

OECOLOGIA BRASILIENSIS

Volume I: Estrutura, Funcionamento e Manejo de Ecossistemas Brasileiros

ESTEVEZ, F.A. (editor), 1995, p.259-271.

Programa de Pós-Graduação em Ecologia - Instituto de Biologia - UFRJ, Rio de Janeiro - RJ.

AVALIAÇÃO CRÍTICA DAS CAUSAS DA ZONAÇÃO DOS ORGANISMOS BENTÔNICOS EM COSTÕES ROCHOSOS

COUTINHO, R.

Resumo:

Uma avaliação crítica dos diferentes esquemas de zonação existentes, e dos fatores que controlam os limites superiores e inferiores de distribuição dos organismos bentônicos nos costões rochosos, foi realizada. Os principais esquemas de zonação, o clássico, o de Stephenson & Stephenson, Lewis e de Péres são descritos. É sugerido que o esquema de Lewis com a terminologia em Português apresentada por PAULA (1987), seja usada em trabalhos publicados em Português. O antigo dogma de que a zonação dos organismos bentônicos nos costões rochosos é simplesmente um reflexo da variação de marés, tem sido substituído por um conceito igualmente errado de que os fatores bióticos podem explicar todos os padrões de distribuição e abundância dos organismos neste ambiente. Mas do que um fator, a zonação dos organismos bentônicos ao longo de um costão rochoso reflete a interação de vários fatores físicos e biológicos estabelecendo limites precisos de distribuição.

Abstract:

"Critical evaluation on the causes of benthic organisms zonation on rocky shore"

A critical evaluation of the different zonation systems, and the factors that control the upper and lower limits of distribution of benthic organisms on rocky shores was made. The main zonation systems, the classic, Stephenson & Stephenson, Lewis and the Péres system, are described. It is suggested that the Lewis system with the Portuguese terminology presented by PAULA (1987) be used in papers published in Brazil. The old dogma that littoral zonation is simply a reflection of tidal phenomena, has been substituted by an equally erroneous concept that all can be explained by biotic factors. More than a factor, the zonation of the benthic organisms along the rocky shore, is the result of physical and biological interactions which establish precise limits of distribution.

Introdução

O emprego da manipulação experimental controlada nos costões rochosos, a partir dos trabalhos pioneiros de CONNELL (1961a,b), provocou um grande avanço na compreensão dos mecanismos e processos que determinam o padrão de distribuição, abundância e a intensidade de interações entre as espécies da região entre-marés.

Os aspectos descritivos dos costões rochosos foram abordados em detalhe por LEWIS (1964) e STEPHENSON & STEPHENSON (1949, 1972) e serviram de base para uma fase dinâmica (LEWIS, 1980) onde generalizações e modelos de funcionamento sobre a organização das espécies foram propostos (PAINE, 1966; CONNELL, 1972, 1975; LEVIN & PAINE, 1974; MENGE & SUTHERLAND, 1976; LUBCHENCO, 1978; UNDERWOOD, 1980; CUBIT, 1984; MENGE & SUTHERLAND, 1987; MENGE, 1991). Contudo, apesar de todo progresso alcançado nos últimos 30 anos, várias das generalizações sobre a estrutura das comunidades bentônicas da região entre marés ainda necessitam de maiores comprovações e ou remodelações principalmente com a adição de dados oriundos de regiões tropicais, já que a maior parte dos estudos desenvolvidos está localizada nas regiões temperadas.

No presente trabalho, são analisados aspectos dos esquemas de zonação existentes e os fatores que controlam os limites superiores e inferiores de distribuição dos organismos bentônicos nos costões rochosos.

Esquemas de Zonação

Quando se observa um costão rochoso, dois aspectos são constatados: a distribuição dos organismos em zonas de espécies ou associações particulares, paralelas com a costa, e variações na flora e fauna em pequenas distâncias horizontais. Este padrão apesar de mais distinto nas regiões temperadas é comum também nas costas tropicais. Vários esquemas foram criados para classificar esta distribuição em zonas (Tab. 1).

No esquema "clássico", o termo "supralittoral" foi sugerido por LORENZ (1863) para caracterizar o limite superior de ocorrência dos organismos marinhos. KJELLMAN (1877, 1878) distinguiu uma região "littoral" (entremarés), uma região "sublittoral" da maré baixa até a profundidade de 37 metros e uma região "élittoral" com pouca vegetação. Este último termo não é comumente usado, enquanto que o termo "littoral" foi trocado pelo "eulittoral".

STEPHENSON & STEPHENSON (1949, 1972) apresentaram uma hipótese de trabalho das características universais da zonação entre-marés nos costões rochosos, baseados num estudo mundial desenvolvido pelos autores. Eles dividiram o costão em várias zonas principais, sendo de cima para baixo:

"Supralittoral zone", "Supralittoral fringe", "midlittoral zone", "infralittoral fringe" e "infralittoral zone", com os limites coincidentes com os níveis de maré, e com a distribuição de organismos indicadores (Tab. 1). A principal deficiência do esquema é a fixação do tempo de exposição teórico determinado pelas tabelas de marés, ao invés do tempo de exposição real que é influenciado pela ação das ondas. Este problema foi resolvido por LEWIS (1964) quando considerou o efeito da ação das ondas na altura das zonas. Este autor estendeu o termo "littoral zone" para incluir todo o "supralittoral" (zone e fringe), seguindo sugestão de WOMERSLEY & EDMONDS (1952); Lewis dividiu a região "littoral" em "eulittoral zone" e "littoral fringe" além de manter o termo "sublittoral zone" do esquema clássico para as regiões inferiores. Este autor quis evitar o termo "supralittoral zone" porque poderia dar a impressão de que os organismos não marinhos poderiam habitar esta zona ("supra"= além do litoral) (Tab. 1).

Tabela 1 - Terminologia da zonação vertical de acordo com os principais esquemas existentes (extraído de LÜNING, 1990).

Limites biológicos	CLÁSSICO	STEPHENSON	LEWIS	PERES
Limite superior dos organismos marinhos		Supralittoral zone	Maritime zone	
Limite superior das cracas	Supralittoral fringe	Supralittoral fringe	Littoral supralittoral	Etage
Limite superior das laminárias (Sargassum no Brasil)	Eulittoral zone	Midlittoral zone	Eulittoral Midlittoral	Etage
	Sublittoral zone	Infralittoral fringe	Sublittoral zone	Etage infralittoral
Limite inferior de distribuição das algas		Infralittoral	Sublittoral zone circalittoral	Etage

Um outro esquema padrão de zonação foi proposto em 1957 num colóquio em Genova por cientistas trabalhando em zonação no mediterrâneo, sendo aceite principalmente por franceses e italianos (PÉRES & MOLINIER, 1957). Neste esquema "Sublittoral zone" é dividido em uma zona superior (étage infralittoral) onde vivem as espécies fotófilas, e uma zona inferior (étage circalittoral) onde vivem as espécies adaptadas à sombra (Tab. 1).

A adoção dos sistemas de classificação implica não apenas na definição da terminologia usada, mas principalmente nos critérios usados para definição das zonas. Os esquemas propostos pelos autores de língua inglesa, STEPHENSON & STEPHENSON, (1949, 1972) e LEWIS (1964), baseiam-se sobretudo em espécies indicadoras, sendo o de Lewis o mais sensível, pela consideração da exposição real às ondas. Já o esquema da "escola francesa" é baseado nas condições físico-químicas dos habitats. Por exemplo, o "Supralittoral" (equivalente ao "littoral fringe" - sensu Lewis) compreende os organismos que

"podem tolerar ou precisam de um tempo permanente ou quase permanente de emersão, porém com umidade por borrifos e ondas". O mediolitoral ("eulitoral" - Sensu Lewis) é definido como o local onde as espécies requerem ou toleram prolongada emersão, não podendo contudo tolerar permanente ou quase permanente submersão (PÉRES & MOLINIER, 1957).

As espécies indicadoras de Péres são definidas em termo de atributos fisiológicos, tais como submersão, emersão, luz, etc. Todavia, a adoção de critérios fisiológicos sem o devido respaldo de dados experimentais trouxe conclusões errôneas. Um grande número de estudos, revisados em LÜNING (1990), tem mostrado por exemplo que várias espécies que vivem na região do "mediolitoral" podem tolerar permanente submersão e que várias algas podem viver bem abaixo de 1% de luz.

Contudo, seja qual for o esquema de zonação adotado, é importante que ele seja baseado não apenas nas espécies dominantes mas sim no maior número possíveis de espécies.

Na maior parte dos trabalhos realizados no Brasil, utilizou-se o esquema de Péres (NONATO & PÉRES, 1961; COSTA, 1962; YONESHIGUE, 1985; VILLAÇA, 1988). O esquema proposto pelo casal Stephenson, foi utilizado por OLIVEIRA FILHO & MAYAL (1976), enquanto o de Lewis por COUTINHO (1982).

Uma tentativa de traduzir os termos usados na língua inglesa para o português foi feito por OLIVEIRA FILHO & PAULA (1983), porém com dois problemas. O esquema de Stephenson and Stephenson não é o mais aceito pela comunidade científica internacional que, com exceção da "escola Francesa", que utiliza o esquema proposto por Péres, usa na sua maior parte, o esquema de Lewis (MATHIESON *et al.* 1981; DRING, 1982; CHAPMAN, 1984; MOORE & SEED, 1985, etc), devido aos aspectos já discutidos anteriormente. Além disso, a tradução feita também apresentou problemas porque empregou o termo franja, quando a tradução mais correta de "fringe" é margem ou orla (PAULA, 1987). Este autor discute alguns aspectos relacionados com a utilização dos esquemas de zonação de Stephenson and Stephenson e Lewis e sugere traduções mais corretas. A terminologia em português para o esquema de LEWIS (1964), apresentada por PAULA (1987), com base no trabalho de BATTSTRON (1980) é apresentada na figura 1. Pelas razões já discutidas, o emprego do esquema de Lewis, com a terminologia apresentada, nos parece o mais apropriado para os trabalhos escritos em português.

As Causas da Zonação

Apesar da zonação em costões rochosos não ser um fenômeno singular, com semelhantes padrões em outros ecossistemas, pouco foi feito, comparativamente, para explicar as causas do gradiente observado. A maior parte

dos trabalhos em costões rochosos sempre teve como maior preocupação a descrição das espécies ao longo de um gradiente de maré, e durante muito tempo acreditou-se, de fato, que a zonação era basicamente controlada pelas marés. DOTY (1946) estabeleceu o conceito de "critical tide level " (CTLS) e tentou relacioná-lo com as trocas da vegetação. CTLS, seria então o nível na zona entre-marés onde ocorre um marcado aumento na duração de exposição e submergência, através de dias, meses ou anos. Contudo, foi observado que vários fatores não previstos no modelo físico, tais como ação das ondas, tempestades, etc, afetam o CTLS, além do fato da zonação também ocorrer em costões sem a influência das marés (COLEMAN & STEPHENSON, 1966; DRUEHL & GREEN, 1982; COUTINHO & BARROS, 1994).

O trabalho de CONNELL (1961a) apesar de não ter sido o único (BURROWS & LODGE, 1952), foi o mais importante em mostrar que fatores bióticos como competição poderiam determinar a ocorrência das espécies nos costões. Um grande número de evidências foram acumuladas a partir deste trabalho (JONES & KAIN, 1967; VADAS, 1968; PAINE & VADAS, 1969; CHAPMAN, 1973; DAYTON, 1975; LUBCHENCO, 1980; UNDERWOOD, 1980; CUBIT, 1984; MENGE, 1991), onde o papel dos fatores bióticos tornaram-se evidentes, notadamente nas regiões inferiores do costão. Estes dados, obtidos principalmente por experimentos controlados no campo, criaram uma base de generalizações amplamente aceitas sobre as causas da zonação em costões rochosos. Todavia, duas delas, a de que o limite superior dos organismos seja controlado por fatores físicos (CHAPMAN, 1973; CONNELL, 1972, 1975; SCHOMBECK AND NORTON, 1978; LUNNING, 1990) e o limite inferior por fatores bióticos (CONNELL, 1961b; DAYTON, 1971; PAINE, 1974; NORTON, 1985) estão gradativamente sendo reavaliadas, principalmente pela incorporação de dados de recrutamento na análise da estrutura das comunidades (UNDERWOOD & DENLEY, 1984; MENGE & SUTHERLAND, 1987; COUTINHO & VALENTIN, 1988; MENGE, 1991; COUTINHO *et al.* 1992).

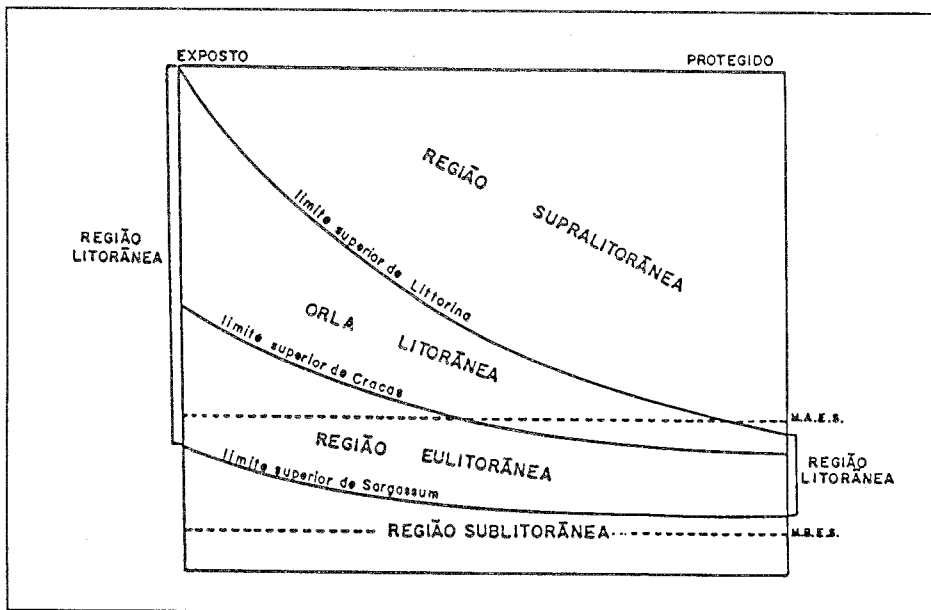


Figura 1 - Esquema de zonização de LEWIS (1964), com terminologia em português, baseado em PAULA (1987).

Evidências de que a região litorânea (= littoral fringe Sensu LEWIS, 1964) seja controlada por fatores físicos provêm de dois tipos de dados : transplantes no campo e tolerância fisiológicas das espécies, feitas em laboratório.

A utilização de transplantes deve ser vista com cautela. SCHONBECK & NORTON (1978) fizeram transplantes de *Fucus spiralis* e *Fucus serratus*, duas espécies de algas pardas, para zonas acima de seus limites superiores de ocorrência, concluindo que as plantas morreram devido às condições físicas excederem seus limites de tolerância. Apesar das evidências, este tipo de experimento revela apenas a mortalidade de organismos movidos para fora de sua zona de distribuição normal e não relata nada de concreto sobre a ausência dos organismos nestas áreas (UNDERWOOD, 1980).

Outro tipo de experimento comumente utilizado para apoiar a hipótese de que o limite superior é definido por condições físicas são os experimentos em laboratório sobre tolerância a dessecação, salinidade, temperatura etc. Apesar dos resultados normalmente refletirem a distribuição de algumas espécies no costão (SCHONBECK & NORTON, 1979; DRING & BROWN, 1982), nenhum esquema proposto consegue explicar satisfatoriamente o padrão universal de zonização. As plantas e animais no costão possuem na sua maior parte limites precisos de distribuição, enquanto que os possíveis fatores que poderiam influenciá-los, tais como temperatura, nutrientes, exposição ao ar, mostram um gradiente

contínuo. Na verdade, a tolerância fisiológica a esses fatores deve ser vista como um mecanismo no qual a zonação pode ocorrer. Vários fatores não examinados em detalhe agem de maneira simultânea na região superior do costão e podem juntos determinar a existência de uma espécie. Por exemplo, organismos filtra-dores como *Balanus* podem morrer de fome durante períodos de mar calmo, pois não ficarão submersos o tempo bastante para se alimentarem. Herbívoros podem ser reduzidos pela dimi-nuição das algas, causada por efeitos físicos, como dissecação, temperatura, etc. podendo se redistribuir de acordo com o suprimento de alimento (UNDERWOOD, 1979). Da mesma forma, as algas bentônicas que vivem na região superior podem ter o crescimento reduzido pelo pouco contato com a água e conseqüentemente pela menor absorção de nutrientes (HURD and DRING, 1990). Existem duas hipóteses alternativas para explicar o limite superior dos organismos: a herbivoria e o recrutamento. No caso das algas, a presença de herbívoros móveis, tais como caranguejos ou gastrópodes, pode reduzir significativamente a presença das espécies. Na região litorânea de Arraial do Cabo, o gastrópode *Littorina zic-zac* reduz significativamente a presença de Cianofíceas (APOLINÁRIO *et al.* 1991), enquanto que o caranguejo *Pachygrapsus transversus* controla a ocorrência de algas efêmeras tais como Ulvales e Ectocarpales na orla litorânea (COUTINHO, em preparação). Resultados similares foram obtidos em New South Wales, Austrália, onde estudos experimentais demonstraram que os herbívoros são diretamente responsáveis pelo limite superior de distribuição de várias espécies de algas (CUBIT, 1984). Com relação ao recrutamento, o limite superior da distribuição de recrutas de algas bentônicas e de Cirripédios é muitas vezes influenciado por processos físicos, afetando diretamente o recrutamento dos propágulos e larvas, causando a sua mortalidade após a fixação (COUTINHO *et al.* 1989; PUPO and COUTINHO, 1994). Assim, apenas com a incorporação dos dados sobre fixação de larvas e propágulos nos costões e seu subseqüente recrutamento, podemos determinar a importância relativa dos fatores que controlam o limite superior de distribuição dos organismos bentônicos (UNDERWOOD & DENLEY, 1984; COUTINHO *et al.*, 1992).

Vários estudos experimentais têm mostrado a importância das interações biológicas (competição, herbivoria e predação) no controle do limite inferior da distribuição de espécies no costão (CONNELL 1961b, 1970, 1972, 1975; DAYTON, 1975; LUBCHENCO, 1980). Contudo, as conclusões geradas nestes estudos, aliadas à maior presença dos organismos bentônicos nas zonas inferiores do costão, ocupando em geral 100% do substrato disponível, sugerindo interações biológicas, fez com que outros fatores, tais como luz, recrutamento e ondas, fossem negligenciados. Em águas com alta turbidez por exemplo, o limite inferior de algumas espécies de algas pode ser controlado por insuficiente iluminação (DRING, 1982; COUTINHO & BARROS, 1993). Da mesma forma, o limite superior de espécies que vivem sob outras algas, ou mesmo em maiores profundidades pode ter sua distribuição restringida pela alta intensidade luminosa (DAYTON 1975; COUTINHO, 1987).

Assim como na orla litorânea e região eulitorânea, pouco se investigou sobre a hipótese de que em algumas espécies o padrão de fixação determina o limite inferior de distribuição vertical. Nos costões rochosos da região de Arraial do Cabo, observou-se que as larvas de Cirripédios fixam-se preferencialmente nas zonas próximas aos adultos da mesma espécie (COUTINHO *et al.* 1989). Dessa forma, mais do que uma limitação por espaço ou interferência competitiva de uma outra espécie, os limites inferiores dos organismos podem estar associados à ausência de fixação de larvas ou mesmo mortalidade dos jovens recrutados por fatores físicos. Embora CONNELL (1961b) tenha sugerido esta hipótese como causa do limite inferior de *Chthamalus*, foi dada uma maior ênfase ao papel da competição com *Balanus* como fator pre-ponderante. Isto não quer dizer que competição não possa ocorrer nas zonas inferiores dos costões, pois a presença de espécies ocupando o substrato pode inibir o recrutamento de outras espécies (SOUZA, 1979). Assim, dois aspectos, o recrutamento das larvas e propágulos e o tipo de competição ocorrendo, quer seja por espaço ou interferência, precisam ser investigados em conjunto.

A competição por interferência, removendo uma outra espécie, talvez seja o processo competitivo predominante nos costões, enquanto que a inibição do recrutamento pelas espécies pré-existentes possa em alguns casos ser confundida com predação. Por exemplo, uma zona dominada por filtradores como cracas ou mexilhões, pode através do consumo das larvas e propágulos da coluna d'água, evitar ou reduzir o recrutamento de espécies na zona do costão dominadas por eles.

Mais do que um fator, a zonação dos organismos bentônicos ao longo de um costão rochoso reflete a interação de vários fatores físicos e biológicos estabelecendo limites precisos de distribuição.

Conclusão

O antigo dogma de que a zonação dos organismos bentônicos nos costões rochosos era simplesmente um reflexo da variação de marés, tem sido substituído por um conceito igualmente errado de que os fatores bióticos podem explicar todos os padrões de distribuição e abundância dos organismos neste ambiente. Na verdade, nem mesmo o controle dos fatores físicos nas regiões superiores do costão e de interações biológicas nas zonas inferiores deve ser generalizado. Cada costão, mesmo situado a poucos quilômetros de um outro, pode apresentar diferentes fatores estruturando suas comunidades bentônicas (COUTINHO *et al.* 1992).

Um importante aspecto, o padrão e a intensidade de recrutamento, deve ser acoplado aos modelos de funcionamento dos ecossistemas rochosos e sua importância comparada com outros fatores.

As generalizações feitas, baseadas em estudos descritivos, ou em experimentos de pequena abrangência por pesquisadores trabalhando em regiões temperadas, devem ser sempre confrontadas com hipóteses alternativas. Somente assim, podemos progredir rapidamente com o pouco conhecimento sobre a ecologia dos costões rochosos existente em regiões tropicais, incipientes cientificamente como o Brasil.

Bibliografia

- APOLINARIO, M., COUTINHO, R., NEVES, M.H.B. 1991. Preferência alimentar e impacto de *Littorina zic-zac* nas populações de microalgas do costão rochoso de Arraial do Cabo, RJ, Brasil. Congresso Latino Americano de Ciências del Mar, 4. Coquimbo, Chile, p.152.
- BATTSTRON, H. 1980. Rocky-shore zonation in the Santa Marta area, Colombia. Sarsia, 65:163-226.
- BURROWS, E.M., LODGE, S. 1952. Autoecology and the species problem in *Fucus*. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 30:161-175.
- CHAPMAN, A.R.O. 1973. A critique of prevailing attitude towards the control of seaweed zonation on the sea shore. Bot. Mar. 41:80-82.
- _____. 1984. Population and community ecology of seaweeds. Annu. Rev. Ecol. Syst. 1-161.
- COLEMAN, J.S., STEFENSON, A. 1966. Aspects of the ecology of a "tideless" shore. In BARNES, H.(ed.). Some contemporary studies in marine science. Allen & Unwin. p.163-170.
- CONNELL, J.H. 1961a. The influence of interspecific competition and other factors in the distribution of *Cthamalus stellatus*. Ecology, 42:710-723.
- _____. 1961b. Effects of competition, predation by *Thais lapillus* and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. Ecol. Monogr. 31:61-104.
- _____. 1970. A predatory-prey system in the marine intertidal region.I. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. Ecol. Monogr. 40:49-78.
- _____. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal. Ann. Rev. Ecol. Syst. 3:169-192.
- _____. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In CODY, M. L., DIAMOND, J.M. (eds.), Ecology and Evolution of Communities. Cambridge. Havard University Press, p.480-490.

- COSTA, H.R. 1962. Nota preliminar sobre a fauna de substrato duro no litoral dos estados do Rio de Janeiro e Guanabara. Estudos zoológicos. Fac. Nac. Filos. Univ. Brasil 15:1-40.
- COUTINHO, R. 1982. Taxonomia, distribuição, crescimento sazonal, reprodução e biomassa das algas bentônicas do Estuário da Lagoa dos Patos (RS). Dissertação de Mestrado, Univ. do Rio Grande, 232p.
- _____. 1987. Ecology of macroalgae in North Inlet Estuary, SC. PhD Thesis, University of South Carolina, 228p.
- _____. VALENTIN, J.L. 1988. Consequências biológicas dos processos oceanográficos nas comunidades bentônicas costeiras. Documentos técnicos, IEAPM, 204p.
- _____. FONSECA, M.C.S., SANTOS, D.P. 1989. Recrutamento nos costões rochosos da região de Arraial do Cabo e adjacências (RJ). Simpósio sobre oceanografia, 1. USP, São Paulo, p.40.
- _____. PUPO, D., SAUER-MACHADO, K.R.S., GUIMARAENS, M.A., APOLINÁRIO, M., GONÇALVES, J.E.A., FERREIRA, C.E.L., VILLAÇA, R. 1992. Estudos integrados de ecologia marinha: influência dos fatores físicos, recrutamento, competição e predação regulando as comunidades bentônicas na região de Arraial do Cabo, RJ. Simpósio Sobre Estrutura, Funcionamento e Manejo de Ecossistemas. UFRJ, Rio de Janeiro, p.17.
- _____. BARROS, N.B. 1994. Distribuição vertical das algas bentônicas no molhe oeste da barra de Rio Grande, RS. Acta Biológica Leopoldensia. no prelo.
- CUBIT, J. 1984. Herbivory and the seasonal abundance of algae on a high intertidal rocky shore. Ecology 65:1904-1917.
- DAYTON, P.K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. Ecol. Monogr. 41:351-389.
- _____. 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. Ecol. Monogr. 45:137-159.
- DOTY, M.S. 1946. Critical tide factors that are correlated with the vertical distribution of marine algae and other organisms along the Pacific coast. Ecology 27:315-328.
- DRING, M.J. 1982. The Biology of Marine Plants. London, Arnold, 222p.
- _____. BROWN, F.A. 1982. Photosynthesis of intertidal brown algae during and after periods of emersion: A renewed search for physiological causes of zonation. Mar. Ecol. Prog. Ser. 8:301-308.

- DRUEHL, L.D., GREEN, J.M. 1982. Vertical distribution of intertidal seaweeds as related to patterns of submersion and emersion. Mar. Ecol. Progr. Ser. 9:163-170.
- HURD, C.L., DRING, M.J. 1990. Phosphate uptake by intertidal algae in relation to zonation and season. Mar. Biol. 107:281-289.
- JONES, N.S., KAIN, J.M. 1967. Subtidal colonization following the removal of *Echinus*. Helgolander wiss. Meeresunters. 15:460-466.
- KJELLMAN, F.R. 1877. Ueber die Algenvegetation des Murmanschen Meeres an der Westkuste von Nowaja Semlja und Wajgastsch. Nova Acta R. Soc. Sci. Upsal. Ser. III. 1-86.
- _____, 1878. Uber Algenregionen und algenformationen im ostlichen Skager Rack. Bih. K. svenska Vetensk. Akad. Handl. 5:1-35.
- LEWIS, J.R. 1964. The ecology of rocky shores. London, English Univ. Press, 323p.
- _____, 1980. Objectives in littoral ecology. A personal viewpoint. In: PRICE, J.H., IRVINE, D.E.G., FARNHAM, W.F. (eds.). The shore environment: Methods. Systematics Association Special. London. Academic Press, vol. 1, 17:1-18.
- LEVIN, S.A., PAINE, R.T. 1974. Disturbance, patch formation, and community structure. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 71:2744-2747.
- LORENZ, J.R. 1863. Physicalische Verhältnisse und Vertheilung der Organismen im Quarnerischen Golfe. Wien. 379p.
- LUBCHENCO, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: Importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. Amer. Nat. 112:23-39.
- _____, 1980. Algal zonation in a New England rocky intertidal community: An experimental analysis. Ecology. 61:333-344.
- LÜNING, K. 1990. Seaweeds. Their Environment, biogeography, and ecophysiology. New York. John Wiley & Sons, Inc. 527p.
- NONATO, E., PERES, J.M. 1961. Observations sur quelques peuplements intertidaux de substrat dur dans la région d'Ubatuba (Estado de São Paulo). Cahiers Biol. Mar. 2:263-270.
- NORTON, T. A. 1985. The zonation of seaweeds on rocky shores, p.7-21. In: MOORE, P.G., SEED, R. (eds.). The ecology of rocky coasts. New York. Columbia University Pres.
- MATHIESON, A.C., REYNOLDS N.B., HEHRE, E.J. 1981. Investigations of New England Marine Algae II: The Species composition, distribution and zonation of seaweeds in the Great Bay Estuary System and the Adjacent Open Coast of New Hampshire. Bot. Mar. 24:533-545.

- MENGE, B.A. 1991. Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 146:69-100.
- _____, SUTHERLAND, J.P. 1976. Species diversity gradient synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. Am. Nat. 110:351-369.
- _____, SUTHERLAND, J.P. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to gradients of environmental stress and recruitment. Am. Nat. 130:730-757.
- MOORE, P.G., SEED, R. (eds.). 1985. The ecology of rocky coasts. London, Holdder & Stoughton, 467p.
- OLIVEIRA FILHO, E.C. de., MAYAL, E.M. 1976. Seasonal distribution of intertidal organisms at Ubatuba, São Paulo. (Brasil). Rev. Bras. Biol. 36:305-316.
- _____, PAULA, E.J. de. 1983. Aspectos da distribuição vertical e variação sazonal de comunidades da zona das marés em costões rochosos do litoral norte do Estado de São Paulo. Encontro de macrofitas marinhas, 1. Publ. Inst. Pesq. Mar. Rio de Janeiro. 147:44-71.
- PAINE, R.T. 1966. Foodweb complexity and species diversity gradients. Am. Nat. 100:65-75.
- _____, 1974. Intertidal community structure: Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. Oecologia. 15:93-120.
- _____, VADAS, R.L. 1969. The effects of grazing by sea urchins, *Strongylocentrotus* spp., on benthic algal populations. Limnol. Oceanogr. 14:710-719.
- PAULA, E.J. de. 1987. Zonação nos costões rochosos: região entremarés. Simpósio sobre ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira: síntese dos conhecimentos. Cananéia, SP. 1:266-288.
- PÉRES, J.M., MOLINIER, R. 1957. Compte-rendu du colloque tenu à Gênes par le comité du benthos de la Commission internationale pour l'Exploration scientifique de la mer Méditerranée. Recl. Trav. Stn. Mar. Endoume. 13:5-15.
- PUPO, D., COUTINHO, R. 1994. Investigating the relationship between propagule availability, recruitment, and abundance of seaweeds at Arraial do Cabo, Rio de Janeiro, Brazil. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. in press.
- STEPHENSON, T.A., STEPHENSON, A. 1949. The universal features of zonation between tidemarks on rocky coasts. J. Ecol. 37:289-305.

- _____, STEPHENSON, A. 1972. Life between tidemarks on rocky shores. San Francisco, Freeman. 425p.
- SCHONBECK, M.W., NORTON, T.A. 1978. Factors controlling the upper limits of furoid algae on the shore. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 31:303-313.
- _____, NORTON, T.A. 1979. An investigation of drought avoidance in intertidal furoid algae. Bot. Mar. 22:133-144.
- _____, NORTON, T.A. 1980. Factors controlling the lower limits of furoid algae on the shore. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 43:131-150.
- SOUZA, W.P. 1979. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community. Ecol. Monogr. 49:227-254.
- UNDERWOOD, A.J. 1979. The ecology of intertidal gastropods. Adv. Mar. Biol. 16:111-210.
- _____, 1980. The effects of grazing by gastropods and physical factors on the upper limits of distribution of intertidal macroalgae. Oecologia. 46:201-213.
- _____, DENLEY, E.J. 1984. Paradigms, explanations, and generalizations on models for the structure of intertidal communities on rocky shores. In: STRONG, D.R., SIMBERLOFF, D., ABELE, L.G., THISTLE, A.B. (eds.), Ecological communities: conceptual issues and the evidence. Princeton, University Press. p.151-180.
- VADAS, R.L. 1968. The ecology of Agarum and the kelp bed community. Ph.D. thesis, Univ. Washington. 280p.
- VILLAÇA, R.C. 1988. Le phytobenthos infralittoral des Biotopes Sciaphiles dans la Région d'Upwelling de Cabo Frio (Brésil). These Doct 3eme Cycle. Fac. Sci. Luminy. Univ. Aix-Marseille II. 217p.
- WOMERSLEY, H.B.S., EDMONDS, S.J. 1952. Marine coastal zonation in southern Australia in relation to a general scheme of classification. J. Ecol. 40:84-90.
- YONESHIGUE, U. 1985. Taxonomie et Ecologie des algues Marines dans la Région de Cabo Frio (Rio de Janeiro, Brésil). These Doct. Sci. Fac. Sci. Luminy. Univ. Aix-Marseille II. 466p.

Endereço:

COUTINHO, R.

Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira.

Arraial do Cabo, CEP 28930-000, RJ, Brasil.