHAPMAN 1993. Community succession following massive ice-scour on a rocky intertidal shore: recruitment, competition and predation during early, primary succession. *Marine Biology*, **115**: 565-575.
- MENGE, B.A. & J.LUBCHENCO 1981. Community organization in temperate and tropical rocky intertidal habitats: prey refuges in relation to consumer pressure gradients. *Ecological Monographs*, **51**: 429-450.

- MENGE, B.A. & J.P. SUTHERLAND 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *American Naturalist*, **110**(5): 351-369.
- MOOK, D.H. 1981. Effects of disturbance and initial settlement on fouling community structure. *Ecology*, **62**(3): 522-526.
- NANDAKUMAR, K. 1996. Importance of timing of panel exposure on the competitive outcome and succession of sessile organisms. *Marine Ecology Progress Series*, **131**: 191-203.
- OJEDA, F.P. & J.H. DEARBORN 1991. Feeding ecology of benthic mobile predators: experimental analysis of their influence in rocky subtidal communities of the Gulf of Maine. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **149**: 13-44.
- OSMAN, R.W. 1978. The establishment of seasonality and stability on the species equilibrium. *Ecology*, **59**: 383-399.
- OSMAN, R.W. & R.B. WHITLATCH 1995. The influence of resident adults on recruitment: a comparison to settlement. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **190**: 169-198.
- OTSUKA, C.M. & D.M. DAUER 1982. Fouling community dynamics in Lynnhaven Bay, Virginia. *Estuaries*, **5**: 10-22.
- SILVA, S.H.G.; A.O.R. JUNQUEIRA; M.J. MARTINS-SILVA; I.R. ZALMON & H.P. LAVRADO 1989. Fouling and wood-boring communities distribution on the coast of Rio de Janeiro, BR. pp.:95-109. In: Neves, C. & O. Magoon (eds.). *Coastlines of Brazil*, American Society of Civil Engineers. New York..
- SMEDES, G.W. & L.E. HURD 1981. An empirical test of community stability resistance of a fouling community to a biological patch forming disturbance. *Ecology*, **62**(6):1561-1572.
- SOUSA, W.P. 1979. Experimental investigation of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs*, **49**(3): 227-254.
- SUTHERLAND, J.P. 1974. Multiple stable points in natural communities. *American Naturalist*, **108**(964): 859-873.
- SUTHERLAND, J.P. & R.H. KARLSON 1977. Development and stability of the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecological Monographs*, **47**(4): 425-426.
- TAMELEN, P.G.V. 1987. Early successional mechanisms in the rocky intertidal: the role of direct and indirect interactions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **112**: 39-48.

- TARARAN, A.S. & Y. WAKABARA 1982. Notes on the feeding of **Blennius cristatus** Linnaeus from a rocky pool of Itanhaém, São Paulo State. *Boletim do Instituto oceanográfico*, **31**(2): 1-3.
- TURNER, T. 1983. Facilitation as a successional mechanism in a rocky intertidal community. *American Naturalist*, **121**: 729-738.
- TURNER, S.J. & C.D. TODD 1993. The early development of epifaunal assemblages on artificial substrata at two intertidal sites on an exposed rocky shore in St. Andrews Bay, N.E. Scotland. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **166**: 251-272.
- UNDERWOOD, A.J. & E.J. DENLEY 1984. Paradigms, explanations, and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores. pp.: 151-180. In: Strong, D.R.; D. Simberloff; L.G. Abele & A.B. Thistle (eds.). *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton Univ. Press, New Jersey,.
- UNDERWOOD, A.J. & M.J. ANDERSON 1994. Seasonal and temporal aspects of recruitment and succession in an intertidal estuarine fouling assemblage. *Journal of marine biological Association U.K.*, **74**: 563-584.
- WOLDA, H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia*, **50**: 296-302.

Endereço:

OMENA, E.P.

Depto. de Biologia Marinha - I. Biologia - CCS - Universidade Federal do Rio de Janeiro, RJ cep: 21941-570.

SOUZA, M.M.

Depto. de Biologia Marinha - I. Biologia - CCS - Universidade Federal do Rio de Janeiro, RJ cep: 21941-570.